ZOOLOGÍA GENERAL

Tracy I. Storer • Robert L. Usinger
Robert C. Stebbins • James W. Nybakken

OMEGA

VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

La edición original de esta obra
ha sido publicada en inglés por la editorial
McGraw-Hill Book Company de Nueva York,
con el título

GENERAL ZOOLOGY

Traducido por

Emma Gifre

y

María Jesús Fortes Fortes

Diseño de la cubierta
Cèlia Vallès

Tercera reimpresión: enero 2003

PROHIBIDA SU VENTA
Quien realizó esta digitalización
No lo ha hecho con fines de lucro,
Sino para mi Uso y para sacar de apuro a quienes
no alcanzaron a pedir el libro en biblioteca
y no sacaron fotocopias...

© McGraw-Hill Book Company, Nueva York
y para la edición española
© Ediciones Omega, S.A.,
Plató, 26 - 08006 Barcelona
www.ediciones-omega.es

ISBN: 84-282-0683-X
Depósito legal: B. 2073-2003
Printed in Spain
A&M Gràfic, s.l.

ZOOLOGÍA GENERAL

6.ª edición
totalmente revisada y ampliada

Tracy I. Storer
Profesor emérito de Zoología
de la Universidad de California, Davis

Robert L. Usinger
Profesor de Entomología
de la Universidad de California, Berkeley

Robert C. Stebbins
Profesor de Zoología
del Museum of Vertebrate Zoology,
Universidad de California, Berkeley

James W. Nybakken
Profesor asociado de Ciencias Biológicas
del California State College
y de los Moss Landing Marine Laboratories

UNIVERSIDAD CATOLICA DE TEMUCO
BIBLIOTECA

Ediciones Omega

Reg.: 56.339
Fdos. Proyecto MECESUP

Indice de materias

Prefacio VII

1.ª Parte Biología general animal

1. Introducción 7
2. La química de la vida 18
3. Células y tejidos 52
4. Cubierta del cuerpo, esqueleto y músculos 75
5. Sistemas digestivos y metabolismo 92
6. Sistemas circulatorios 111
7. Sistemas respiratorios y excretores 123
8. Glándulas endocrinas 143
9. Sistemas nerviosos y órganos de los sentidos 157
10. Reproducción y desarrollo 183
11. Herencia y genética 209
12. Ecología animal y distribución 236
13. La evolución orgánica 276

2.ª Parte Protozoos y el reino animal

14. Clasificación y nomenclatura 315
15. Protozoos 341
16. Tipo Poríferos: Esponjas 375
17. Tipos Radiados: Cnidarios y Ctenóforos 387
18. Tipos Acelomados: Platelmintos y Nemertinos 412
19. Tipos Pseudocelomados 434
20. Miscelánea de tipos 456
21. Tipo Moluscos 485
22. Tipo Anélidos: Gusanos segmentados 517
23. Tipo Artrópodos: Rasgos generales, Quelicerados y grupos menores 539
24. Clase Crustáceos 564
25. Clase Insectos 587
26. Tipo Equinodermos 639
27. Tipo Cordados: Cordados inferiores 661
28. Clase Ciclóstomos 675
29. Clase Condrictíes: Peces cartilaginosos 683
30. Clase Osteictíes: Peces óseos 695
31. Clase Anfibios 724
32. Clase Reptiles 753
33. Clase Aves 784
34. Clase Mamíferos 818
35. El Hombre 855
36. Población y medio ambiente 873
Glosario 889
Índice alfabético 905

Reg.. 56.339

1

Introducción

Los animales difieren entre sí por su tamaño, estructura, modo de vida y otros rasgos. Es mucho lo que se conoce actualmente acerca de los animales —lo suficiente para llenar una gran biblioteca—, pero queda todavía mucho por conocer y se han planteado numerosas preguntas.

¿Qué es la vida? ¿En qué se parecen las distintas clases de animales o cómo difieren en estructura, procesos internos o modo de vida? ¿Cómo realizan los animales sus actividades ordinarias? ¿Cómo están relacionadas unas clases con otras? ¿En qué se parece y en qué difiere el hombre de los demás seres vivos? ¿Cómo han evolucionado? ¿De qué manera han influido las distintas clases de animales en el hombre y, recíprocamente, las actividades de éste sobre los animales que le rodean? Las contestaciones a muchas de estas preguntas se hallan en la **ciencia de la zoología** (gr. *zôon*, animal + *logos*, discurso), que se ocupa de los distintos aspectos de la vida animal.

1-1 Diversidad de la vida

El mundo contiene una enorme cantidad de seres vivos. Nadie conoce con exactitud cuántos tipos (especies) diferentes de organismos viven en nuestro planeta, pero incluso si se excluyen las formas microscópicas y las plantas, la cantidad sobrepasa el millón. Algunos piensan que puede haber hasta 2 millones sólo de especies animales. Incluso más especies, ahora extinguidas, vivieron en tiempos geológicos pasados. Algunas especies animales son abundantes en cuanto al número de individuos, mientras otras son raras o poco comunes. Existen formas de vida en casi todos los ambientes de la Tierra. Por consiguiente, se encuentran organismos en lugares tan inverosímiles como las fosas más profundas del océano, en las fuentes de aguas termales y en el hielo y la nieve del Ártico y del Antártico. Todas las aguas y casi todas las superficies terrestres tienen sus seres vivos característicos. Estos no existen en un vacío, sino siempre junto con otros organismos en un medio ambiente físico; de este modo cada ambiente tiene una serie característica de seres vivos. Estos conjuntos característicos de organismos interaccionan entre sí y con el medio ambiente físico en que viven. El resultado de todas estas complejas interacciones constituye la llamada «trama de la vida» o «equilibrio de la Naturaleza», denominada más a menudo ecología por los zoólogos (cap. 12).

Los seres humanos también son animales y, como tales, también viven con otros organismos en un medio ambiente físico. Aunque el hombre se ha servido de su inteligencia y de su capacidad para crear otros ambientes —ciudades, casas, cápsulas espaciales— que lo aíslan en mayor o menor medida del contacto e interacción con el medio ambiente físico y biológico del planeta, no puede librarse de todo esto por completo. Todavía depende de ciertos organismos que le proporcionan el alimento, es vulnerable a los parásitos y organismos infecciosos e interacciona generalmente con otros animales o al menos con otros seres humanos.

A pesar de la enorme cantidad de animales diferentes que existen, los procesos básicos que aseguran el mantenimiento de la vida son semejantes en todos ellos. Todos los animales están organizados y funcionan de acuerdo con ciertas leyes físicas y biológicas. Estas leyes y conceptos sirven de estructura para la organización de la primera sección de este libro. Todos los animales están formados por ciertos compuestos y elementos químicos y funcionan según unas leyes físicas determinadas, las más importantes de las cuales tienen que ver con la energía. En el capítulo 2 se tratan estas leyes básicas de la química y la física. El capítulo 3 trata la unidad estructural básica de los animales, la célula. Los capítulos 4-11 detallan los variados procesos vitales que sufre todo organismo. El capítulo 12 expone los principios que rigen la organización de los animales en los grupos que interaccionan entre sí, y el capítulo 13 trata de la continuidad de la vida a través del tiempo e indica los cambios que ocurren en su transcurso.

1-2 Ciencia

Ciencia (del latín *scientia,* conocimiento) es el conocimiento exacto o la experiencia humana comprobada. Es la manera que tiene el hombre moderno de explorar cuidadosamente su ambiente, el universo material. Las materias primas de la ciencia son los **hechos,** es decir, el estado real de las cosas. La ciencia necesita hechos para demostrar las relaciones naturales entre fenómenos; se comprueba a sí misma y evita los mitos, las leyendas o los prejuicios. Los hechos simples —el fuego quema, el agua es húmeda, etc. — pueden determinarse por la observación directa, pero incluso éstos ganan precisión si se emplean instrumentos científicos, lo cual permite que las observaciones realizadas por una persona puedan ser comparadas con las realizadas por otra. En muchos campos de la ciencia el progreso depende de los instrumentos de que se dispone, y el desarrollo de un nuevo útil de trabajo, como por ejemplo el microscopio electrónico o el ciclotrón, aporta temas y métodos insospechados.

La ciencia acumula hechos y estos hechos acumulados son los **datos.** Los datos cualitativos se refieren a diferentes clases de cosas y los cuantitativos se refieren a dimensiones, pesos u otros hechos que puedan ser expresados en términos numéricos.

Un **científico** es una persona de mente inquisitiva que siente curiosidad por los fenómenos naturales. Se hace preguntas y busca contestaciones que se apoyen en pruebas. Una honestidad absoluta de pensamiento y acción es el requisito básico para el **método científico,** que consiste en hacer observaciones y experimentos cuidadosos y en utilizar luego los datos obtenidos para formular principios generales. El método científico empieza con algunas observaciones que inducen a especulaciones en cuanto a su significado. Por ejemplo, se observa comúnmente que las mariposas nocturnas son atraídas por la luz. Al científico esto le sugiere un principio general en la relación entre causa (la luz) y efecto (la atracción). Formula una explicación provisional o **hipótesis:** que las mariposas nocturnas reaccionan positivamente a la luz. Luego planea experimentos para comprobar la hipótesis. Somete distintas clases de mariposas nocturnas a luz de diferente intensidad y longitud de onda. Si los experimentos confirman la hipótesis, el científico puede formular una **teoría** más exacta para explicar los hechos observados. En este caso la teoría puede establecer que ciertas clases de mariposas nocturnas son atraídas por la luz de la porción azul del espectro, mientras que son repelidas por las longitudes más largas que nosotros vemos rojas y amarillas. Entonces esta teoría se convierte en la base de amplias pruebas durante un período de años de duración. A consecuencia de estas deducciones y estudios científicos, los fabricantes de artículos eléctricos han producido luces amarillas que no atraen a los insectos. Las mariposas nocturnas perjudiciales para las plantas agrícolas pueden seleccionarse e incluso se las puede atraer a la muerte mediante «trampas de luz». Finalmente, mediante repetidas comprobaciones de una relación entre causa y efecto, las teorías pueden elevarse a un **principio general** o **ley,** pero incluso éstas no quedan libres de críticas. Es posible que se descubran nuevos hechos que requieran una nueva formulación o una exclusión del principio. Por consiguiente, el método científico nunca acepta los conoci-

mientos como d
ca continuament
mular los princi
quiera que se
hacer útiles ob
ción de descubr
cia provechosa.

1-3 Campos e

Todas las perso
menos, **conocim**
Los niños saber
biertos de pelo,
lan y están cu
semejantes. Los
estado salvaje y
de su comprens
conocimientos
interesarse esp
estudiar las cos
les que les llam
logía reúne to
cualquier otro
si es popular c
o ciencia de la
dio de las bact
logía (gr. *bios,*
u organismos.
ciencias natura
la Naturaleza.
logía, que trata
neralogía, que
terrestre; la fi
externa de la
tiga el tiempo
pueden contra
sica trata de
energía y la
transformación
solucionar pr
concernientes
mientras que l
objetivo tan i
suelto numer
do los descub
básicos.

Antiguamen
(384-322 a. C.
ciencia, y só
(1807-1873) y
señar todas la
conocimientos

mientos como definitivos e infalibles, sino que busca continuamente nuevas pruebas y datos para formular los principios básicos de la naturaleza. Cualquiera que se sirva del método científico puede hacer útiles observaciones en zoología. La emoción de descubrir nuevos hechos es una experiencia provechosa.

1-3 Campos especializados de la ciencia

Todas las personas de cultura media tienen, más o menos, **conocimientos comunes** sobre los animales. Los niños saben que los perros ladran y están cubiertos de pelo, que las aves que viven libres vuelan y están cubiertas de plumas, y otros hechos semejantes. Los pueblos primitivos que viven en estado salvaje y los campesinos cuya vida depende de su comprensión de la Naturaleza tienen muchos conocimientos de esta clase. Otras personas pueden interesarse especialmente en la **historia natural** y estudiar las costumbres de las aves y otros animales que les llamen la atención. La ciencia de la zoología reúne todos estos conocimientos junto con cualquier otro que se refiera a los animales, tanto si es popular como técnico. Junto con la **botánica** o ciencia de las plantas y la **microbiología** o estudio de las bacterias, virus y móneras forma la **biología** (gr. *bios,* vida), la ciencia de los seres vivos u organismos. La biología, a su vez, es una de las ciencias naturales que estudian los fenómenos de la Naturaleza. Otras ciencias naturales son la geología, que trata de la estructura de la Tierra; la mineralogía, que estudia los compuestos de la corteza terrestre; la fisiografía, que se ocupa de la forma externa de la Tierra; y la meteorología, que investiga el tiempo y el clima. Las ciencias naturales pueden contraponerse a las **ciencias físicas:** la física trata de las propiedades de la materia, y la energía y la química estudian su constitución y transformación. La ciencia aplicada está dirigida a solucionar problemas prácticos, muchos de ellos concernientes a la agricultura o a la ingeniería, mientras que la ciencia «pura» o básica no tiene un objetivo tan inmediato. Sin embargo, se han resuelto numerosos problemas económicos aplicando los descubrimientos de los estudios científicos básicos.

Antiguamente, un hombre como Aristóteles (384-322 a. C.) podía abarcar todo el campo de la ciencia, y sólo hace un siglo que Luis Agassiz (1807-1873) y algunos otros conocían y podían enseñar todas las ciencias naturales. Al aumentar los conocimientos esto ha dejado de ser posible y se ha hecho necesario dividir y subdividir los campos científicos. En la actualidad, los científicos tienen que especializarse en un campo o en partes relacionadas de unos pocos campos. Aunque en algunos aspectos tiene inconvenientes, la especialización ha hecho posible un avance mucho más rápido de la ciencia y de la industria. Por consiguiente, el científico tiene que enfrentarse con el problema de desarrollar una amplia visión del mundo que le rodea, a pesar de trabajar en una rama particular del conocimiento.

Las publicaciones científicas son el medio de comunicación entre los científicos de todo el mundo. Su número ha crecido progresivamente hasta llegar a medio millón de artículos que se publican anualmente en la actualidad. Todo científico halla dificultades para mantenerse al corriente de las publicaciones, y tiene que servirse, en parte, de revistas especializadas en la publicación de resúmenes.

A continuación exponemos algunas subdivisiones principales de la zoología, juntamente con los capítulos en que se trata de ellas:

Morfología (gr. *morphe,* forma), estructura como un todo (caps. 4-9, 15-35).
Histología (gr. *histos,* tejido), estructura microscópica de los tejidos (cap. 3).
Citología (gr. *kytos,* hueco), estructuras y funciones de la célula (caps. 3-16).
Fisiología (gr. *physis,* naturaleza), procesos o funciones de los animales (caps. 2-10, 15-35).
Nutrición (lat. *nutrio,* alimento), uso y transformación de las substancias alimenticias (cap. 5).
Embriología (gr. *en,* en + *bryo,* hinchar), crecimiento y desarrollo del nuevo individuo dentro del huevo o de la madre (útero) (cap. 10).
Genética (gr. *genesis,* origen), herencia y variación (caps. 11, 13).
Parasitología (gr. *para,* además + *sitos,* alimento), estudio de los animales que viven sobre o dentro de otros (caps. 12, 15-26).
Historia natural, vida y comportamiento de los animales en su ambiente natural (caps. 6, 13, 15-36).
Etología, comportamiento de los animales (cap. 12).
Ecología (gr. *oikos,* casa), relaciones de los animales con su ambiente (caps. 12, 15-36).
Zoogeografía (gr. *zôon,* animal + geografía), distribución de los animales en el espacio (cap. 12).
Paleontología (gr. *palaios* antiguo + *ont,* ser), animales fósiles y su distribución en el tiempo (capítulos 12, 13, 15-35).

Evolución (lat. *e,* fuera + *volvo,* rodar), origen y diferenciación de la vida animal (cap. 13).
Bioquímica (gr. *bios,* vida), estudio de los compuestos químicos y procesos que tienen lugar en los organismos vivos (cap. 2).
Taxonomía (sistemática) (gr. *taxis,* disposición + *nomos,* ley), clasificación de los animales y principios en que se basa (caps. 14, 15-35).

La zoología también se divide atendiendo a los grupos particulares de animales:

Entomología, estudio de los insectos; dividida a su vez en morfología de los insectos, taxonomía de los insectos, entomología económica, etc. (capítulo 25).
Mastozoología, estudio de los mamíferos (cap. 34).
Helmintología (gr. *helmins,* gusano), estudio de los diferentes tipos de gusanos (caps. 18, 19, 23).

1-4 Los seres vivos

La mayoría de los seres vivos u **organismos** pueden distinguirse fácilmente de la materia no viva o inorgánica —un árbol, un pájaro o un gusano de una roca o cualquier substancia química—, pero esto no es fácil con algunas formas vivas inferiores. Las semillas en estado de vida latente de las plantas y los huevos de algunos animales pueden parecer inertes, pero colocados en condiciones apropiadas se revelará su naturaleza viviente.

Los seres vivos presentan seis importantes características que los diferencian de los inanimados:

1 **Metabolismo.** En los organismos tiene lugar constantemente una compleja serie de procesos químicos esenciales que reciben el nombre colectivo de **metabolismo.** En el metabolismo son importantes actividades tales como la ingestión y digestión de los alimentos; la asimilación de los alimentos digeridos en el cuerpo; la respiración, que es el proceso de liberación de la energía producida por los alimentos asimilados; y la excreción, que es la eliminación de los desechos producidos durante la liberación de la energía. Los seres inanimados son incapaces de realizar estos procesos de ingerir materiales extraños, transformarlos para producir energía y eliminar luego los productos de desecho. Se sabe que algunos materiales inertes liberan energía. Por ejemplo, los materiales radiactivos emiten energía cuando degeneran transformándose en otros elementos. Pero los seres inanimados no obtienen la energía mediante la ingestión o transformación de otros materiales.

2 **Crecimiento.** Los seres vivos crecen por desarrollo de nuevas partes entre o dentro de las viejas. De este modo el crecimiento tiene lugar por adición interna. Éste es un crecimiento por **intrususcepción** y es un rasgo característico de los seres vivos. Los seres inanimados crecen, pero el crecimiento es siempre por adición externa, no interna, como en los cristales (fig. 1-3).

3 **Irritabilidad.** Los seres vivos reaccionan ante los cambios ambientales, y esta capacidad se denomina generalmente **irritabilidad.** La respuesta a los cambios ambientales puede revestir diversas formas, y la intensidad de la respuesta no es siempre proporcional a la magnitud del estímulo. La alteración producida en el organismo por el estímulo en general no es permanente. Los seres inanimados no actúan ante los estímulos del mismo modo; cuando reaccionan, como en la dilatación de un metal por el calor, existe una relación cuantitativa definida entre el estímulo (calor) y el efecto producido (dilatación).

4 **Reproducción.** Cada tipo de organismo vivo tiene la capacidad de producir otros seres de su misma clase.

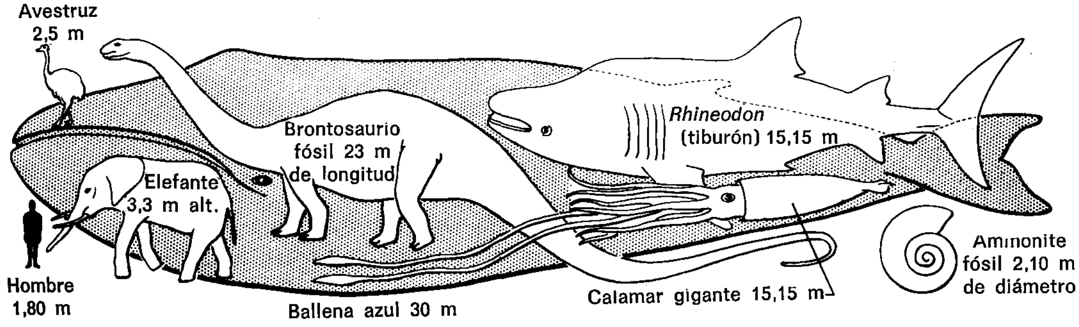


Fig. 1-1 Los mayores animales comparados con el hombre. *(Adaptado de C. R. Knight.)*

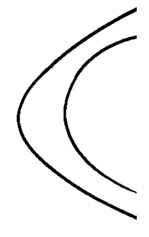


**Fig.
cont**

5 **Forma y tan**
tiene genera
maño caract
cias inertes
ma; los cri
constantes,
6 **Composición**
están compu
mentos quím
oxígeno (O)
variadas pe
aparecen co
mentos. Est
dos con un
moléculas
gran peso
la substanci
o del anim
el suelo se
químicos f
queñas.

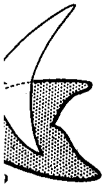
En ciertos
entre los sere
han sido crist
llarse en las

1-5 Bases fís

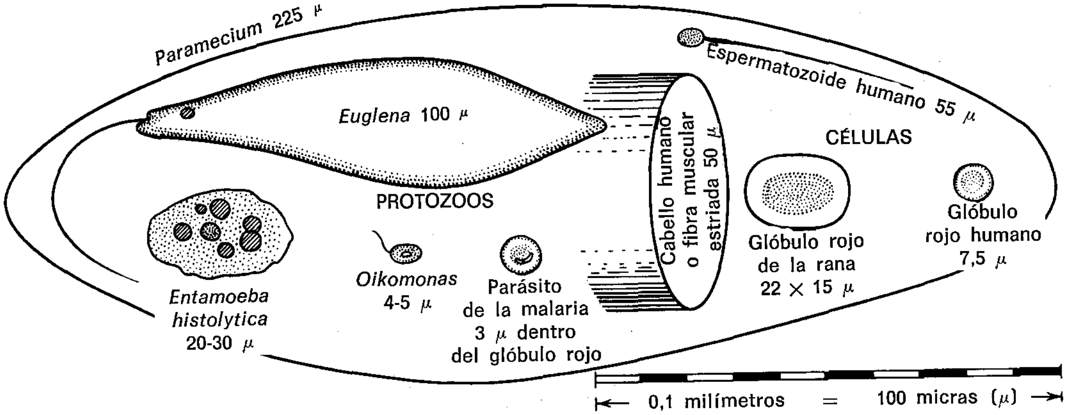
La gran dive
se basa única
se encuentran
los elementos

. asimilación de
rpo; la respira-
ón de la energía
ilados; y la ex-
de los desechos
de la energía.
aces de realizar
riales extraños,
rgía y eliminar
Se sabe que al-
n energía. Por
os emiten ener-
ándose en otros
nados no obtie-
tión o transfor-

recen por desa-
entro de las vie-
tiene lugar por
imiento por **in-**
cterístico de los
os crecen, pero
ción externa, no
g. 1-3).
reaccionan ante
capacidad se de-
d. La respuesta
revestir diver-
la respuesta no
agnitud del es-
en el organis-
es permanente.
ante los estímu-
accionan, como
el calor, existe
a entre el estí-
ido (dilatación).
anismo vivo tie-
os seres de su



Ammonite fósil 2,10 m de diámetro



Paramecium 225 μ
Espermatozoide humano 55 μ
Euglena 100 μ
CÉLULAS
Cabello humano o fibra muscular estriada 50 μ
PROTOZOOS
Glóbulo rojo humano 7,5 μ
Glóbulo rojo de la rana 22 × 15 μ
Entamoeba histolytica 20-30 μ
Oikomonas 4-5 μ
Parásito de la malaria 3 μ dentro del glóbulo rojo
0,1 milímetros = 100 micras (μ)

Fig. 1-2 Algunos de los animales más pequeños y algunas células animales, todas dentro del contorno de un *Paramecium*. Aumentado unas 550 veces.

5 **Forma y tamaño.** Cada clase de organismo vivo tiene generalmente una forma definida y un tamaño característico (figs. 1-1, 1-2). Las substancias inertes varían a menudo de tamaño y forma; los cristales minerales tienen formas muy constantes, pero varían de tamaño.

6 **Composición química.** Los organismos vivientes están compuestos principalmente por cuatro elementos químicos: carbono (C), hidrógeno (H), oxígeno (O) y nitrógeno (N) en proporciones variadas pero definidas; estos cuatro elementos aparecen con pequeñas cantidades de otros elementos. Estos elementos, cuando están enlazados con uno o más átomos de carbono, forman moléculas orgánicas complejas, a menudo de gran peso molecular; en conjunto constituyen la substancia viva o **protoplasma** de la planta o del animal. En los minerales, las rocas y en el suelo se encuentran estos y otros elementos químicos formando moléculas mucho más pequeñas.

En ciertos aspectos, los virus son intermedios entre los seres vivos y los inanimados (algunos han sido cristalizados), pero sólo pueden desarrollarse en las células vivas.

1-5 Bases físicas y químicas de la vida

La gran diversidad de formas vivas del planeta se basa únicamente en los 92 elementos vivos que se encuentran en estado natural. Los átomos de los elementos de bajo peso molecular, carbono, hidrógeno, nitrógeno y oxígeno, constituyen más del 95 por ciento de la materia viva (protoplasma) del planeta. En combinaciones químicas diversas, estos cuatro elementos forman la estructura esencial de los cuerpos de todos los animales, desde compuestos inorgánicos simples como el agua (H_2O) y los pequeños compuestos orgánicos como los aminoácidos, azúcares y grasas hasta las grandes macromoléculas complejas de proteína, almidón o ácidos nucleicos.

Unos 30 elementos son los componentes menores de la materia viva. Estos componentes menores son menores en cuanto a su cantidad total, pero son vitales para el funcionamiento de ciertos sistemas vivos. Ejemplos de estos importantes elementos son el calcio, necesario para la construcción de la concha de los moluscos y el hueso de los vertebrados; el fósforo, vital en todas las relaciones energéticas vivas y en la estructura proteínica; y el hierro y el cobre, necesarios para el transporte del oxígeno en los sistemas respiratorios de vertebrados e invertebrados. Muchos de estos elementos menores son partes integrantes de las grandes y complejas moléculas orgánicas.

Todos los animales requieren energía en forma de alimento a fin de mantener sus procesos vitales. Pueden obtener esta energía fundamentalmente de las plantas o de otros organismos autótrofos (como ciertas bacterias), ya que no pueden fabricar su propio alimento a partir de los componentes orgánicos simples. Determinadas leyes físicas rigen las relaciones energéticas, y éstas son válidas tanto para los sistemas vivos como para los inertes. Estas leyes se engloban en el campo de la termodinámica, que trata de la energía y de sus transformaciones.

Así, la química y la física son importantes para el estudio de la vida y de los procesos vitales, porque los elementos químicos que componen el cuerpo de un animal obedecen a unas determinadas leyes químicas y porque los animales existen sólo mediante el uso de la energía, que funciona según unas leyes físicas rígidas. Como se verá en los capítulos posteriores, la energía es particularmente importante, porque actúa a todos los niveles, desde el molecular al del ecosistema en su totalidad.

1-6 Los animales comparados con las plantas

La mayoría de los organismos macroscópicos (los que pueden verse con claridad a simple vista) pueden incluirse dentro del reino animal o del vegetal. No ocurre así con muchos organismos microscópicos o con el grupo de grandes organismos denominado Fungi (hongos y afines). Por esta razón, los organismos actualmente son clasificados por los científicos en cuatro o cinco reinos: ANIMALIA (animales), PLANTAE (plantas), FUNGI (hongos), PROTISTA y MONERA. Los dos últimos reinos contienen organismos muy pequeños, como las bacterias y amebas (pár. 15-3). Con mucho, el mayor número de organismos se encuentra, sin embargo, en los reinos animal y vegetal. Las principales diferencias entre animales y plantas son:

1 **Forma y estructura.** La forma del cuerpo de los animales es bastante constante, sus órganos suelen ser internos, sus células están recubiertas por delicadas membranas y sus tejidos están bañados por una solución de cloruro sódico (NaCl). El crecimiento acostumbra a ser diferencial, dando lugar a cambios en las proporciones de las partes del cuerpo con la edad. El cuerpo de las plantas es a menudo de forma variable, los órganos suelen ser externos, las células están generalmente dentro de rígidas paredes de celulosa y el cloruro sódico es tóxico para la mayoría de las plantas. El crecimiento suele ser terminal, en los extremos de los órganos, y a menudo continúa durante toda la vida pero cada clase de planta tiene un límite normal de crecimiento.

2 **Metabolismo.** Los animales necesitan como alimento complejas materias orgánicas, que sólo pueden obtener comiendo plantas u otros animales. Estas substancias son descompuestas (digeridas), y con los productos resultantes se sintetizan nuevas substancias dentro del cuerpo. Necesitan oxígeno (O_2) para la respiración. Los principales productos finales del metabolismo son: anhídrido carbónico (CO_2), agua (H_2O) y urea $(NH_2)_2CO$. La mayoría de las plantas utilizan el anhídrido carbónico del aire juntamente con agua y substancias inorgánicas obtenidas del suelo en disolución. Por fotosíntesis —la acción de la luz solar sobre el pigmento verde, clorofila— se combinan estas sencillas substancias

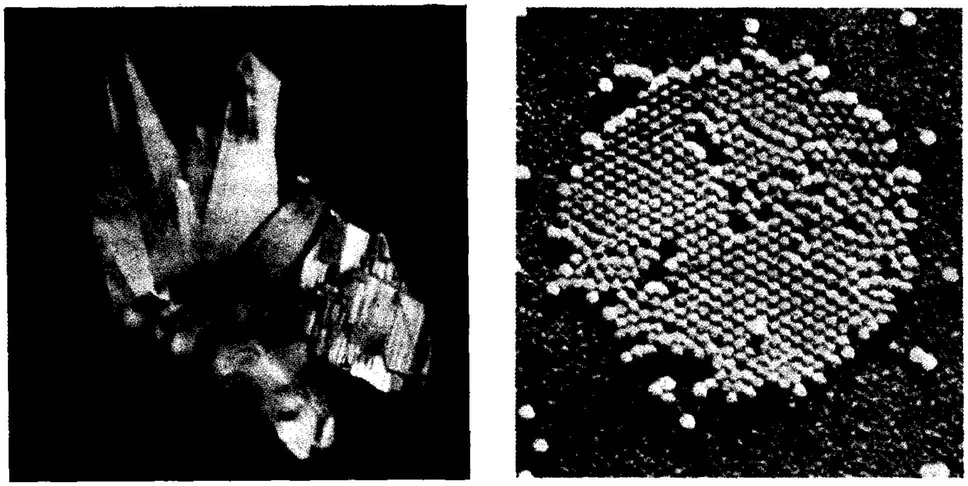


Fig. 1-3 Seres inertes y seres vivos. *Izquierda:* Cristales de cuarzo (largos y blancos) y de pirita de hierro. Aproximadamente de tamaño natural. *Derecha:* Virus de la poliomielitis cristalizado; «vive» y se reproduce dentro de las células de animales o del hombre. x 121 000. *(Foto con el microscopio electrónico por W. M. Stanley.)*

---

formando
prendiéndo
rio (figura
3 **Sistema ne**
los animal
responder
tas carecen
más lentas.
plazarse o
tas clases
su vida (e
pas) o son
deos, brioz

1-7 La vida

Se conocen
cies de anim
cubren otras
ordinariamen
en número
cilitar el estu
nes entre las
animal se di
queños (cap.
Cada clase
mientos de
y necesidade
Las distintas
hallan cubie
suelo y rocas
picales recib
a los polos,
o que preci
de un lugar
físico de las
so. Ello tien
que se desa
tres y la cu
los tipos de
gar. Por con
males varía
rra (cap. 12)
Ningún a
mo. Todos
las caracterí
otros anima
biente bioló
enemigos, e
junto de t
«trama de l
leza», un c

formando distintos compuestos orgánicos, desprendiéndose oxígeno como producto secundario (figura 12-1).

3 **Sistema nervioso y movimiento.** La mayoría de los animales tienen sistema nervioso y pueden responder rápidamente a los estímulos. Las plantas carecen de este sistema y sus respuestas son más lentas. En general, los animales pueden desplazarse o mover partes de su cuerpo, pero ciertas clases de animales se fijan al principio de su vida (esponjas, anémonas de mar, ostras, lapas) o son fijos y tienen forma de planta (hidroideos, briozoos).

1-7 La vida animal en la Tierra

Se conocen aproximadamente un millón de *especies* de animales vivientes, y continuamente se descubren otras nuevas. Algunas de ellas son extraordinariamente abundantes, otras se hallan sólo en número moderado y otras son raras. Para facilitar el estudio y poner de manifiesto las relaciones entre las diferentes clases de animales, el reino animal se divide en varios grupos, grandes y pequeños (cap. 14).

Cada clase de animal tiene sus propios requerimientos de vida, determinados por su estructura y necesidades de alimento, cobijo y reproducción. Las distintas regiones de la superficie terrestre se hallan cubiertas de aguas saladas o dulces o de suelo y rocas de numerosos tipos. Las regiones tropicales reciben más calor del Sol que las próximas a los polos, y la cantidad de humedad atmosférica o que precipita en forma de lluvia o nieve varía de un lugar a otro. Por consiguiente, el ambiente físico de las distintas regiones de la Tierra es diverso. Ello tiene influencia sobre la clase de plantas que se desarrollan en las distintas regiones terrestres y la cubierta vegetal, a su vez, influye sobre los tipos de animales que pueden vivir en un lugar. Por consiguiente, el número y la clase de animales varía mucho en diferentes partes de la Tierra (cap. 12).

Ningún animal vive exclusivamente por sí mismo. Todos están afectados en grado variable por las características de su ambiente físico y por los otros animales y plantas que constituyen su ambiente biológico. La mayoría de animales tienen enemigos, enfermedades y competidores. El conjunto de todas estas interacciones constituye la «trama de la vida» o el «equilibrio de la Naturaleza», un conjunto dinámico de fuerzas físicas y biológicas que afecta a todos los seres vivos, incluido el hombre.

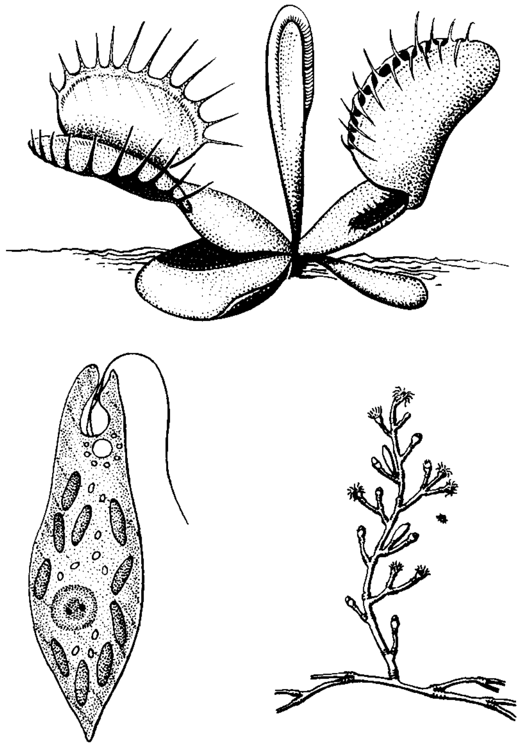


Fig. 1-4 Comparación de las plantas con los animales. *Arriba: Dionaea muscipara,* una planta que captura insectos cerrando sus hojas. *Izquierda: Euglena,* un organismo unicelular «reclamado» por los botánicos y los zoólogos (pár. 16-10). *Derecha:* hidroideo colonial, animal marino de forma de planta (pár. 18-13).

1-8 Relaciones de los animales con el hombre

Los primeros hombres vivían probablemente como los pueblos primitivos actuales, recogiendo semillas y frutos de las plantas silvestres y capturando animales de distintas clases para obtener alimento (cap. 35). Este tipo de vida, sin embargo, requiere de una gran extensión de tierra para mantener a cada individuo y por esto los grupos humanos que viven de este modo están formados por pocas personas. Las grandes poblaciones de los países civilizados deben producir su propio alimento: cereales cultivados (trigo, maíz, arroz) y animales domésticos (ganado vacuno, corderos, cerdos y gallinas). Tanto los pueblos primitivos como los civilizados obtienen animales de las aguas dulces y saladas —peces, ostras, cangrejos y otros— que les suministran proteínas animales; pero los recursos del mar no son inagotables y la producción marina ha disminuido en los lugares en los que la explotación ha sido demasiado intensa.

La lana del cordero y las pieles de varios mamíferos suministran vestidos, las plumas de las aves se emplean para almohadas y colchas, los pellejos suministran cuero y cola, los pelos se convierten en fieltro y las glándulas u otros órganos internos producen muchos preparados medicinales. Otros productos animales útiles son la miel, la cera de abeja, el caparazón de tortuga y las esponjas naturales. Las industrias ganaderas y de conserva de carne, las pesquerías, el comercio de pieles y la apicultura dan empleo remunerador a millares de personas.

Los animales utilizados para la investigación, tanto en el campo como en el laboratorio, han contribuido en gran manera a que el hombre tenga un conocimiento de sí mismo y de su ambiente. Mediante estos estudios se han obtenido muchos conocimientos en el campo de la medicina, la fisiología, la embriología, la genética, el comportamiento y la cría de animales.

Entre los animales perjudiciales, los grandes depredadores ya no constituyen un peligro para el hombre en los países civilizados, pero matan animales domésticos y animales salvajes útiles. Los insectos y roedores que se alimentan de plantas cultivadas, hierbas o árboles, cobran un alto tributo y, además, se requieren grandes gastos para combatirlos. Otros insectos y las ratas y los ratones domésticos estropean los alimentos y otros materiales almacenados. Algunos insectos, arañas, escorpiones y serpientes son muy venenosos. Las numerosas clases de parásitos —protozoos, gusanos, insectos y garrapatas— producen enfermedades y la muerte del hombre, de los animales domésticos y de las especies salvajes útiles. Organismos productores de enfermedades transmitidos por animales han tenido un importante papel en la historia de la humanidad; son ejemplos de ello los protozoos parásitos de la malaria y el virus de la fiebre amarilla transmitidos por mosquitos, las bacterias de la peste transmitidas por las pulgas, y el tifus exantemático propagado por los piojos y las pulgas.

1-9 El porqué del estudio de la zoología

¿Qué pertinencia tiene en la actualidad el estudio de esta ciencia para los estudiantes? En un mundo cada vez más complejo, interrelacionado y tecnológico, éstas son importantes preguntas que merecen una respuesta a modo de introducción a este libro. En las últimas décadas del siglo XX, el hombre afronta algunos problemas que podrían llevarle a la más grave de las crisis. Estos problemas incluyen el aumento de la población, el aumento de la contaminación, la disminución del alimento y de la energía para la población humana, y la disminución de la diversidad de formas vivientes. Todos estos problemas están íntimamente relacionados con la zoología. El estudio de las poblaciones, su funcionamiento y control constituyen uno de los aspectos de la ecología (cap. 12). La energía, su distribución y conservación en los animales vivientes son los aspectos principales de algunas de las disciplinas de la zoología, que incluyen la biología molecular o la fisiología celular (cap. 2) y otras muchas partes de la fisiología (caps. 4-10), mientras que la transferencia de energía a un nivel de población es un aspecto de la ecología. La diversidad de la vida, esto es, la gran variedad de formas animales presentes en el planeta y su lograda adaptación a los diversos hábitats, constituye el tema de la segunda parte de este libro, que se ha ideado para familiarizar al lector con el espectro de vida animal que habita la Tierra y que puede ser de gran importancia en la estructuración de sistemas estables y mantenedores de la vida de este planeta.

Todos los grandes problemas que afronta el hombre en el último cuarto de este siglo son biológicos: la explosión demográfica, la escasez de alimento y energía y la contaminación. Estos no pueden resolverse sin un conocimiento adecuado de los principios que rigen la vida animal en este planeta, esto es, la zoología. No es posible, por ejemplo, llegar a captar el problema de la población humana si no se entienden los principios que fundamentan el crecimiento, mantenimiento y decadencia de las poblaciones animales, una parte de la ecología, ya que el hombre está también sujeto a las mismas reglas. Del mismo modo, no es posible comprender las bases de la actual crisis alimentaria o su resolución sin un conocimiento de los diferentes tipos de alimentos, porqué se necesitan y qué papel desempeñan en los sistemas animales vivientes, otra disciplina de la zoología (fisiología). Finalmente, en un tiempo en el que las especies animales de todo el mundo están cada vez más en peligro de extinción y de disminución de sus tamaños de población, es importante comprender esta diversidad si se quiere conservar algo.

¿Por qué est
humana pued

1-10 El estu

Son muchos
nocimientos
males, adqui
ciudad o en
parques zool
tos conocimi
cipiantes co
reino animal
de la anatom
tes grupos,
y de la man
añade una
ducción de
Tierra en la
cos pasados
nado los ani
decir, la tec
bajos poster
pliar los con
introducción
Para estu
querimiento
var cuidado
que se ve;
bajos (una
3) pensami
inducciones
pacidad pa
vaciones c
apropiadas,
o alterar e
están en fa
cesaria para
de consegu

La vasta li
libros y mu
lares. Los
pítulos con
cuales el e
tal y supe
gía. Existe
y de biolo

¿Por qué estudiar zoología? ¡El futuro de la raza humana puede depender de ello!

1-10 El estudio de la zoología

Son muchos los estudiantes que tienen algunos conocimientos generales sobre algunas clases de animales, adquiridos en la experiencia diaria en la ciudad o en el campo, o en los museos y en los parques zoológicos. Con el objeto de ampliar estos conocimientos, los cursos de zoología para principiantes contienen una descripción general del reino animal, de las clases y número de animales, de la anatomía de los representantes de los diferentes grupos, de los procesos corporales (fisiológicos) y de la manera cómo viven los animales. A ello se añade una descripción del crecimiento y la reproducción de los animales, de los principios de la Tierra en la actualidad y en los tiempos geológicos pasados y, finalmente, de cómo se han originado los animales que existen en la actualidad, es decir, la teoría de la evolución orgánica. Los trabajos posteriores en zoología tienen por objeto ampliar los conocimientos adquiridos en un curso de introducción, y tratan de otros aspectos del tema.

Para estudiar con provecho la zoología, los requerimientos son sencillos: 1) facultad de observar cuidadosamente y de explicar con precisión lo que se ve; 2) honradez absoluta en todos los trabajos (una necesidad primaria en toda ciencia); 3) pensamiento claro para llegar a deducciones o inducciones a partir de las observaciones, y 4) capacidad para juzgar el valor relativo de las observaciones contradictorias y llegar a conclusiones apropiadas, pero con disposición para abandonar o alterar estas conclusiones al hallar pruebas que están en favor de otra dirección. La habilidad necesaria para lograr todos estos requerimientos puede conseguirse incluso en un curso elemental.

Bibliografía

La vasta literatura zoológica comprende millares de libros y muchas revistas, tanto técnicas como populares. Los ejemplos que se citan aquí y en otros capítulos constituyen unas obras seleccionadas en las cuales el estudiante encontrará información elemental y superior sobre muchos aspectos de la zoología. Existen muchos textos elementales de zoología y de biología animal que tratan de una parte o de todo el reino animal y de distintos fenómenos y principios biológicos generales.

Los siguientes trabajos se refieren a descripciones sistemáticas del Reino Animal:

Grzimek, H. C. Bernhard (dir.). 1970. Grizimek's animal life encyclopedia. Nueva York, Van Nostrand Reinhold. 13 vols. Traducido al inglés del alemán. *El más reciente intento de tratamiento enciclopédico; interesante, muy ilustrada.*

Harmer, S. F. y **A. E. Shipley** (dir.). 1805-1909. The Cambridge natural history. Londres, Macmillan & Co., Ltd. 10 vols. Reimpreso 1960. Nueva York, Stechert-Hafner, Inc. PROTOZOA a MAMMALIA.

Lankester, E. R. (dir.). 1900-1909. A treatise on zoology Londres, A. & C. Black, Ltd. 8 vols. Incompleto; omite los anélidos, insectos, vertebrados terrestres, etc. Reimpreso. Nueva York, Stechert-Hafner, Inc.

Moore, R. C. (dir.). 1952. Treatise on invertebrate paleontology, Lawrence, Kansas Geological Society and The University of Kansas Press. *Detallada, con buenas sinopsis sobre la biología de los diferentes grupos. En muchos volúmenes e incompleta.*

Parker, T. J. y **W. A. Haswell.** 1897. A textbook of zoology. Londres, Macmillan & Co., Ltd. Vol. 1. 6.ª ed. 1940. Invertebrates. Rev. por Otto Lowenstein. XXXII + 770 pp., 733 figs. Vol. 2. 7.ª ed. 1962. Vertebrates. Rev. por A. J. Marshall XXIII + 952 pp., 659 figs.

Romer, A. S. 1966. 3.ª ed. Vertebrate paleontology. Chicago, University of Chicago Press. VIII + 468 pp.

Las principales obras generales no escritas en inglés son:

Bronn, H. G. y otros. 1859- . Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig. Akad. Verlag. Geest & Portig K.-G. 6 vols. (Actualmente unos 50 vols., pero todavía incompleto.)

Grassé, Pierre-P. (director). 1948- . Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie. París, Masson et Cie. 17 vols. previstos, hasta ahora han aparecido 13.

Kükenthal, W. y **T. Krumbach** (dir.). 1925- . Handbuch der Zoologie, eine Naturgeschichte der Stamme des Tierreichs. Berlín, Walter de Gruyter & Co. 8 vols. (Previstos 14 o más, pero todavía incompleto.)

Las siguientes obras estudian los invertebrados:

Barnes, R. D. 1974. 3.ª ed. Invertebrate zoology. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XII + 870 pp., ilus.

Barrington, E. J. W. 1967. Invertebrate structure and function. Boston, Houghton Mifflin Co. X + 549 pp., ilus.

Bayer, F. M. y **H. B. Owre.** 1968. The free living lower

2

La química de la vida

Para permanecer vivos, en los animales, y en las células que los constituyen, tienen lugar constantes cambios químicos. Estos cambios e interacciones químicas reciben el nombre de **reacciones.** Las reacciones químicas en los tejidos y células vivas son las responsables de actividades tales como la producción de secreciones en las células glandulares, la liberación de energía para el movimiento muscular y la digestión de moléculas alimenticias complejas. Si la mayor parte de estas reacciones se detuvieran, los animales y las células morirían en pocos minutos. Por tanto, para entender a los animales es preciso en primer lugar tratar algunos principios de química. El estudio de los compuestos químicos y de sus reacciones en las células y los líquidos de los organismos vivientes constituye el campo de la **bioquímica,** cuyo fin último es comprender los fenómenos químicos que llamamos **vida.** Una rama reciente de la bioquímica, la **biología molecular,** está rápidamente acumulando conocimientos sobre los más detallados aspectos químicos de la vida, como es, por ejemplo, el caso del DNA y el RNA (párs. 2-28 y 11-17).

El presente capítulo estudia algunos principios generales, físicos y químicos, los componentes básicos del protoplasma y algunos aspectos químicos del metabolismo celular. Otras substancias químicas y procesos metabólicos son tratados en los capítulos 4 a 9.

Propiedades físicas

2-1 Materia, peso y gravedad

La substancia del universo, de la Tierra y de los seres vivos se denomina **materia.** En distintas condiciones ambientales de temperatura y presión cualquier clase de materia puede hallarse en uno de los tres estados físicos: sólido, líquido o gas. El agua, una clase común de materia, puede presentarse en forma de hielo sólido, agua líquida o vapor de agua. La mayor parte de los esqueletos y conchas de los animales son sólidos, el plasma sanguíneo y gran parte del contenido celular es líquido, y se hallan gases en los pulmones y disueltos en los líquidos del cuerpo. Casi todos los animales contienen materia en los tres estados.

La **masa** o cantidad de materia contenida en cualquier objeto o cuerpo es uno de sus atributos básicos. Debido a ciertas fuerzas existe una atracción entre dos cuerpos cualesquiera, y el grado de

---

atracción depe
a que se encu
tre la Tierra
sobre o cerca
na **gravedad,**
La fuerza d
les sobre la c
jeto sólido en
pidamente en
como el agua
movimiento. E
nor en la Lun
en Júpiter (m
y el volumen
(como el agu
en los gases,
el oro o el h
cífico, y par
peso y su su
influyen sobr
vivir. Los mu
den volar gr
y algunos in
fácilmente p
ción con su p
animal acuát
terrestre sem
hacia arriba
Debido a
cuerpo en re
po en movi
miento. La
con la masa.
fuerza para
la inercia)
halla más r
tiende a det
sado. Cabe
secto tiene
puede poner
pidamente. E
miento con
en movimie
tierra las re
vencer la i
grande o p
pulsora para

2-2 Cohesi

Sobre las p
croscópico (

substancias quí-
tratados en los

edades físicas

ı Tierra y de los
En distintas con-
a y presión cual-
larse en uno de
quido o gas. El
ı, puede presen-
ıa líquida o va-
los esqueletos y
ı, el plasma san-
celular es líqui-
ones y disueltos
los los animales
os.
a contenida en
de sus atributos
xiste una atrac-
ı, y el grado de

atracción depende de sus masas y de la distancia a que se encuentran uno de otro. La atracción entre la Tierra y cualquier animal u objeto situado sobre o cerca de la superficie terrestre se denomina **gravedad,** y el valor de esta fuerza es su **peso.**

La fuerza de la gravedad mantiene a los animales sobre la corteza terrestre o sobre cualquier objeto sólido en que se hallen situados. Actúa más rápidamente en el aire que en un medio más pesado, como el agua, donde es mayor la resistencia al movimiento. El peso de cualquier animal sería menor en la Luna (pequeña masa), pero mucho mayor en Júpiter (mayor masa). La relación entre el peso y el volumen de un objeto referida a un patrón (como el agua) es su **peso específico.** Éste es bajo en los gases, mientras que es alto en metales como el oro o el hierro. En los animales, su peso específico, y particularmente las relaciones entre su peso y su superficie, determinan sus costumbres e influyen sobre el tipo de ambiente en que pueden vivir. Los murciélagos, las aves y los insectos pueden volar gracias a la gran superficie de sus alas, y algunos invertebrados acuáticos nadan y flotan fácilmente porque tienen mucha superficie en relación con su peso. El peso específico efectivo de un animal acuático es menor que el de un animal terrestre semejante, pues el primero es empujado hacia arriba por el peso del agua que desplaza.

Debido a otra propiedad o fuerza, la **inercia,** un cuerpo en reposo tiende a continuar así, y un cuerpo en movimiento tiende a continuar en movimiento. La inercia está directamente relacionada con la masa. Un cochecito de niño requiere menos fuerza para ponerse en movimiento (para vencer la inercia) que un automóvil, pero el cochecito halla más resistencia superficial al movimiento y tiende a detenerse antes que el vehículo, más pesado. Cabe decir lo mismo de los animales. Un insecto tiene menos inercia que un oso, por lo que puede ponerse en movimiento y detenerse más rápidamente. En ausencia de la gravedad y del rozamiento con el aire, el agua o el suelo, un cuerpo en movimiento no se detendría nunca; pero en la tierra las resistencias que encuentra terminan por vencer la inercia del movimiento. Todo animal, grande o pequeño, debe ejercer su potencia propulsora para mantenerse en movimiento.

2-2 Cohesión y adhesión

Sobre las partículas de materia de tamaño submicroscópico (moléculas; véase pár. 2-4) actúan otras fuerzas: la **cohesión** tiende a mantener juntas las partículas de la misma clase, y la **adhesión** a las de distinta clase. La cohesión de las moléculas en la superficie del agua (o de otros líquidos) produce un efecto de membrana elástica llamado **tensión superficial,** que tiende a reducir a un mínimo la superficie. Esta tensión tiene una fuerza elástica apreciable; sostiene una aguja de coser limpia colocada en la superficie de un líquido. Los zapateros y otros insectos pueden «caminar» por encima de esta película superficial porque sus patas están recubiertas de una cera que no se moja y no rompe la fuerza de cohesión. La tensión superficial es la causa de que las gotas de lluvia sean esféricas, y también es esta fuerza la que determina la forma esférica de las gotitas de grasa existentes dentro de las células de los animales. A la adhesión y a la tensión superficial se debe el ascenso de los líquidos por los finos tubos capilares. Cuando un insecto cae sobre la superficie de un estanque con las alas extendidas, no puede volver a levantarse debido a la adhesión entre sus alas y el agua. La cohesión y la adhesión son las que mantienen unidas las diversas partes microscópicas del cuerpo.

Todos los fenómenos indicados —gravedad, inercia, cohesión, tensión superficial y adhesión— intervienen en la organización estructural y en los procesos corporales de los animales, tanto a nivel macroscópico como microscópico.

2-3 Energía

Otro componente fundamental de nuestro universo es la **energía,** «la capacidad de producir trabajo». En todas las actividades de los organismos vivientes interviene la energía; ejemplos de ello son los movimientos de los animales, la digestión y el empleo del alimento y la transmisión de los impulsos nerviosos. La energía puede manifestarse de varias maneras: *movimiento,* como el vuelo de un insecto; *calor,* un aumento de la temperatura (debido a los movimientos desordenados de las partículas que forman la materia); *cambios químicos* o reacciones, como en la digestión de los alimentos; la *corriente eléctrica,* flujo de impulsos a lo largo de un nervio, y *luz,* transmisión de unidades llamadas fotones. Todas estas formas que pueden transformarse más o menos unas en otras, constituyen la **energía cinética,** la energía de movimiento (gr. *kinein,* moverse). Otra clase es la **energía potencial,** la energía de posición. Una mano o un pie levantados tienen energía potencial, pero cuando se mueven para tirar una pelota ésta se convierte en energía cinética de movimiento.

Dos leyes básicas regulan todas las transformaciones de la energía. La **primera ley de la termodinámica** establece que en cualquier sistema la cantidad total de energía permanece invariable. En un animal, el total recibido con los alimentos se gasta en los movimientos, en la digestión y en otros procesos corporales, o se pierde en forma de calor irradiado al ambiente. El sistema de que forma parte el animal no ha «perdido» nada. Según la **segunda ley de la termodinámica** el calor es la forma final de todas las transformaciones de la energía y todas las formas de energía pueden convertirse íntegramente en calor, pero el calor no puede convertirse nunca completamente en las demás formas. La energía recibida por un animal se transforma de distintas maneras en la economía interna de su cuerpo, pero toda la que se emplea en movimientos, rozamientos, transformaciones químicas o incluso en impulsos nerviosos, finalmente se convierte en calor que pasa al ambiente.

La energía del mundo, en último término, procede toda del Sol. A la radiación solar se debe el desarrollo y crecimiento de las plantas, de las que dependen prácticamente todos los animales (cap. 12).

Principios químicos

2-4 Estructura de la materia

En la experiencia diaria aprendemos a reconocer algunas de las miles de clases de materia o substancias a las cuales damos nombres —agua, hierro, azúcar, etc.—. No obstante, una simple inspección no basta para decir si una substancia es pura —de una sola clase— o una mezcla de dos o más. El agua ordinaria, por ejemplo, suele contener oxígeno (un gas) y sales en disolución (sólidos). Para determinar las verdaderas propiedades del agua, ésta debe estar libre de otras substancias. La ciencia de la química se ocupa del estudio de la estructura y composición de las substancias y de las reacciones que experimentan.

La investigación química ha demostrado que toda substancia pura está formada por unidades ultramicroscópicas llamadas **moléculas.** A su vez cada molécula está formada por uno o más **elementos químicos.** Un elemento es un material que no puede ser descompuesto en una forma más simple por los métodos químicos ordinarios. Las partículas de un elemento se denominan **átomos,** que son los bloques estructurales básicos; todos los átomos de un elemento son semejantes. Una molécula de agua está formada por dos átomos de hidrógeno y uno de oxígeno. Para facilitar la descripción de los fenómenos químicos y de las reacciones químicas, los nombres de los elementos se representan por símbolos: H significa hidrógeno, O oxígeno, C carbono; otros se indican en la figura 2-2. Por tanto, la fórmula de la molécula del agua es H_2O, la del gas oxígeno O_2 y la del azúcar de mesa común $C_{12}H_{22}O_{11}$. En total han sido identificados, bautizados y estudiados 92 elementos químicos que se presentan naturalmente. Añadiendo los 11 que han sido sintetizados en los laboratorios, se tiene un total de 103 elementos.

Por métodos indirectos se ha visto que los átomos, a su vez, están compuestos de partículas todavía menores. Nadie ha podido ver las moléculas ultrapequeñas, los átomos o los elementos menores; pero muchos experimentos físicos y cálculos rigurosos han permitido determinar su peso, contarlos, conocer sus cargas eléctricas y averiguar su velocidad de movimiento. A partir de estos y de otros datos se ha inducido la estructura de los átomos y de las moléculas, y se han ideado muchos modelos.

2-5 Átomos

Se admite que el átomo tiene un contorno esférico, con un **núcleo** central alrededor del cual se hallan una o varias partículas elementales llamadas **electrones;** cada electrón da vueltas según una órbita. La mayoría de los átomos tienen más de una órbita (fig. 2-1). La estructura de un átomo, por tanto, se parece a grandes rasgos a un sistema solar

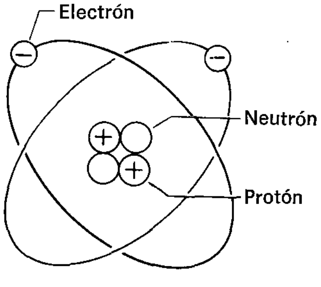
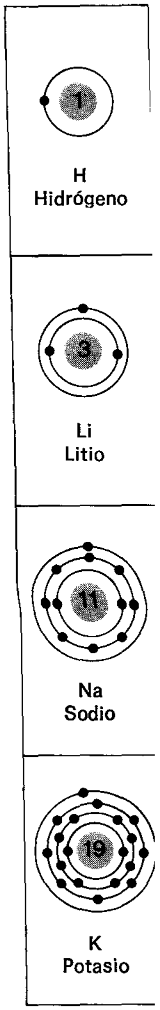


Fig. 2-1 Modelo de la supuesta estructura del átomo de helio.

con su Sol ce
vueltas (electr
pacio entre su
tamaño de un
metros de diá
más de un cer
estarían dand
núcleo, que se
sas.

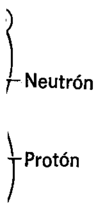
El núcleo es
una carga pos



Fi
m
to
re
su
el
su

ı una forma más
os ordinarios. Las
enominan **átomos,**
básicos; todos los
nejantes. Una mo-
or dos átomos de
Para facilitar la
químicos y de las
es de los elemen-
H significa hidró-
ros se indican en
la de la molécula
geno O_2 y la del
$)_{11}$. En total han
estudiados 92 ele-
tan naturalmente.
sintetizados en los
103 elementos.
visto que los áto-
de partículas toda-
ver las moléculas
ementos menores;
s y cálculos rigu-
su peso, contar-
s y averiguar su
tir de estos y de
estructura de los
an ideado muchos

contorno esférico,
del cual se hallan
es llamadas **elec-**
según una órbita.
ı más de una ór-
ı átomo, por tan-
un sistema solar


Neutrón
Protón

:tura del átomo de

con su Sol central (núcleo) y los planetas dando vueltas (electrones). En ambos existe mucho espacio entre sus componentes. Si se aumentara el tamaño de un átomo hasta el de una esfera de 30 metros de diámetro, el núcleo quizá tendría poco más de un centímetro de diámetro. Los electrones estarían dando vueltas tan rápidas alrededor del núcleo, que se verían como débiles manchas borrosas.

El núcleo está formado por **protones,** que llevan una carga positiva, y también **neutrones,** que no tienen cargas eléctricas. Por cada protón cargado positivamente que existe en el núcleo hay un electrón cargado negativamente en una de las órbitas. El conjunto del átomo, por tanto, es neutro, ya que sus cargas positivas y negativas son iguales.

Los átomos de los distintos elementos químicos difieren unos de otros por el número de neutrones, protones y electrones que contienen. Los elementos pueden ordenarse en una **tabla periódica** según el número de **protones** que contiene cada uno. El hi-

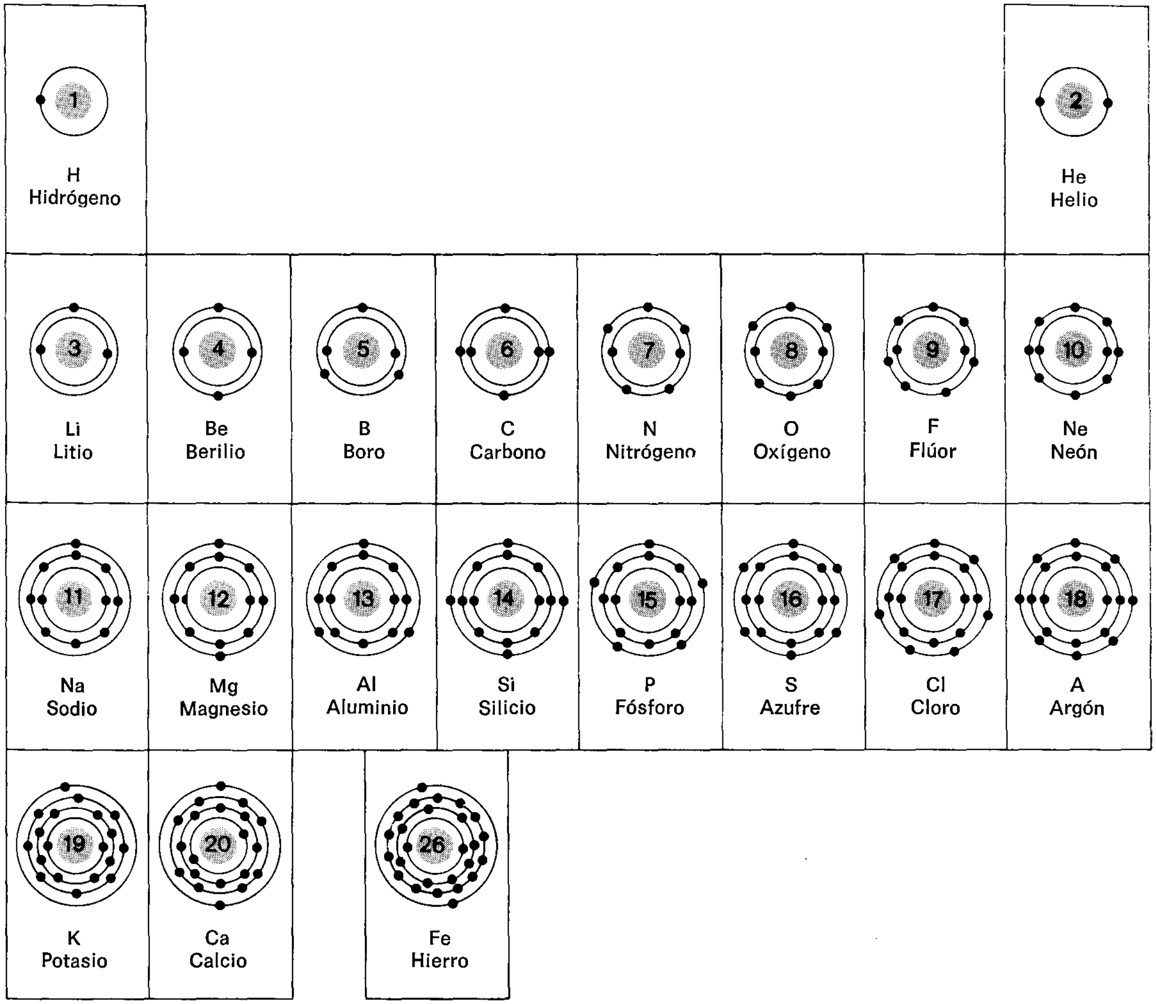

1
H
Hidrógeno
2
He
Helio
3
Li
Litio
4
Be
Berilio
5
B
Boro
6
C
Carbono
7
N
Nitrógeno
8
O
Oxígeno
9
F
Flúor
10
Ne
Neón
11
Na
Sodio
12
Mg
Magnesio
13
Al
Aluminio
14
Si
Silicio
15
P
Fósforo
16
S
Azufre
17
Cl
Cloro
18
A
Argón
19
K
Potasio
20
Ca
Calcio
26
Fe
Hierro

Fig. 2-2 Primera parte del sistema periódico con esquemas de la estructura de los átomos. El número central representa el núcleo y su carga positiva neta: el número atómico. Los pequeños puntos negros representan electrones cargados negativamente, en sus respectivas órbitas. Los átomos representados incluyen los de los elementos comunes (C, H, O, N) o esenciales (Na, P, etc.) de la substancia viva; otros se hallan en pequeñas cantidades como oligoelementos (Fe, Si, etc.). Entre el calcio (Ca) y el hierro (Fe) se omiten cinco clases de átomos, por lo que el hierro no está en su lugar.

drógeno tiene un protón; por lo tanto, su **número atómico** es 1; el helio tiene 2, el sodio 11, etc. El **peso atómico** es un número arbitrario asignado a cada clase de átomos, con referencia al carbono (12), tomado como patrón. Es aproximadamente igual a la suma del número de protones y neutrones del núcleo. Los electrones carecen prácticamente de peso. Ejemplos de pesos atómicos son: hidrógeno, 1; carbono, 12; sodio, 23; uranio, 238.

2-6 Isótopos

Todos los átomos de un elemento tienen el mismo número atómico pero no el mismo peso atómico, pues unos contienen mayor número de neutrones que otros. Los átomos de un elemento que difieren en su masa se denominan **isótopos.** Ciertas clases de isótopos liberan electrones u otra radiación electromagnética y son, por tanto, radiactivos. Algunos de estos pueden ser producidos artificialmente y otros se encuentran en la Naturaleza como resultado del bombardeo de los átomos por los rayos cósmicos. Por ejemplo, el carbono 14 (C^{14}) se parece a su «padre», el carbono 12, pero es radiactivo. Puede ser incorporado a una substancia que contenga carbono y que sea dada de comer, o inyectada, a un animal. En tal caso el C^{14} puede ser seguido en su camino a través de las diversas partes del cuerpo o en los nuevos compuestos por un instrumento que registra la radiactividad (por ejemplo, el contador de Geiger). La utilización de isótopos en la investigación está revelando algunos de los detalles más íntimos de los procesos químicos que tienen lugar en el interior de los organismos

La atmósfera contiene principalmente C^{12} y un poco de C^{14}, y las plantas vivas incorporan uno y otro a su substancia en la misma proporción. Cuando se tala un árbol, esta relación comienza a bajar a medida que se desintegran los átomos de carbono 14. (La vida media del C^{14} es de 5580 años; en este tiempo se pierden la mitad de los átomos.) En un resto de madera o carbón vegetal fosilizados encontrados en la Naturaleza, la relación $C^{12}:C^{14}$ proporciona una medida para determinar la edad de dicho resto fósil. Este método se emplea mucho para dataciones en arqueología.

2-7 Electrones y enlaces

Las diferentes clases de átomos tienen de una a siete capas de electrones concéntricas. Cada una de las capas puede contener sólo un número máximo determinado de electrones: dos en la más interna y ocho en la exterior (excepto el paladio). Un átomo sólo es químicamente estable cuando todas sus capas están completas. El helio (2 electrones) y el neón (2 + 8), por ejemplo, son gases inertes que no reaccionan con otros átomos. La mayoría de las clases de átomos, sin embargo, tienen menos de ocho electrones en su capa exterior y son inestables, es decir, capaces de entrar en reacción química y unirse a otros átomos. De este modo, el sodio (2 + 8 + 1) y el cloro (2 + 8 + 7), ambos inestables, pueden unirse mediante una **reacción de transferencia de electrones** para formar una molécula estable, el cloruro sódico (fig. 2-3). El átomo de sodio pierde un electrón, con lo que su segunda capa (8 electrones) pasa a ser la exterior, y el cloro gana uno para completar su capa exterior (8 electrones).

Los átomos se unen formando unidades llamadas **moléculas** mediante **enlaces químicos** que implican la transferencia o reparto de electrones. Cuando uno o más electrones son transferidos de un átomo a otro, como en la reacción del cloruro sódico antes descrita, tenemos los enlaces iónicos. En un enlace covalente los electrones se reparten como en el caso del hidrógeno, en el que cada átomo tiene un electrón, y cuando los dos átomos se unen comparten ambos electrones, con lo que la capa tiene su número máximo; éste es el estado en el gas hidrógeno (H_2). Los enlaces pueden designarse con un guión (—) o un punto (.), o bien pueden ser omitidos (NaCl).

La **valencia** o capacidad de combinación que tiene un átomo depende del número de electrones presentes en su capa exterior, en relación con el número requerido para «llenar» o «vaciar» dicha capa (fig. 2-2). Ejemplos de valencias son: H 1; C 4; N 3; O 2; Na 1; Cl 1; Ca 2; P 3 (ó 5), etc.

2-8 Iones, electrólitos y compuestos

Cuando la capa externa contiene menos de la mitad del número total de electrones posibles en ella, puede perder un electrón o más; si contiene más de la mitad, puede ganar electrones. Un cambio en el número de electrones cambia también las propiedades eléctricas del átomo: al ganar electrones se hace negativo y, al perderlos, positivo. Los átomos así cambiados se denominan **iones;** con un exceso de electrones se convierten en **aniones** (están cargados negativamente y en un campo eléctrico

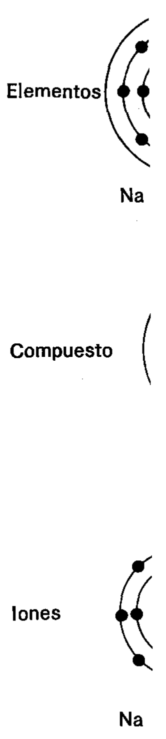


Fig. 2-3 Unió
cada uno con
sitivas. Sodio
terna; cloro (C
externa. *Comp*
solo electrón c
puesto que dis
nes, cada uno
sodio tiene ui
neta — de 1.

se mueven l
un déficit d
(se mueven

Una subs
más clases
(fig. 2-3). L
puesto quín
lución. Un
y cationes
solución co
consiguiente
disocie en
electrólito.

Todo cor
cuando está
Ejemplos c
do acético
leche agria

ı número máximo
en la más interna
paladio). Un áto-
cuando todas sus
2 electrones) y el
gases inertes que
La mayoría de las
tienen menos de
rior y son inesta-
en reacción quí-
De este modo, el
+ 8 + 7), ambos
nte una **reacción**
a formar una mo-
(fig. 2-3). El áto-
con lo que su se-
ser la exterior, y
r su capa exterior

unidades llamadas
micos que impli-
electrones. Cuan-
ransferidos de un
ón del cloruro só-
nlaces iónicos. En
s se reparten co-
l que cada átomo
os átomos se unen
n lo que la capa
s el estado en el
pueden designarse
.), o bien pueden

combinación que
ero de electrones
n relación con el
o «vaciar» dicha
ncias son: H 1;
2; P 3 (ó 5), etc.

iestos

menos de la mi-
s posibles en ella,
si contiene más
ones. Un cambio

ex-
(están
ctrico

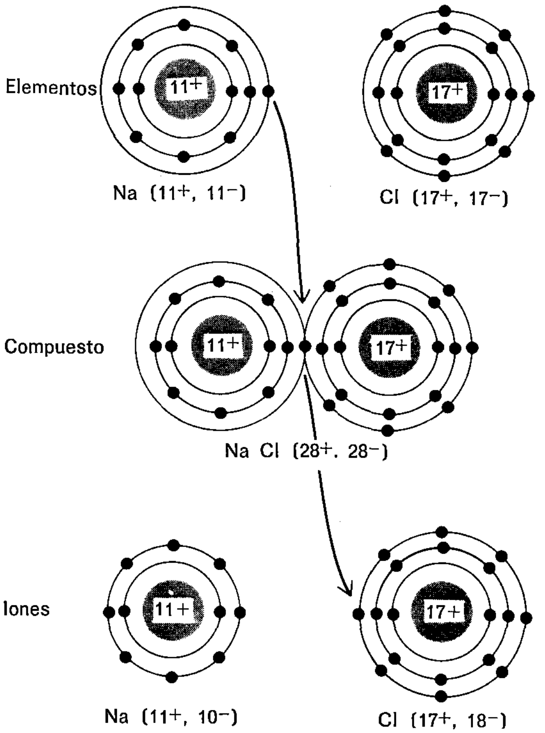


Fig. 2-3 Unión química y disociación ulterior. *Elementos:* cada uno con el mismo número de cargas negativas y positivas. Sodio (Na), sólo un electrón en la órbita más externa; cloro (Cl), con un electrón menos en la órbita más externa. *Compuesto:* cloruro sódico (NaCl, sal común); un solo electrón compartido por los dos. *Iones:* cuando el compuesto que disuelve en agua, parte de él se disocia en iones, cada uno con una órbita externa completa; el ion de sodio tiene una carga neta + de 1, y el cloro una carga neta − de 1.

se mueven hacia el ánodo o polo positivo), y con un déficit de electrones se convierten en **cationes** (se mueven hacia el cátodo o polo negativo).

Una substancia formada por la unión de dos o más clases distintas de átomos es un **compuesto** (fig. 2-3). La combinación del agua con un compuesto químico disuelto en ella se denomina **solución.** Un compuesto que se disocia en aniones y cationes cuando se disuelve en agua forma una solución conductora de la corriente eléctrica. Por consiguiente, cualquier compuesto químico que se disocie en iones en el agua recibe el nombre de **electrólito.**

Todo compuesto que libera iones H^+ (protones), cuando está disuelto en agua se denomina un **ácido.** Ejemplos comunes son el ácido clorhídrico, el ácido acético (en el vinagre) y el ácido láctico (en la leche agria). Una **base** o **álcali** es un compuesto que, en disolución, libera iones OH^- o acepta iones de hidrógeno. La sosa cáustica (NaOH) y el hidrato amónico (NH_4OH) son ejemplos comunes de álcalis. Tanto las bases como los álcalis, cuando están concentrados son fuertemente irritantes y «queman» la piel y las delicadas cubiertas de los ojos y de la boca.

La fuerza de un ácido o de una base es indicada por el número relativo de iones de hidrógeno (H^+) o de hidroxilo (OH^-) presentes en una solución dada. Esta fuerza se expresa por un valor exponencial denominado **pH,** en el que el valor 7 es el valor neutro y los valores en aumento hasta 14 indican las bases más fuertes, mientras que los valores en disminución hasta 0 indican los ácidos más fuertes (fig. 2-4). La mayoría de los líquidos del cuerpo están muy próximos al valor neutro: el pH de la sangre humana es aproximadamente de 7,3, es decir, ligeramente alcalino.

2-9 Reacciones químicas

Cuando se mezcla un ácido y una base se produce una **sal.** Los iones H^+ y OH^- se combinan para formar agua, y los iones restantes se unen y forman un nuevo compuesto, la sal. Si, por ejemplo, se mezclan en una solución ácido clorhídrico (HCl) e hidróxido sódico (NaOH), el resultado es el compuesto cloruro sódico (NaCl) y agua. El ion metálico sodio ha reemplazado el ion H^+ del ácido. El proceso de recombinación es una **reacción química** y puede expresarse por símbolos en forma de **educación química,** como, por ejemplo:

$$\underset{\text{Ácido}}{HCl} + \underset{\text{Base}}{NaOH} \rightarrow \underset{\text{Sal}}{NaCl} + \underset{\text{Agua}}{H_2O}$$

En este caso el HCl y el NaOH son los **reactivos** y el NaCl y el H_2O los **productos** de la reacción química. La flecha indica el curso de la reacción. Si ésta es reversible, como sucede en muchas reacciones biológicas que tienen lugar en los seres vivos, se emplea el símbolo doble.

Una reacción química se basa, probablemente,

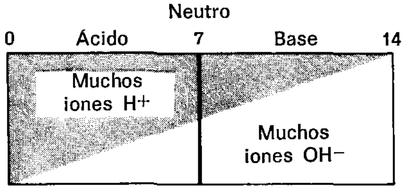


Fig. 2-4 El valor pH.

en las colisiones entre partículas (átomos, iones o moléculas) de dos clases. La velocidad de reacción depende de: 1) la naturaleza de las partículas, ya que algunas reaccionan antes que otras; 2) la concentración, ya que el número de colisiones aumenta con el número de partículas, y 3) la temperatura, ya que a temperaturas altas las partículas se mueven más de prisa, las colisiones son más frecuentes y más violentas y, por lo tanto, pueden causar más interacciones. Un cuarto efecto es el de un catalizador o enzima (pár. 2-19), que acelera la reacción al acercar más las partículas entre sí o reducir el nivel de la energía de activación.

2-10 Mezclas

Cuando una substancia se mezcla con un líquido, el resultado puede ser una solución, una suspensión o un coloide. En una **solución** las moléculas o iones de la substancia disuelta (el soluto) se distribuyen pronto, uniformemente, por las del líquido (el disolvente). Muchos ácidos, bases, sales y otros compuestos (por ejemplo los azúcares) forman soluciones verdaderas en las que el soluto se hace pronto invisible y el disolvente queda transparente. Puede disolverse un líquido en otro, como el alcohol en el agua, y un gas puede disolverse en un líquido, como el oxígeno en el agua. Pero si las partículas dispersas son de mayor tamaño (grupos de moléculas), el resultado es una **suspensión;** al mezclar arcilla o harina con agua se forma un producto turbio, pero si se le deja reposar se aclarará lentamente a medida que las partículas se depositan en el fondo. Una **emulsión** es una mezcla de un líquido con finas partículas o gotitas de otro líquido; la leche, que contiene gotitas de crema (mantequilla), y la mahonesa (aceite, vinagre, huevo crudo), son ejemplos de emulsiones.

Cuando las partículas son de tamaño intermedio, demasiado grandes para disolverse y demasiado pequeñas para sedimentarse, el resultado es un **coloide** (gr. *kolla,* cola). La cola es un coloide de gelatina animal en agua; las partículas se mantienen indefinidamente en suspensión. El agua se denomina **matriz** (fase continua o externa) y la otra substancia es la **inclusión** (fase dispersa o interna). Las partículas coloidales miden de 1/10 000 a 1/1 000 000 mm de diámetro; son mayores que la mayoría de las moléculas químicas pero no pueden verse con el microscopio ordinario. Esta división de la materia en partículas diminutas produce un enorme aumento de la superficie total respecto al volumen. Así, un centímetro cúbico de cualquier substancia sólida tiene una superficie de 6 cm^2, pero si se dispersa en partículas de 1/100 000 mm de diámetro la superficie total es de unos 6000 m^2. Las enormes áreas producidas por la dispersión coloidal en la materia viva son de la mayor importancia para los cambios químicos que tienen lugar en ella de manera constante. Los coloides no se difunden a través de las membranas (pár. 2-11) y al secarse suelen dar masas de forma indefinida; en cambio, los cristaloides (por ejemplo, la sal y el azúcar) se difunden fácilmente y al secarse producen cristales de estructura regular y característica. Un sistema coloidal puede ser o bien un **gel** semisólido o bien un **sol** más líquido (como la gelatina en el agua, cuando ésta está fría o caliente). En la materia viva, en gran parte coloidal, estos estados pueden alternarse en los procesos metabólicos.

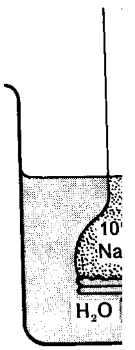
2-11 Difusión y ósmosis

Las moléculas de todas las substancias están en constante movimiento y las diferencias entre los estados de la materia —sólido, líquido o gas— son consecuencia del grado relativo de movimiento posible. En un sólido como el hierro o un ladrillo, el campo de movimiento es muy limitado. Cuando es posible más movimiento, la substancia es un líquido, y cuando los límites del movimiento son todavía más amplios, el resultado es un gas. En un líquido o en un gas las moléculas se mueven en todas direcciones hasta que se hallan distribuidas uniformemente por todo el espacio de que disponen. Observada con un microscopio de gran aumento, una suspensión de partículas pequeñas presenta un **movimiento browniano,** danzante, de las partículas, debido al bombardeo que éstas sufren por parte de las moléculas del medio de suspensión.

El movimiento de las moléculas desde lugares en que la concentración es alta a otros en que es menor, se denomina **difusión.** Si un gas oloroso (por ejemplo, sulfhídrico) se desprende en el rincón de una habitación, se difunde rápidamente y puede ser olido en cualquier parte del aire. Cuando un sólido como azúcar o sal se sumerge en agua, se **disuelve** rápidamente y pronto las moléculas del compuesto se esparcen uniformemente por el agua, como puede comprobarse sacando de cualquier lugar una gota con una pipeta y probándola.

Las fuerzas que repelen las moléculas entre sí originan una **presión de difusión** proporcional al

número de mol
lumen. Si se en
ambos se difun
es la suma de l
manera, existe
cuando una ca
disuelta en un
Si un vaso
compartimiento
de disolverse a
en el otro sin
de colodión, c
difundirá desd
el segundo y
fina película a
ble con poros
paso de las mc
de las estructu
están rodeadas
ya acción es
el movimiento
otras materias
cho entre las
el paso de mc
locidad con
membrana y l
existentes a a
Cuando a l
permeable exi
tancias disuel
presión de di
agua y de su



A

Fi
to
ci
h
D
h
el
e

cúbico de cualquier
perficie de 6 cm²,
de 1/100 000 mm
s de unos 6000 m².
por la dispersión
de la mayor im-
icos que tienen lu-
Los coloides no se
ranas (pár. 2-11) y
forma indefinida;
ejemplo, la sal y
e y al secarse pro-
ular y característi-
r o bien un **gel** se-
do (como la gelati-
fría o caliente). En
oloidal, estos esta-
cesos metabólicos.

stancias están en
erencias entre los
quido o gas— son
le movimiento po-
o o un ladrillo, el
nitado. Cuando es
tancia es un líqui-
imiento son toda-
un gas. En un lí-
se mueven en to-
allan distribuidas
cio de que dispo-
io de gran aumen-
pequeñas presen-
danzante, de las
que éstas sufren
medio de suspen-

las desde lugares
otros en que es
i un gas oloroso
prende en el rin-
le rápidamente y
del aire. Cuando
sumerge en agua,
las moléculas del
ente por el agua,
do de cualquier
probándola.
oléculas entre sí
proporcional al

número de moléculas presentes por unidad de volumen. Si se encierran dos gases en un recipiente, ambos se difunden igualmente, y la presión total es la suma de las dos presiones parciales. De igual manera, existe presión de difusión en una solución cuando una cantidad de alguna substancia está disuelta en un líquido.

Si un vaso que contiene agua se divide en dos compartimientos mediante una pared metálica, puede disolverse azúcar en un compartimiento y sal en el otro sin que se mezclen. Mas si el tabique es de colodión, celofana o pergamino, el azúcar se difundirá desde el primer compartimiento hacia el segundo y pasará sal en dirección opuesta. La fina película actúa como una **membrana permeable** con poros submicroscópicos que permiten el paso de las moléculas de azúcar y de sal. Muchas de las estructuras más delicadas del cuerpo animal están rodeadas por **membranas semipermeables** cuya acción es selectiva. Estas membranas regulan el movimiento del alimento, los gases respiratorios, otras materias esenciales y los productos de desecho entre las partes del cuerpo. Algunas permiten el paso de moléculas mayores que otras, y la velocidad con que pasan varía según la clase de membrana y la clase y cantidad de las substancias existentes a ambos lados de la misma.

Cuando a los dos lados de una membrana semipermeable existen concentraciones distintas de substancias disueltas, las diferencias resultantes en la presión de difusión determinan el intercambio de agua y de substancias a través de la membrana hasta que se establece un equilibrio (igual presión de difusión) entre los dos lados. Esta difusión del agua a través de las membranas semipermeables se denomina **ósmosis**. Cuando dos líquidos contienen igual concentración de agua y substancias disueltas (por ej., un soluto) que la solución o célula con la que se compara, se dice que son **isotónicos**. Las soluciones que se emplean para sumergir en ellas células o tejidos vivos con el objeto de estudiarlos, se hacen isotónicas con los líquidos naturales que los rodeaban en el cuerpo, en lo que se refiere a las clases y a las cantidades de las sales principales (0,9 por ciento de ClNa para la sangre o los tejidos de los mamíferos, etc.). Una solución **hipertónica** contiene menos agua y más substancias disueltas que la solución con la que compara, y una solución **hipotónica** contiene más agua y menos substancias disueltas.

Mediante dos experimentos con membranas semipermeables artificiales (de colodión o celofana) se puede demostrar (fig. 2-5) la difusión y la ósmosis. Se cubre con una membrana semipermeable el extremo ancho de un embudo y se coloca invertido dentro de un vaso de precipitados; el embudo contiene solución de sal al 10 por ciento (ClNa; peso molecular, 58) y el vaso de precipitados sólo agua pura (*A*). Algo de sal difundirá a través de la membrana desde el embudo al vaso, y algo de agua desde el vaso al embudo hasta que se llegue a un equilibrio, con igual proporción de sal y de agua en ambos (*B*). En cambio, cuando se coloca una solución de hemoglobina en un embudo (*C*),

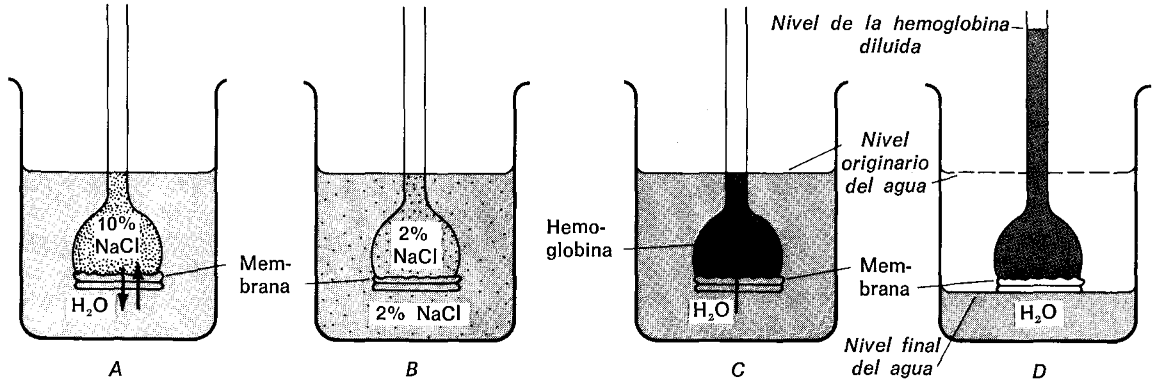


Fig. 2-5 Difusión sencilla y ósmosis. *Izquierda: A.* Extremo de un embudo que contiene 10 por ciento de sal en disolución, cubierto por una membrana permeable e invertido dentro de un vaso de precipitados que contiene agua pura. *B.* La sal difunde hacia fuera a través de la membrana y el agua hacia dentro hasta que la disolución alcanza la misma concentración a ambos lados (equilibrio). *Derecha: C.* Solución de hemoglobina en un embudo, agua pura en el vaso. *D.* Las moléculas de hemoglobina son demasiado grandes para pasar por los poros de la membrana *semi*permeable, pero el agua se difunde hacia dentro, diluyendo la solución de hemoglobina; el nivel del líquido sube en el embudo y disminuye en el vaso.

pasará agua del vaso al embudo por ósmosis, con lo que el nivel del líquido se eleva en el embudo y disminuye en el vaso (*D*). Esto se debe a que las *moléculas de hemoglobina son demasiado grandes* (peso molecular, 63 000 a 68 000) para pasar por los poros de la membrana. Estos experimentos demuestran los procesos que intervienen en el paso de substancias a través de las membranas de las células vivas de los animales. La difusión y la ósmosis son fundamentales en los procesos fisiológicos de los animales y sus células, incluyendo la absorción de alimento y su utilización, la respiración y la excreción (párs. 5-10, 7-1, 7-11, 7-13).

2-12 Substancias tope

El protoplasma sólo puede «vivir» dentro de límites *físicos* y *químicos bastante estrechos*, que incluyen: 1) temperaturas comprendidas entre 0° C y 40 o 45°C; 2) presencia de oxígeno dentro de ciertos límites de presión; 3) concentraciones definidas y delimitadas de sales, y 4) un delicado equilibrio entre iones H^+ y OH^-: el **equilibrio ácido-base** (regulación del pH). Este equilibrio es mantenido por las **substancias tope,** que son combinaciones de ciertas sales que reaccionan con los ácidos y bases fuertes para producir agua, sales y ácidos y bases débiles. La sangre, por ejemplo, contiene substancias tope de carbonato formadas por sales de bicarbonato sódico y potásico ($NaHCO_3$ y $KHCO_3$) y del ácido débil ácido carbónico (H_2CO_3). Si un ácido fuerte como el ácido clorhídrico (HCl) *penetra en la sangre, la sal de la substancia* tope lo convertirá en un ácido débil que no podrá bajar el pH tanto como el HCl:

$$\underset{\substack{\text{Bicarbonato}\\ \text{sódico}}}{NaHCO_3} + \underset{\substack{\text{Ácido}\\ \text{clorhídrico}}}{HCl} \rightarrow \underset{\substack{\text{Cloruro}\\ \text{sódico}}}{NaCl} + \underset{\substack{\text{Ácido}\\ \text{carbónico}}}{H_2CO_3}$$

Por otra parte, si una base fuerte como el hidróxido sódico (NaOH) penetra en la sangre, el ácido carbónico de la substancia tope lo neutralizará:

$$\underset{\substack{\text{Ácido}\\ \text{carbónico}}}{H_2CO_3} + \underset{\substack{\text{Hidróxido}\\ \text{sódico}}}{NaOH} \rightarrow \underset{\substack{\text{Carbonato}\\ \text{sódico}}}{NaHCO_3} + \underset{\text{Agua}}{H_2O}$$

El agua de mar está regulada por bicarbonato a un *pH de 8,1 aproximadamente, lo cual constituye* una de sus propiedades favorables como medio ambiente para los animales.

Componentes químicos de la materia viva

En las células y tejidos animales están presentes 30 de los 92 elementos, pero cuatro de ellos constituyen el porcentaje mayor en las partes blandas vivas: oxígeno (62%), carbono (20%), hidrógeno (10%), y nitrógeno (3%). Otros elementos son: calcio (2,5), fósforo (1,14), cloro (0,16), azufre (0,14), potasio (0,11), sodio (0,10), magnesio (0,07), yodo (0,014) y hierro (0,010). Los elementos restantes son «oligoelementos», presentes en cantidades muy pequeñas. No hay ningún elemento que sea exclusivo de los organismos vivientes.

Los procesos químicos que tienen lugar en el interior del cuerpo son el resultado de las interacciones de los iones, átomos y moléculas que *forman la substancia del animal. Como se detallará* en capítulos posteriores, existen controles nerviosos y químicos que actúan constantemente en las funciones del cuerpo para mantener un ambiente interno relativamente estable. Cuando es alterado el modelo normal, se produce la enfermedad o la muerte. La «vida» puede ser considerada como un sistema enormemente complejo de procesos físicos y químicos que actúan unos sobre otros y que son equilibrados de manera complicada y rigurosa.

2-13 Agua, gases y sales

Los animales contienen de 5 a 95 por ciento de agua (H_2O), *siendo el porcentaje medio de 65 a 75.* Es más abundante en las células jóvenes que en las viejas y en los animales más jóvenes que en los más viejos, y en los animales acuáticos inferiores que en los tipos terrestres superiores. El agua 1) es el mejor disolvente de las substancias inorgánicas y de muchos compuestos orgánicos; 2) favorece la disociación de los electrólitos disueltos en ella; 3) tiene una tensión superficial muy alta y 4) tiene una gran capacidad de absorción de calor. Todos los procesos necesarios de la vida dependen de estas características del agua, y sin ella sería imposible la vida de los organismos en la Tierra. Los fluidos acuosos del cuerpo (la linfa y el plasma sanguíneo), que contienen substancias inorgánicas y orgánicas, *rodean las células del cuerpo animal* y transportan materias hasta su interior. Los animales te*rrestres suelen tener una cubierta del cuerpo ade*cuada, además de otros medios, para evitar una pérdida excesiva de agua.

El oxígeno (O
están presentes,
respiratorios de
en general, disue
y en la sangre.
se encuentran en
do en forma de
cálcico, $Ca_3(PO$
gregados por cé
ruro sódico (Na
pequeñas conce
tantes en mucha

2-14 Compuest

Las substancias
binación con hi
compuestos org
millón o más cl
se creyó que só
vivientes, pero
una gran varie
no se encuentra
El carbono
tratados hasta
completar su ca
o de tomar 4
como los anion
las sales, obtie
con otros átom
la mayoría de
socian en ione
ni conducen l
son solubles en
compartidos o
trones con otro
cadenas o anil
dan unidos po
xilo (OH), ni
azufre (S) u o
tos que se hal
y los cambios
plejos.
Los dos tip
bono de cade
etano (C_2H_6),
y 2) los comp
llo, como el
una molécula
como aromáti
toman parte e
que el resto p

ıentes químicos la materia viva

es están presentes
tro de ellos consti-
las partes blandas
(20%), hidrógeno
ɔs elementos son:
ɔro (0,16), azufre
), magnesio (0,07),
s elementos restan-
ıtes en cantidades
elemento que sea
ientes.
ienen lugar en el
ıdo de las interac-
ıoléculas que for-
Como se detallará
controles nervio-
tantemente en las
ener un ambiente
uando es alterado
ı enfermedad o la
considerada como
jo de procesos fí-
ıos sobre otros y
complicada y ri-

95 por ciento de
medio de 65 a 75.
óvenes que en las
es que en los más
os inferiores que
El agua 1) es el
ias inorgánicas y
; 2) favorece la
isueltos en ella;
uy alta y 4) tiene
de calor. Todos
lependen de estas
a sería imposible
ierra. Los fluidos
l plasma sanguí-
ıorgánicas y orgá-
o animal y trans-
Los animales te-
del cuerpo ade-
para evitar una

El oxígeno (O_2) y el anhídrido carbónico (CO_2) están presentes, en forma de **gases**, en los órganos respiratorios de los animales que respiran aire, y, en general, disueltos en los líquidos de los tejidos y en la sangre. Las **sales inorgánicas,** minerales, se encuentran en los esqueletos y conchas, a menudo en forma de carbonato cálcico, $CaCO_3$, fosfato cálcico, $Ca_3(PO_4)_2$, y dióxido de silicio, SiO_2, segregados por células o tejidos específicos. El cloruro sódico (NaCl) y otras sales están presentes en pequeñas concentraciones; sus iones son importantes en muchas actividades celulares.

2-14 Compuestos orgánicos

Las substancias que contienen carbono (C) en combinación con hidrógeno o/y oxígeno se denominan **compuestos orgánicos.** Se conocen actualmente un millón o más clases de compuestos. En otro tiempo se creyó que sólo se producían en los organismos vivientes, pero los químicos han logrado sintetizar una gran variedad de ellos, incluso muchos que no se encuentran en la Naturaleza.

El carbono es algo diferente de los elementos tratados hasta ahora. Necesita 4 electrones para completar su capa externa, pero en lugar de ceder o de tomar 4 y quedar cargado eléctricamente, como los aniones y cationes de los electrólitos y las sales, obtiene estos electrones al compartirlos con otros átomos. Por tanto, colocados en el agua, la mayoría de los compuestos de carbono no se disocian en iones, como los electrólitos y las sales, ni conducen la electricidad. Además, muchos no son solubles en agua. El carbono, con 4 electrones compartidos o enlaces, puede compartir estos electrones con otros átomos de carbono, formando así cadenas o anillos (fig. 2-6). Los enlaces libres quedan unidos por hidrógeno (H), oxígeno (O), hidróxilo (OH), nitrógeno (N), fósforo (P) y a veces azufre (S) u otros iones o elementos. Los compuestos que se hallan en los cuerpos de los animales y los cambios que sufren son a menudo muy complejos.

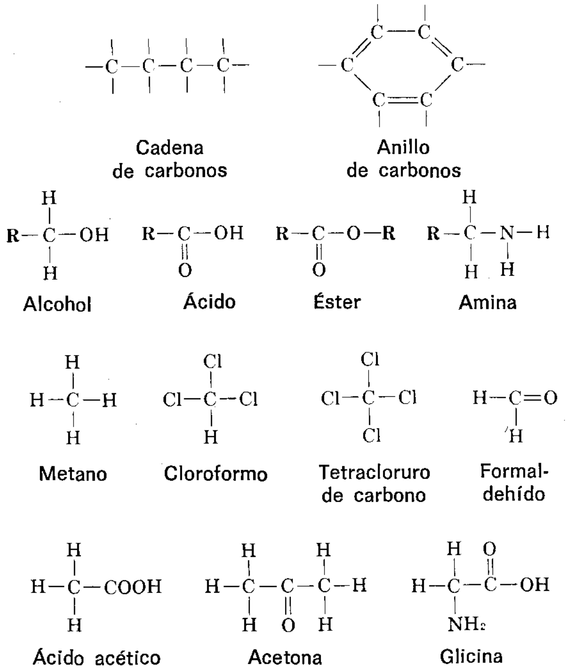


Fig. 2-6 Fórmulas estructurales de materias orgánicas simples. *Arriba:* Cadena de carbonos y anillo de 6 carbonos. *Centro:* Residuo de carbono (**R**) unido a grupos funcionales. *Abajo:* Compuestos simples.

Los dos tipos básicos son: 1) hidratos de carbono de cadena recta como el metano (CH_4), el etano (C_2H_6), el propano (C_3H_8) o el eteno (C_2H_4); y 2) los compuestos aromáticos, o en forma de anillo, como el benzeno (C_6H_6) (fig. 2.6). Dentro de una molécula orgánica, tanto si es de cadena recta como aromática, sólo ciertas partes de la molécula toman parte en las reacciones químicas, mientras que el resto permanece relativamente inerte (a menudo abreviado **R**). Las partes activas de las moléculas orgánicas se denominan **grupos funcionales.** Estos grupos tienen una disposición característica de los enlaces y elementos y confieren propiedades distintas al compuesto orgánico del que forman parte. Ejemplos de grupos de esta clase son: alcohol (—OH), aldehído (—COH), ácido o carboxilo (—COOH), cetona (=CO), éster (—COO) y amino ($—NH_2$); también cloruro (—Cl), fosfato ($=PO_4$), y un residuo de metilo ($—CH_3$).

Así, del CH_4, el metano (gas de los pantanos), por substitución se obtiene $CHCl_3$, cloroformo (un anestésico), CCl_4, tetracloruro de carbono (un líquido desengrasante) o CH_3OH, el metanol o alcohol metílico (alcohol de madera). Si este último compuesto es oxidado, es decir, son eliminados dos átomos del hidrógeno, el resultado es HCHO, el formaldehído, un gas que en solución acuosa (formalina) se emplea para conservar las muestras biológicas. El residuo de metilo (CH_3), unido a un grupo carboxilo (—COOH), forma ácido acético (CH_3COOH), presente en el vinagre. El alcohol isopropílico (C_3H_7OH), por pérdida de dos átomos de hidrógeno, se convierte en una cetona llamada acetona (C_3H_6O), un útil disolvente orgánico.

Haciendo reaccionar el alcohol metílico (CH_3OH) con el ácido butírico (C_3H_7COOH), se obtiene el éster metílico del ácido butírico ($C_3H_7COOCH_3$), presente en la piña. Los ésteres simples proporcionan los aromas de muchas frutas, y los ésteres complejos constituyen aceites vegetales y grasas animales. Las aminas orgánicas derivan esencialmente del amoniaco (NH_3) por substitución de uno o tres átomos de hidrógeno por un residuo de hidrocarbono; un ejemplo es NH_2CH_3. Los aminoácidos relacionados contienen grupos amino (—NH_2) y grupos carboxilo (—COOH), y por ello pueden actuar como base o como ácido. La glicina (NH_2CH_2COOH) es el aminoácido más simple (pár. 2-18). En los compuestos de carbono en forma de anillo la posición en que un grupo funcional o residuo (uno o más) está unido al anillo influye en el carácter químico del compuesto resultante.

Estos ejemplos figuran entre los más elementales de la química orgánica. Las reacciones implicadas pueden deducirse fácilmente de las fórmulas estructurales de la figura 2-6. Los compuestos que se hallan en los cuerpos de los animales y los cambios que experimentan en los procesos fisiológicos suelen ser mucho más complejos.

Muchos compuestos orgánicos pueden ser subdivididos mediante un proceso denominado **hidrólisis** (gr. *hydro,* agua + *lysis,* disolución). Al añadir una molécula de agua (H_2O), un compuesto (AB) se divide en dos partes:

$$\text{A-B} + H_2O \rightleftharpoons \text{A-H} + \text{B-OH}$$

La inversión de la hidrólisis (flecha inferior) es una reacción llamada **deshidratación.** Durante la digestión los alimentos orgánicos complejos se dividen, por hidrólisis, en compuestos más simples. Por el proceso inverso, dos substancias se combinan para formar una molécula más compleja, con pérdida de H_2O. En el cuerpo animal muchos compuestos esenciales son así sintetizados a partir de materiales más simples. Todas estas reacciones son controladas por tipos especiales de substancias orgánicas llamadas enzimas (pár. 2-19).

2-15 Hidratos de carbono

Hay compuestos de carbono, hidrógeno y oxígeno, generalmente en la proporción de 1 átomo de carbono: 2 de hidrógeno: 1 de oxígeno. Las substancias más simples y más abundantes que se encuentran en la Naturaleza son los hidratos de carbono: azúcares, almidones y celulosas. Son productos de la fotosíntesis en las plantas verdes (que también sintetizan grasas y proteínas). Los hidratos de carbono constituyen las tres cuartas partes de la parte sólida de las plantas. Proporcionan gran parte del alimento inmediatamente disponible para los animales y son muy empleados por el hombre (alimento, tejidos, papel, madera). Muchos de ellos son azúcares: mono-, di- o polisacáridos. Un monosacárido (azúcar simple) no puede ser dividido por hidrólisis en azúcares más simples. El ejemplo más común es la glucosa ($C_6H_{12}O_6$), importante en los ciclos de energía de los animales. Otro es la ribosa ($C_5H_{10}O_5$), presente en los ácidos nucleicos (pár. 2-20). Varios monosacáridos tienen de 3 a 10 átomos de carbono. La ribosa ($C_5H_{10}O_5$), un azúcar C_5 o pentosa, y el azúcar desoxirribosa ($C_5H_{10}C_5$), relacionado, están presentes en los ácidos nucleicos (pár. 2-20). La **glucosa,** ($C_6H_{12}O_6$), un azúcar C_6 o hexosa, *es el producto final en la digestión* de los hidratos de carbono, se halla regularmente presente en la sangre en circulación (aprox. 0,1 por ciento como glucosa en sangre), y es la fuente de energía para la contracción muscular y otras actividades del cuerpo. Otros azúcares C_6 importantes son la fructosa y la galactosa. Los disacáridos, o azúcares dobles, están compuestos de dos moléculas monosacáridas unidas por deshidratación. La sucrosa o azúcar de mesa ($C_{12}H_{22}O_{11}$), un disacárido, es una combinación de glucosa y fructosa (fig. 2-8):

$$C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6 \quad \overset{-H_2O}{\underset{+H_2O}{}} \quad C_{12}H_{22}O_{11}$$

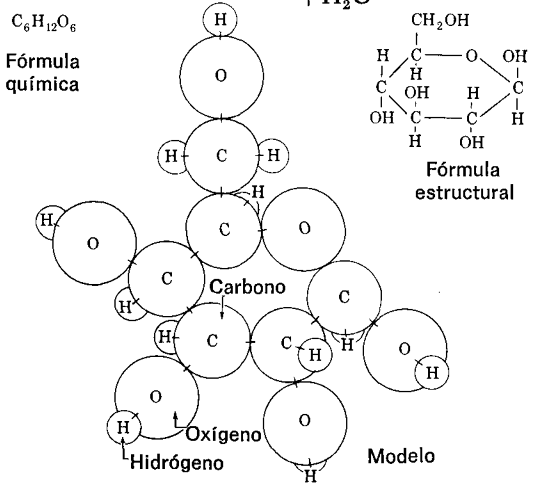
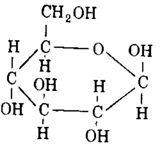


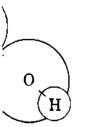
Fig. 2-7 Tres maneras de representar la molécula de glucosa. *Fórmula química:* una descripción abreviada. *Fórmula estructural:* posición relativa de los átomos y de los enlaces que existen entre ellos. *Modelo:* «arquitectura» que muestra las relaciones en el espacio.

des (que también
s hidratos de car-
partes de la parte
ın gran parte del
ble para los ani-
: el hombre (ali-
Muchos de ellos
ıcáridos. Un mo-
ıede ser dividido
nples. El ejemplo
$_2O_6$), importante
males. Otro es la
ácidos nucleicos
tienen de 3 a 10
$H_{10}O_5$), un azúcar
ribosa ($C_5H_{10}C_5$),
ácidos nucleicos
$_6$), un azúcar C_6
a digestión de los
ılarmente presen-
rox. 0,1 por cien-
a fuente de ener-
y otras activida-
importantes son
sacáridos, o azú-
le dos moléculas
ıtación. La sucro-
), un disacárido,
ructosa (fig. 2-8):

)
$C_{12}H_{22}O_{11}$
)

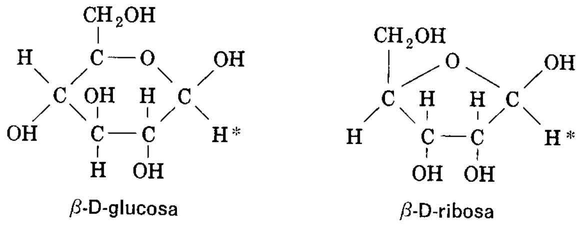


Fórmula
estructural

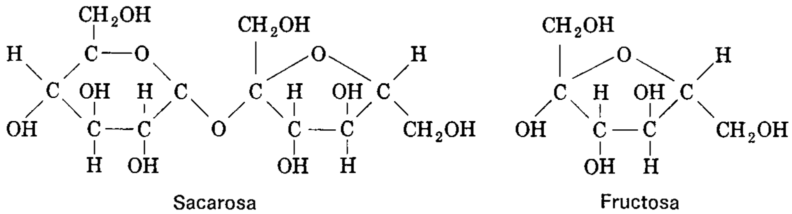


lodelo

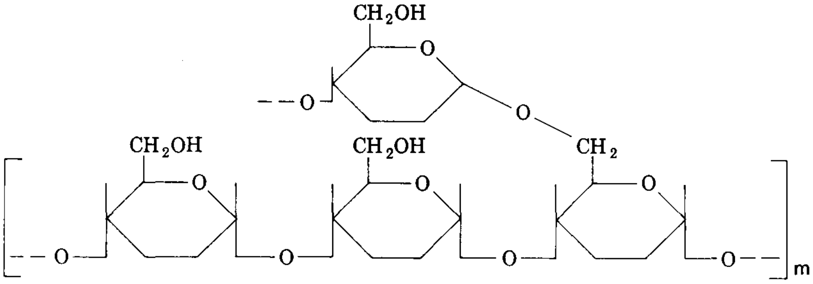
ı molécula de glu-
abreviada. *Fórmula*
ıs y de los enlaces
:tura» que muestra



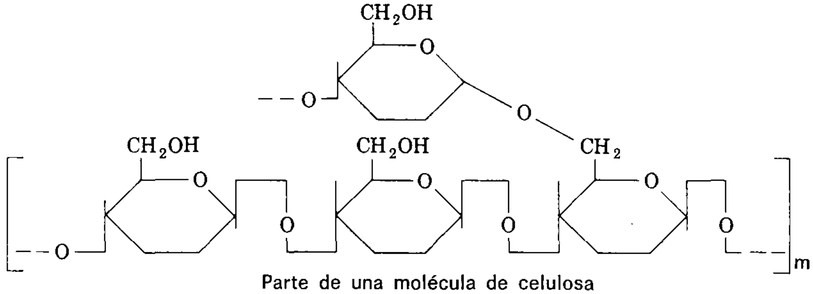
β-D-glucosa β-D-ribosa



Sacarosa Fructosa



Parte de una molécula de glucógeno



Parte de una molécula de celulosa

Fig. 2-8 Fórmulas estructurales de algunos hidratos de carbono comunes. La β-D-glucosa, la β-D-ribosa y la fructosa son azúcares simples. La sacarosa en un disacárido y el glucógeno y la celulosa son polisacáridos. La forma en que las unidades de glucosa se unen al glucógeno (⌞O⌟) es un enlace α, y la forma en que se unen a la celulosa (⌜O⌟) es un enlace β. * indica que invirtiendo H y OH se tiene un enlace α; m indica que la unidad se repite.

Otro azúcar doble, la lactosa (glucosa + galactosa), está presente en la leche de los mamíferos, de la que se alimentan las crías. La maltosa es otro disacárido formado por 2 glucosas.

Los polisacáridos son grandes moléculas compuestas por muchos azúcares simples unidos por deshidratación. Los más comunes son todos los polímeros de la glucosa. El polímero de la glucosa (molécula múltiple) típico en los animales es el **glucógeno** $(C_6H_{10}O_5)_m$, donde m es de tamaño moderado. Está almacenado en el hígado de los vertebrados y puede ser reconvertido en glucosa para ser transportado por la sangre. Las plantas almacenan sus reservas en forma de **almidón** (m muy grande); se forman moléculas enormemente largas y éstas se acumulan formando granos de almidón de tamaño visible, como en las patatas o los cereales. Cuando el almidón es comido por los animales, durante la digestión es hidrolizado en azúcares simples. La relación esencial entre la glucosa y el glucógeno o almidón es pues:

$$\underset{\text{glucosa}}{mC_6H_{12}O_6} \rightleftharpoons \underset{\text{glucógeno o almidón}}{(C_6H_{10}O_5)_m + mH_2O}$$

La **celulosa,** otro polímero de la glucosa, constituye el soporte material fibroso en las plantas. Sólo unos pocos animales pueden digerirlo pero es descompuesto rápidamente por microorganismos presentes en la panza del ganado.

2-16 Lípidos

Las grasas, aceites, ceras, esteroides y substancias relacionadas contienen carbono e hidrógeno, pero menos oxígeno que los hidratos de carbono. Son «grasientas», y son solubles en líquidos orgánicos como el éter, el cloroformo o el benzeno, pero raramente en agua. Algunas son fluidas a temperaturas ordinarias, como, por ejemplo, el aceite de oliva y el aceite de hígado de bacalao. Otras son sólidas, como la grasa que se halla bajo la piel de varios animales o las grasas que han sido elaboradas y convertidas en mantequilla, manteca o sebo. Unas pocas son ceras duras, como la del oído humano y la de los panales de las abejas.

Una grasa verdadera está compuesta por una molécula de glicerol (glicerina) $C_3H_5(OH)_3$, unida a tres ácidos grasos, con pérdida de tres moléculas de agua (fig. 2-9).

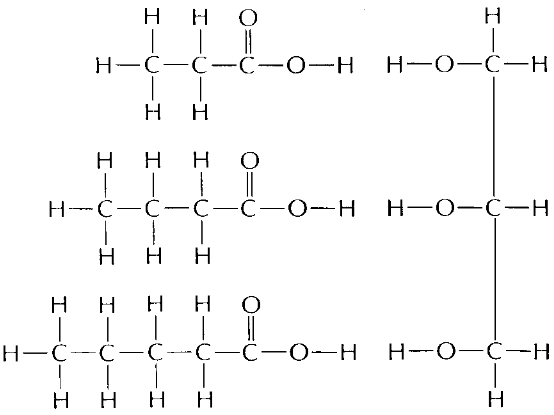
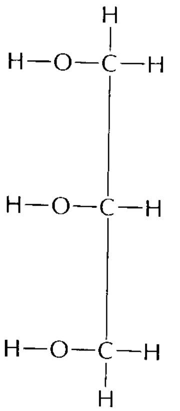


Fig. 2-9 Estructura de una grasa. Las líneas de trazos encierran los símbolos para tres moléculas de agua que se pierden cuando se combinan el ácido graso y la glicerina

Los ácidos grasos contienen el grupo carboxilo (—COOH) unido generalmente a un residuo de carbono de cadena larga y recta. Ejemplos son el ácido butírico, $CH_3(CH_2)_2COOH$, presente en la leche y la mantequilla, y el ácido esteárico, $CH_3(CH_2)_{16}COOH$, que se encuentra en las grasas animales. Los ácidos grasos saturados no tienen enlaces dobles entre los átomos de carbono adyacentes, mientras que los ácidos grasos insaturados tienen uno o más enlaces dobles. Por tanto, los alimentos con aceites o grasas poliinsaturadas están compuestos por ácidos grasos con muchos enlaces dobles. Las grasas pueden ser descompuestas (saponificadas) por álcalis (NaOH, etc.), para proporcionar glicerina y jabón. Los procesos digestivos producen un efecto parecido al descomponer las grasas contenidas en el alimento. Después de la absorción los componentes son sintetizados en diversas substancias requeridas por el cuerpo.

Como alimento, las grasas, tanto de origen vegetal como animal, proporcionan el doble de energía, por gramo, que los hidratos de carbono o las proteínas. En el cuerpo los hidratos de carbono pueden ser convertidos en grasas (de aquí que el exceso de azúcares y almidones produzca acumulación de grasa en el cuerpo); más raramente la grasa se transforma en hidrato de carbono. Muchos mamíferos y aves acumulan grasa debajo de la piel y entre los órganos internos, y esta grasa protege contra la pérdida de calor; la grasa de las ballenas y de las focas es un ejemplo. La grasa es también un combustible de reserva en períodos de ayuno, de invernación o de migración, y el aceite del hígado de los tiburones y de algunos peces óseos sirve para el mismo fin. Las membranas celulares y nucleares (párs. 3-3, 3-5) y las vai-



líneas de trazos en-
ulas de agua que se
graso y la glicerina

. Ejemplos son el
H, presente en la
ácido esteárico,
ntra en las grasas
ados no tienen en-
carbono adyacen-
os insaturados tie-
Por tanto, los ali-
iinsaturadas están
n muchos enlaces
escompuestas (sa-
etc.), para propor-
rocesos digestivos
descomponer las
. Después de la
intetizados en di-
el cuerpo.
ito de origen ve-
el doble de ener-
s de carbono o
hidratos de car-
grasas (de aquí
nidones produzca
erpo); más rara-
hidrato de car-
acumulan grasa
ganos internos, y
ida de calor; la
s es un ejemplo.
le de reserva en
o de migración,
nes y de algunos
in. Las membra-
3, 3-5) y las vai-

---

nas de ciertas fibras nerviosas (pár. 3-17) tienen un alto contenido en lípidos.

La cera de las abejas, la lanolina y otras ceras contienen ácidos grasos y un alcohol que no es la glicerina; tienen un alto peso molecular. Los fosfolípidos son substancias grasas que contienen además fósforo y nitrógeno, que son importantes en las membranas celulares; la lecitina, en la yema de huevo, es otro ejemplo.

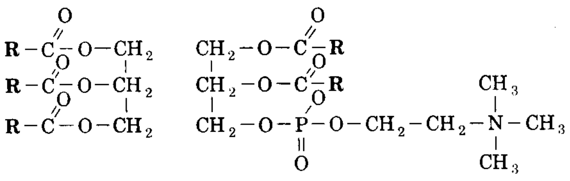
2-17 Esteroles

Estos compuestos son lípidos que tienen moléculas complejas que comprenden tres anillos de seis carbonos, un anillo de cinco carbonos y, al menos, un radical OH. El colesterol, la ecdisona, la vitamina D (calciferol), algunas hormonas sexuales y ciertas substancias carcinógenas pertenecen a este grupo (fig. 2-10).

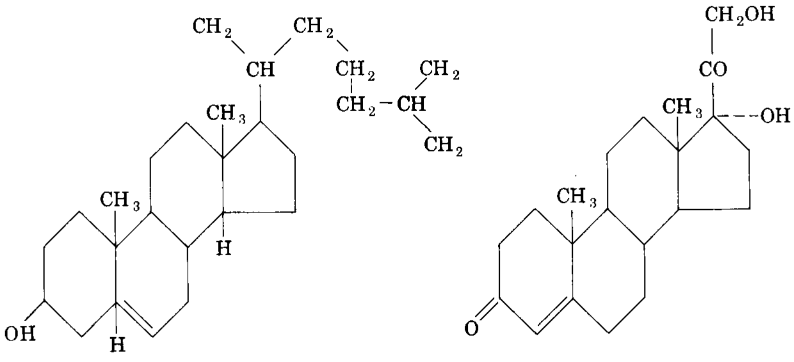
2-18 Proteínas

Las substancias orgánicas más abundantes en el protoplasma animal son las **proteínas**. Además de carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno (12-19%), contienen azufre y algunas contienen hierro, yodo, fósforo u otros elementos. Las moléculas de las proteínas son complejas y relativamente enormes, con pesos moleculares que oscilan entre 6000 y 10 000 000. La variedad de las proteínas es infinita; las de cada individuo y las de sus diferentes partes suelen diferir unas de otras. En el cuerpo humano, aparte del agua (70 %) casi la mitad del resto son proteínas (músculo 33 %; el colágeno en el cartílago y en los huesos, 20 %; piel, 10 %, etc.). Muchos componentes funcionalmente muy importantes en el cuerpo son proteínas, incluyendo los enzimas (pár. 2-19), los anticuerpos (pár. 6-7) y algunas de las hormonas (cap. 8). En las células animales y vegetales las moléculas proteicas se están construyendo y destruyendo continuamente. Los bioquímicos están estudiando su estructura y aprendiendo a sintetizar en el laboratorio moléculas proteiniformes menores.

Los componentes básicos de las proteínas son los **aminoácidos**, cada uno de los cuales contiene un grupo básico amino (—NH_2), un grupo ácido carboxílico (—COOH) y una cadena lateral (**R**) unida al átomo de carbono. Todos tienen la fórmula común ($NH_2 \cdot CH\mathbf{R} \cdot COOH$), pero el componente **R** es diferente en cada uno. Como ejemplos (fig. 2-11), la glicina (estructura izquierda de la



Triglicérido Lecitina



Colesterol Cortisona

Fig. 2-10 Fórmulas estructurales de algunos lípidos y esteroles. *Arriba:* Un lípido simple (triglicérido) y lecitina, un fosfolípido. **R** representa el resto de la larga cadena de carbonos del ácido graso. *Abajo:* Dos esteroles, uno de ellos una hormona (cortisona).

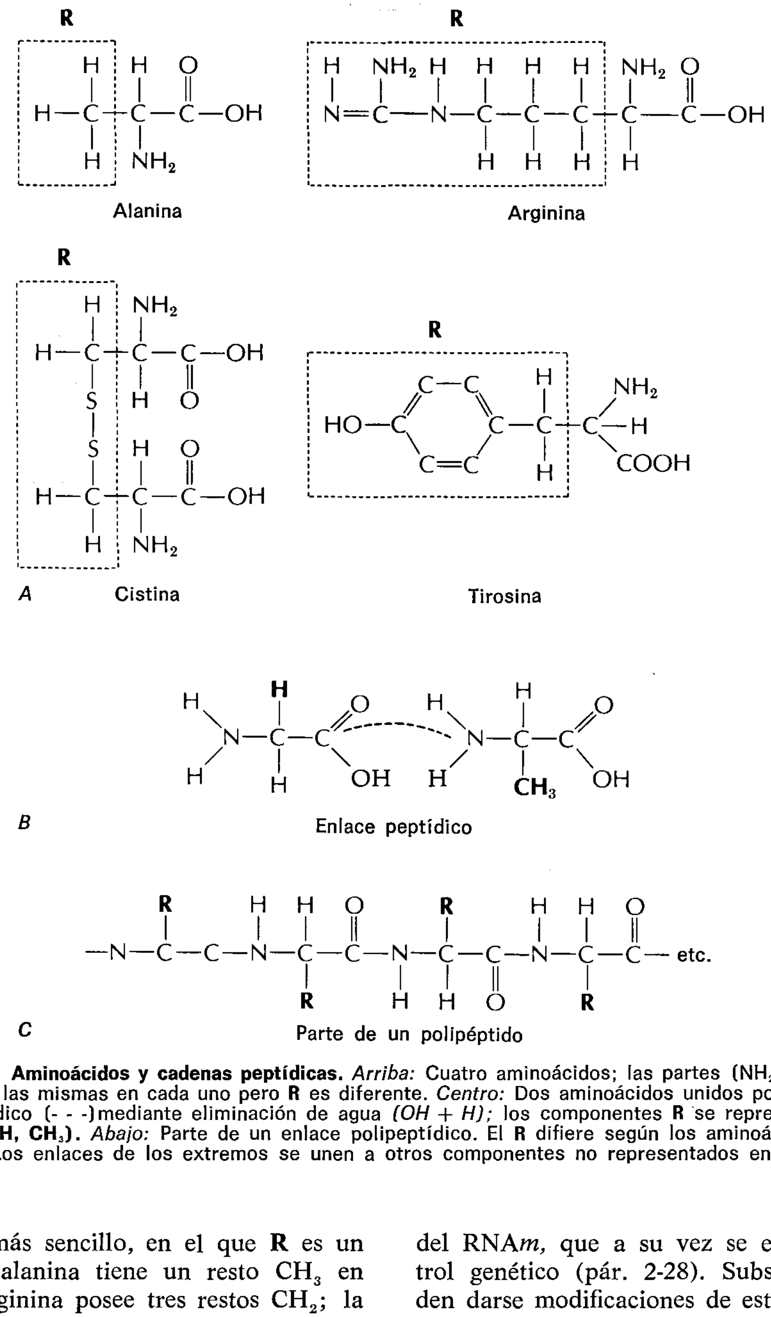
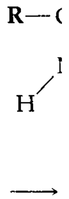


Fig. 2-11 Aminoácidos y cadenas peptídicas. *Arriba:* Cuatro aminoácidos; las partes $(NH_2\cdot CHR\cdot COOH)$ son las mismas en cada uno pero **R** es diferente. *Centro:* Dos aminoácidos unidos por un enlace peptídico (- - -)mediante eliminación de agua *(OH + H)*; los componentes **R** se representan de negrita **(H, CH_3)**. *Abajo:* Parte de un enlace polipeptídico. El **R** difiere según los aminoácidos presentes. Los enlaces de los extremos se unen a otros componentes no representados en la figura.

fig. 2-11B) es el más sencillo, en el que **R** es un átomo de H; la alanina tiene un resto CH_3 en lugar de H; la arginina posee tres restos CH_2; la cistina, presente en los cabellos y uñas, tiene grupos SH, y la tirosina que posee un anillo fenólico, es un precursor de las hormonas tiroxina y epinefrina, así como de la melanina (pigmento negro).

Veinte clases de aminoácidos intervienen en la construcción de las proteínas durante la biosíntesis. Esta tiene lugar en los ribosomas bajo la dirección del RNA*m*, que a su vez se encuentra bajo control genético (pár. 2-28). Subsiguientemente pueden darse modificaciones de estos veinte aminoácidos, de modo que en los vegetales se encuentran 23 (o más) clases de ellos, y los animales sintetizan algunos. Para un estado de salud normal el hombre necesita 8 de ellos, y las ratas de laboratorio, 10. El requerimiento proteico de los seres humanos se consigue cubrir a partir de varios aminoácidos esenciales.

Todas las
gas de aminc
(—CO·NH—
de uno de e
(—COOH) d
zimática). En
de agua:



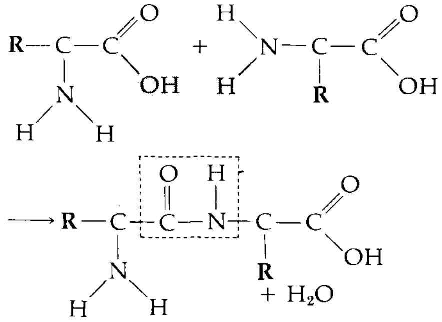
Dos aminoá
un dipéptidc
Las largas
proteínas. L
penden sólo
Por este m
organización
noácidos de
tura primari
ridades del
dimensional
denas polip
mar una e
la de un m
2-12). Esta
biles enlace
(—COOH)
(—NH_2) de
ce. Ésta es
teína. Los
se pueden
ceduras y

BIBLIOTECA

CHR·CO
un enla-
ntan de
dos pre-
a figura.

cuentra bajo con-
uientemente pue-
veinte aminoáci-
les se encuentran
nimales sintetizan
normal el hombre
laboratorio, 10.
seres humanos se
rios aminoácidos

Todas las moléculas proteicas son cadenas largas de aminoácidos unidos por **enlaces peptídicos** (—CO·NH—) en los que el grupo amino (—NH_2) de uno de ellos queda ligado al grupo carboxilo (—COOH) de otro por deshidratación (acción enzimática). En este proceso se libera una molécula de agua:



Dos aminoácidos unidos de este modo constituyen un dipéptido y muchos polipéptidos.

Las largas cadenas de polipéptidos se denominan **proteínas.** Las proteínas y sus propiedades no dependen sólo de la secuencia de los aminoácidos. Por este motivo, se distinguen varios niveles de organización. La clase y la secuencia de los aminoácidos de una proteína constituyen la **estructura primaria** de la molécula. Debido a las peculiaridades del enlace peptídico y a la disposición tridimensional de los aminoácidos unidos, las cadenas polipeptídicas de las proteínas tienden a formar una estructura helicoidal o arrollada, como la de un muelle. Ésta es la **estructura alfa** (figura 2-12). Esta forma espiral se mantiene por los débiles enlaces de hidrógeno entre el grupo carboxilo (—COOH) de un aminoácido y el grupo amino (—NH_2) de otro aminoácido adyacente en la hélice. Ésta es la **estructura secundaria** de una proteína. Los filamentos helicoidales de la proteína se pueden torcer y plegar en el espacio. Tales torceduras y plegamientos son característicos de ciertas proteínas y les confieren determinadas propiedades a la molécula. Estas formas tridimensionales constituyen la **estructura terciaria** de la proteína. La estructura terciaria se mantiene por los enlaces fuertes y débiles entre ciertos aminoácidos de las cadenas plegadas. Los enlaces que mantienen esta estructura incluyen a los enlaces de disulfuro, a los enlaces covalentes y a los enlaces de hidrógeno.

La secuencia aminoácida exacta de una proteína fue descrita por primera vez por Sanger y sus colaboradores en 1954, con la molécula de insulina. Actualmente ya han sido determinadas las estructuras de otras muchas proteínas.

Los cuerpos de los animales contienen una gran variedad de proteínas: formas solubles en la sangre y líquidos tisulares, componentes gelatinosos en organismos acuáticos blandos, substancia contráctil en el músculo, materias fibrosas en el cartílago y en la parte orgánica de los huesos, y elementos insolubles (queratinas) en las cutículas, plumas, pelo, uñas, garras y cuernos. Muchas clases de animales ingieren proteínas y las digieren en sus aminoácidos componentes. Tras haber sido absorbidos, se emplean para sintetizar las proteínas características de sus propios cuerpos. Algunas proteínas son desaminadas y empleadas para otros fines.

Como las proteínas difieren en cuanto a su composición y estructura, no hay dos especies de organismos vivientes que contengan exactamente los mismos tipos; esta **especificidad de las proteínas** da lugar a complicaciones cuando se introducen proteínas de una especie (de otra forma que no sea alimento) en el cuerpo de otra. Estas **proteínas extrañas** pueden ser causa de enfermedad y de muerte. Las proteínas del polen de ciertas plantas, inhaladas con el aire, producen a menudo fenómenos alérgicos en el hombre. Una transfusión sanguínea, si el donante y el receptor no tienen dos tipos de sangre compatibles (pár. 6-8), pueden conducir a un shock y a la muerte.

Las **proteínas simples** constan completamente de

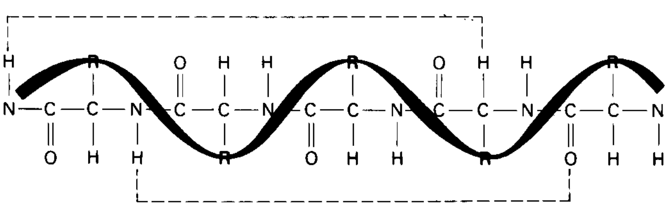


Fig. 2-12 La hélice alfa. Representación esquemática de parte de una cadena polipeptídica ilustrando la estructura secundaria helicoidal de una molécula proteínica. Las líneas punteadas indican el establecimiento de puentes hidrógeno. (*Según Weiss.*)

aminoácidos. Como ejemplo tenemos las albúminas hidrosolubles de la sangre, la leche y la clara de huevo, las globulinas de las semillas y de la sangre solubles en soluciones salinas, y los albuminoides insolubles del tejido conjuntivo y de la queratina. Las **proteínas conjugadas** incluyen proteínas simples unidas a otra substancia no proteica **grupo prostético,** tales como la hemoproteína (cromoproteína) de los glóbulos rojos y la fosfoproteína de la leche (caseína) y de la yema de huevo; las nucleoproteínas están unidas a los ácidos nucleicos (pár. 2-20).

El calor, la presión y la acidez, así como otras condiciones, pueden alterar la estructura de cadena de proteínas al romper algunos enlaces o al cambiar la configuración tridimensional de la molécula; este cambio se denomina **desnaturalización.** Si el efecto es ligero, puede haber una recuperación pero si es muy intenso el cambio es irreversible, como cuando la clara de huevo se hierve y se vuelve dura o cuando se cuece la carne (en gran parte proteínas). La desnaturalización de una proteína acarrea la pérdida de toda o de la mayor parte de su actividad química.

2-19 Enzimas

Muchas reacciones químicas que proceden lentamente pueden acelerarse por la acción de un **catalizador,** substancia que acelera el proceso sin sufrir transformación alguna y sin gastarse. Por ejemplo, los gases inorgánicos hidrógeno y oxígeno no reaccionan cuando se ponen en contacto, pero en presencia de platino finamente dividido (coloidal) actuando como catalizador se combinan para producir agua, a menudo con violencia explosiva. Los catalizadores se emplean mucho en la industria, así como en el *cracking* del petróleo y en otros muchos procesos. Los catalizadores orgánicos complejos, los **enzimas,** se encuentran universalmente en la materia viva. Son la esencia de la vida ya que promueven multitud de reacciones químicas con gran rapidez. De otro modo, estas reacciones tendrían lugar tan lentamente que no podrían mantener los procesos vitales. Un azúcar como la glucosa, expuesto al oxígeno en el aire sufre escaso cambio, pero en el interior de las células de un animal vivo es oxidado rápidamente para producir energía. Químicamente los enzimas están compuestos por una proteína más un complejo no proteico denominado grupo prostético o **coenzima.** Este último incluye a menudo una vitamina del grupo B. El coenzima A (CoA), que interviene en el ciclo de Krebs (pár. 2-25), incluye el ácido pantoténico.

Los enzimas toman parte en la respiración, digestión, secreción y excreción, en la contracción muscular y en la conducción nerviosa. Muchos siglos antes de que su naturaleza química y su mecanismo de acción fueran conocidos, los enzimas se empleaban ya en procesos prácticos tales como la fermentación de la uva prensada para producir vino (transformando los azúcares en alcohol), de la leche para hacer queso y de la masa del pan para hacerla subir.

Actualmente se conocen cientos de enzimas, algunos de ellos sólo a través de las reacciones que producen. A menudo se encuentran las mismas clases en muchas especies de vegetales y animales. Una gran cantidad de ellos han sido purificados, y muchos cristalizados. Los pesos moleculares se sitúan a partir de 12 000 en adelante. Algunos incluyen iones metálicos (Fe, Cu, Mg, Co, etc.). Se ha descubierto que el enzima ribonucleasa contiene 124 aminoácidos de 17 (ó 19) clases.

Los enzimas de la glucólisis (pár. 2-24) se encuentran libremente dispersos en los fluidos del interior de las células, y los que intervienen en la respiración aeróbica (ciclo de Krebs, pár. 2-25) se encuentran en los mitocondrios (pár. 3-4). En el tubo digestivo (pár. 5-5) los enzimas son producidos por gránulos secretores contenidos en ciertas células, y luego pasan a la cavidad del tubo para ejercer una acción extracelular sobre los componentes de los alimentos. Los enzimas digestivos proteolíticos (proteasas) se forman en las células como **zimógenos** inactivos y requieren otra substancia, un **activador,** para cumplir su función. El tripsinógeno, secretado por el páncreas, se convierte en una proteasa activa, la tripsina, sólo cuando ha pasado al intestino delgado y es activada allí por la enteroquinasa procedente de las células de la pared intestinal.

La mayoría de los enzimas se nombran añadiendo el sufijo *-asa* al nombre de la substancia o **substrato** sobre el que actúa, o a la reacción que cataliza. De este modo, el enzima que divide el azúcar de la leche o lactosa en dos azúcares más sencillos se llama lactasa, y los enzimas que catalizan la eliminación del hidrógeno se llaman deshidrogenasas. En general, los enzimas son específicos; cada uno de ellos actúa sobre un solo substrato (la ureasa actúa sólo sobre la urea), pero otros actúan sobre diferentes substratos de estructura relacionada.

Los enzimas suelen ser hidrosolubles y se precipitan con alcoho
nes concentrada
tivos a tempera
su poder catalíti
60° C o más. E
la que la mayor
temperaturas. L
sangre fría en
que sus enzima
ras. La mayoría
coloides y no s
semipermeables,
puntos en que

Hay diferente
bre los hidrato
nas, los ésteres
léculas de estad
gunos sirven p
recibidos con e
partir de elem
orgánicas esen
en el metaboli
ejemplo las ca
dir una moléc
la rotura de
(pár. 2-14), lo
determinado, d
trato. Otros ti
producción de
cia de enlaces
2-23). Las lipa
den actuar s
cepto los fosf
por **fosfolipas**
los procesos
catalasas y de
cíficos; cada
sobre un subs

Las reaccio
enzimas son
dad de subst
presentes (ley
enzima pued
unidades de
rir en dos ho
cida equival
cidad de ac
mente rápid
reducir 5 mi
róxido de hi
da enzima a
tura particul
la pepsina,

pitan con alcohol de graduación elevada o soluciones concentradas de sales metálicas. Son más activos a temperaturas entre 20 y 40° C, y pierden su poder catalítico cuando se calientan hasta 50 o 60° C o más. Esta es probablemente la razón por la que la mayoría de los animales mueren a estas temperaturas. La inactividad de los animales de sangre fría en invierno se debe probablemente a que sus enzimas no funcionan a bajas temperaturas. La mayoría de los enzimas se comportan como coloides y no se difunden a través de membranas semipermeables, con lo que son retenidos en los puntos en que se necesita su trabajo.

Hay diferentes clases de enzimas que actúan sobre los hidratos de carbono, las grasas, las proteínas, los ésteres de ácidos fosfóricos y muchas moléculas de estados intermedios del metabolismo. Algunos sirven para subdividir materiales complejos recibidos con el alimento, y otros para construir, a partir de elementos más sencillos, las substancias orgánicas esenciales en la estructura del cuerpo y en el metabolismo. Los enzimas hidrolíticos (por ejemplo las carbohidrasas), que actúan para dividir una molécula mediante la adición de agua y la rotura de aquélla en dos moléculas menores (pár. 2-14), lo hacen generalmente sobre un enlace determinado, de modo que son específicas del substrato. Otros tipos (fosforilasas), que actúan en la producción de energía, son activos sólo en presencia de enlaces de fosfato ricos en energía (párrafo 2-23). Las lipasas que actúan sobre las grasas pueden actuar sobre diversos substratos grasos excepto los fosfolípidos, los cuales son degradados por **fosfolipasas.** Los enzimas que intervienen en los procesos de oxidación-reducción, las oxidasas, catalasas y deshidrogenasas (pár. 2-22), son específicos; cada una de las clases actúa solamente sobre un substrato o enlace particular.

Las reacciones inducidas por la mayoría de los enzimas son reversibles, dependiendo de la cantidad de substrato y de los productos de reacción presentes (ley de acción de masas). Una unidad de enzima puede catalizar de 10 000 a 1 000 000 de unidades de substrato; así, la pepsina puede digerir en dos horas una cantidad de clara de huevo cocida equivalente a 50 000 veces su peso. La velocidad de acción de algunos enzimas es increíblemente rápida: una molécula de catalasa puede reducir 5 millones de moléculas por minuto de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) a agua y oxígeno. Cada enzima actúa de modo óptimo a una temperatura particular y a un valor determinado de pH: la pepsina, a un pH entre 1,2 y 1,8 (ClH) en el estómago, pero en cambio la tripsina entre 6,8 y 7,5 (ligeramente alcalino) en el intestino. Algunos enzimas trabajan en «equipo» o en «cadena», uno tras otro en estadios sucesivos, en la construcción o subdivisión de una secuencia de compuestos; 9 toman parte en la reducción de glucosa a ácido pirúvico (fig. 2-18) y el mismo número, o más, intervienen en el ciclo respiratorio de Krebs (figura 2-19). Se necesitan equipos semejantes de enzimas para fabricar aminoácidos mediante un proceso de diversos pasos.

Aún no se comprende por completo el mecanismo de acción de un enzima, pero actualmente se sabe lo bastante como para esbozar el probable curso de los acontecimientos en una reacción catalizada por un enzima. Todos los enzimas tienen unas regiones (loci) sobre la molécula llamados **lugares activos.** Éstas son áreas de configuración específica molecular y/o espacial que son complementarias con las porciones de la molécula del substrato sobre el cual actúa el enzima. En una reacción, el enzima (EN) se une primero al substrato (SUB) en este lugar activo para formar un complejo temporal enzima-substrato (EN-SUB). Durante esta unión temporal, la molécula del substrato se activa y luego se divide para liberar al enzima en su forma original y al producto (PR).

$$\mathrm{EN} + \mathrm{SUB} \rightleftharpoons (\mathrm{EN\text{-}SUB}) \rightleftharpoons \mathrm{EN} + \mathrm{PR}$$

Estas reacciones son reversibles (tal como indican las flechas) y el que vayan de izquierda a derecha o viceversa depende de diferentes factores tales como la concentración del substrato y del producto, la temperatura y la concentración del enzima. Generalmente, la reacción continúa desplazándose unidireccionalmente (hacia el producto) siempre que la concentración del substrato sea elevada y la del producto baja (o cuando el producto va siendo eliminado a medida que se forma).

La teoría general de la especificidad enzimática sugiere que los lugares activos de los enzimas tienen una configuración tridimensional tal que sólo se adaptan las moléculas del substrato que encajen con esta configuración. Por tanto, la unión entre el enzima y el substrato es análoga a la relación existente entre la **llave y la cerradura** (figura 2-13). Esta teoría clásica de la especificidad enzima-substrato no aclara, sin embargo, todos los aspectos de la acción enzimática y por ello se ha modificado añadiendo la **teoría del acoplamiento inducido.** Según esta hipótesis, cuando el substrato y el enzima encajan, se da una interacción pos-

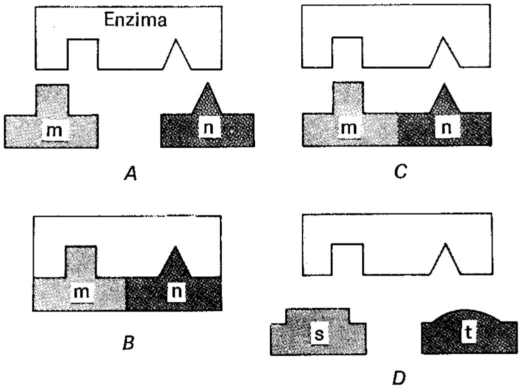


Fig. 2-13 Esquema simplificado de la interacción enzima y substrato. *A.-C.* Dos componentes del substrato *(m, n)* encajan juntos en el enzima, uniéndose (como por deshidratación) y separándose luego como una unidad molecular. Entonces puede haber otros componentes *m* y *n* que sigan la misma secuencia. Alternativamente, también el compuesto *mn* puede ser dividido por la secuencia *C* a *A*. *D.* Otros dos componentes que no encajen *(s, t)* no pueden ser unidos por un enzima de este tipo.

terior entre los aminoácidos del lugar activo y el substrato que puede cambiar ulteriormente la configuración del lugar activo. Al parecer, esto ocurre para que ciertos grupos químicos necesarios para la actividad catalítica se presenten en una alineación más precisa con el substrato. De este modo, la elevada especificidad de los enzimas se explica basándose en la complementariedad tridimensional espacial (llave y cerradura) y en el alineamiento correcto de los grupos reactivos (acoplamiento inducido).

Debido a que la reacción catalizada por el enzima depende, al menos en parte, del ajuste tridimensional llave y cerradura, es posible que otras moléculas, que no sean el substrato específico, pero que tengan una configuración tridimensional igual o parecida, ocupen el lugar y desconecten el sistema.

La actividad normal de muchas clases de enzimas es esencial para el bienestar y la salud de cualquier organismo; las alteraciones de uno de ellos o de algunos pocos pueden dar lugar a enfermedad e incluso a la muerte. Así, si una persona inhala cianuro (CNH) o monóxido de carbono (CO), éstos se combinan con los iones metálicos de ciertos enzimas del cuerpo y obstruyen sus funciones usuales, con lo que el individuo queda «envenenado». Del mismo modo, algunas clases de bacterias necesitan ácido paraaminobenzoico ($NH_2 \cdot C_6H_4 \cdot COOH$) para su crecimiento. Si a una persona enferma de una infección de tales bacterias se le administra la droga sulfanilamida ($NH_2 \cdot C_6H_4 \cdot SO_2NH_2$) —una substancia relacionada química y espacialmente con la primera—, las bacterias disminuyen porque el substrato alternativo (que sirve de **inhibidor**) es aceptado por sus enzimas pero no proporciona el producto requerido para sus necesidades.

2-20 Ácidos nucleicos

Estas moléculas orgánicas grandes y complejas tienen un papel fundamental en la síntesis proteínica y en la herencia. Fueron identificados por primera vez en el año 1870 en el esperma del salmón, pero su constitución química y su significado biológico básico se ha descubierto recientemente mediante brillantes investigaciones realizadas por numerosos científicos. Se conocen dos clases: el **ácido desoxirribonucleico (DNA),** presente solamente en el núcleo celular, y el **ácido ribonucleico (RNA),** que se halla tanto en el núcleo como en el citoplasma, especialmente en los ribosomas (fig. 3-3). Se conocen muchas clases de cada uno de ellos, que difieren primariamente en la secuencia de sus bases (pár. 2-28).

Los ácidos nucleicos constan de tres tipos de moléculas: un azúcar de 5 carbonos, desoxirribosa o ribosa; bases orgánicas nitrogenadas, purinas y pirimidinas (compuestos en anillo con 2 o más carbonos de nitrógeno), y un grupo de fosfato (fig. 2-14). Estas partes están unidas del siguiente modo: azúcar + base + fosfato = nucleótido; muchos nucleótidos unidos (por polimerización) = ácido nucleico; y ácido nucleico + proteína = nucleoproteína. En el DNA y en el RNA, los nucleótidos están unidos entre sí formando largas cadenas mediante la conexión existente entre los grupos de fosfato y los azúcares, que constituyen el eje de la cadena. Las bases sobresalen de la cadena a modo de brazos laterales libres. En el DNA las bases purínicas son adenina (A) y guanina (G), y las pirimidínicas son citosina (C) y timina (T). En el RNA la timina está substituida por el uracilo (U), y el azúcar es ribosa. La enorme molécula de DNA se parece a una escalera con los lados constituidos por moléculas alternas de azúcar y fosfato, y los travesaños por bases nitrogenadas situadas entre las moléculas de azúcar; las parejas de bases opuestas están unidas mediante puentes de hidrógeno

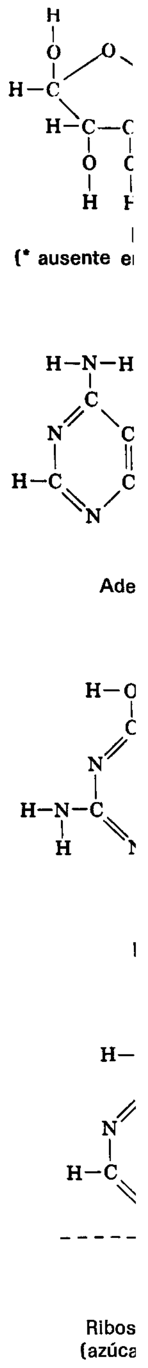
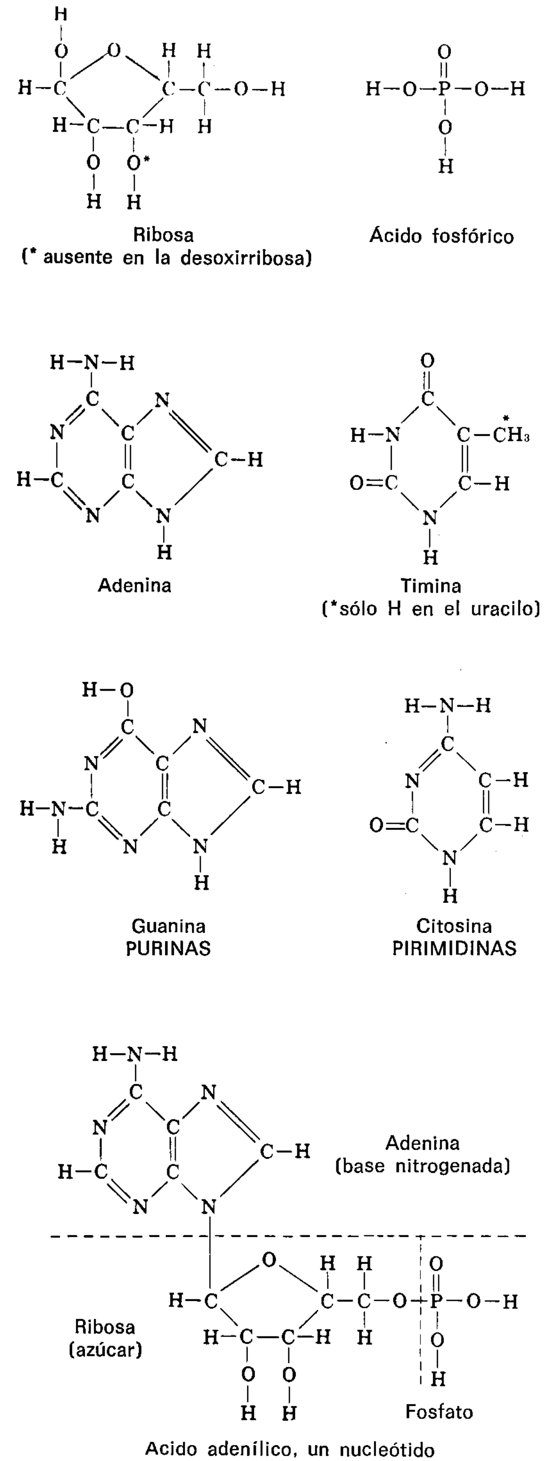


Fig. 2-14 Co

u crecimiento. Si a
a infección de tales
droga sulfanilamida
substancia relaciona-
con la primera—, las
el substrato alterna-
es aceptado por sus
a el producto reque-

ndes y complejas tie-
la síntesis proteínica
ificados por primera
ma del salmón, pero
significado biológico
entemente mediante
adas por numerosos
ses: el **ácido desoxi-**
solamente en el nú-
ucleico (RNA), que
no en el citoplasma,
s (fig. 3-3). Se co-
uno de ellos, que
ecuencia de sus ba-

n de tres tipos de
oonos, desoxirribosa
genadas, purinas y
illo con 2 o más
grupo de fosfato
nidas del siguiente
= nucleótido; mu-
polimerización) =
+ proteína = nu-
l RNA, los nucleó-
ndo largas cadenas
ntre los grupos de
ituyen el eje de la
la cadena a modo
l DNA las bases
uanina (G), y las
timina (T). En el
or el uracilo (U),
molécula de DNA
lados constituidos
r y fosfato, y los
as situadas entre
as de bases opues-
tes de hidrógeno


Ribosa
(* ausente en la desoxirribosa)

Ácido fosfórico

Adenina

Timina
(*sólo H en el uracilo)

Guanina
PURINAS

Citosina
PIRIMIDINAS

Adenina
(base nitrogenada)

Ribosa
(azúcar)

Fosfato

Acido adenílico, un nucleótido

Fig. 2-14 Componentes de los ácidos nucleicos.

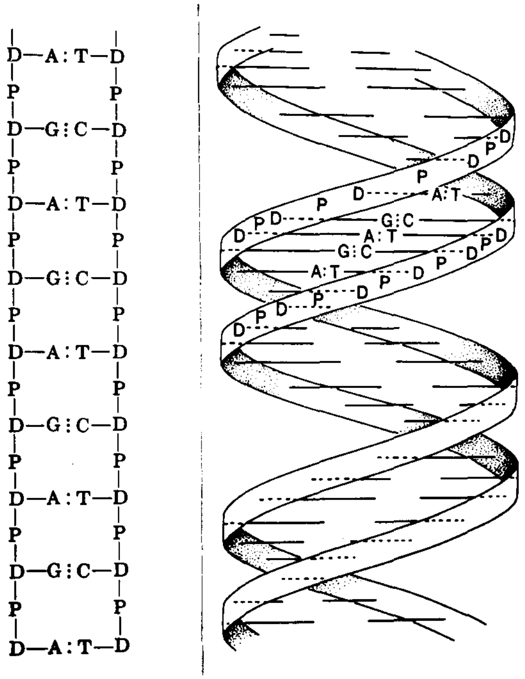


Fig. 2-15 *Izquierda:* **Esquema de una parte de la doble cadena del DNA;** D, azúcar desoxirribosa; P, ácido fosfórico; A, adenina; G, guanina; C, citosina; T, timina. En el RNA, D está substituida por R (ribosa) y T por U (uracilo). Los dos puntos indican puentes de hidrógeno entre las bases nitrogenadas. *Derecha:* **Partes de la hélice (esquemático).** En realidad, estos componentes se hallan muy juntos.

centrales (fig. 2-15). El DNA está enrollado en una doble hélice compacta, o espiral.[1]

Un importante descubrimiento acerca de la molécula de DNA es que no está formada por una sola cadena nucleotídica, sino por dos cadenas complementarias entre sí y unidas por puentes de hidrógeno entre las bases adyacentes. La complementariedad se mantiene dentro de la molécula al estar una base determinada unida a otra por un puente de hidrógeno. Esto recibe el nombre de apareamiento de bases. De este modo, T siempre se une a A y G a C. ¿Por qué se da este apareamiento de bases? Evidentemente esto se debe a que el arrollamiento de los dos filamentos del DNA deja sólo una determinada distancia entre dichos filamentos. Esta distancia es tal que las dos purinas (A y G) no pueden encajar porque son demasiado grandes y las dos pirimidinas (C y T) son demasiado pequeñas para permitir su enlace mediante el hidrógeno. Por lo tanto, sólo es posible una distancia pirimidina-purina. La especificidad final se debe a la incompatibilidad de los puentes de hidrógeno, excepto entre A y T (dos cada uno) y G y C (tres cada uno). Siempre que el DNA se separa en sus partes componentes, el número de moléculas de adenina y timina es siempre igual, y lo mismo se puede decir de la guanina y de la citosina. Lo que este apareamiento de bases quiere decir es que si conocemos la secuencia de los pares de bases de uno de los dos filamentos, conocemos automáticamente la otra. Esto tiene una gran importancia para la genética.

---

[1] El modelo de la molécula de DNA fue propuesto en 1953 por James D. Watson y Francis H. C. Crick, de la Universidad de Cambridge. Maurice H. F. Wilkins, del Kings College, Londres, esclareció la constitución del cordón de DNA. En 1962 estos tres científicos recibieron conjuntamente el Premio Nobel por sus espectaculares aportaciones.

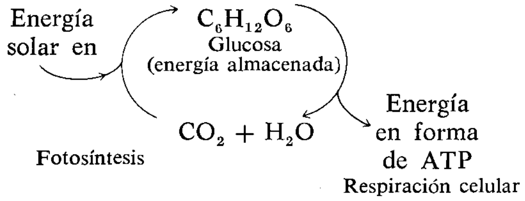
Las moléculas de DNA de las diferentes especies animales difieren sobre todo por la secuencia de sus bases. El DNA de los cromosomas celulares es el material genético *(genes)* que controla la herencia (pár. 11-18), siendo capaz de autorreproducirse (duplicación de los cromosomas) en su misma clase; también produce RNA, que dirige la síntesis de proteínas (pár. 2-28). La cromatina del núcleo celular (pár. 3-5) es rica en DNA, por lo que es rápidamente teñida por colorantes básicos. El DNA es capaz de fabricar un duplicado. En este proceso, los dos filamentos de DNA se desenrollan. A continuación se forman dos nuevos filamentos complementarios por la acción del enzima **DNA polimerasa,** que alinea a los nucleótidos apropiados para que encajen los filamentos complementarios con los originales y los conecta entre sí.

Metabolismo celular

Todos los procesos vivientes necesitan el aporte de substancias químicas y de energía. Debido a que todas las reacciones relacionadas con la síntesis y desintegración de los materiales tienen lugar en el interior de las células vegetales y animales, el conjunto de estos procesos se denomina **metabolismo celular.** Los estudios realizados en las últimas décadas por un número cada vez mayor de bioquímicos y fisiólogos han revelado muchos de sus más interesantes detalles. Empleando métodos refinados de investigación como, por ejemplo, el uso de isótopos radiactivos, la cromatografía y los análisis microquímicos, se han podido conocer muchos de los componentes químicos, enzimas y procesos que intervienen. Puesto que las moléculas y sus reacciones son invisibles, todas las pruebas que se poseen son indirectas, basadas en complicadas comprobaciones físicas y químicas. Para algunas partes existen pruebas demostrativas, pero otras permanecen aún en el terreno meramente hipotético. Estos párrafos tratan del aspecto más sencillo del metabolismo celular.

2-21 Metabolismo y energía

Esencialmente, todo el mundo viviente depende de una serie de reacciones reversibles resumidas en la ecuación fotosintética:



La energía deriva de la luz solar. Por la acción fotosintética de la clorofila las plantas transforman la energía solar en energía química y la almacenan en forma de compuestos orgánicos. En este proceso se retiene dióxido de carbono y se libera oxígeno. Los enlaces químicos de las moléculas orgánicas representan energía almacenada o potencial. Una parte de ella se emplea por las plantas para sintetizar otros componentes propios necesarios. La energía que necesitan los animales la obtienen o bien directamente, alimentándose de vegetales, o bien secundariamente por la ingestión de otros animales consumidores de vegetales. Los animales emplean glucosa (y otros compuestos orgánicos) y oxígeno —mediante la respiración— para obtener su energía, eliminando CO_2 y H_2O como subproductos. Estos procesos son complejos, tanto en los animales como en las plantas, y en ellos intervienen otros compuestos intermedios diversos. Todas estas reacciones están controladas por enzimas y son muy rápidas.

La síntesis de compuestos en los organismos se llaman reacciones **endergónicas** porque requieren energía de una fuente exterior a las substancias reaccionantes, como en la fotosíntesis. Todos los demás procesos vivientes son **exergónicos** porque liberan energía de fuentes potenciales en combus-

tibles fisiológico
ción, la contracc
oxidaciones fisic
Dichas oxidacioı
cesan, sobrevien

2-22 Oxidación

En la simple coı
en presencia de
gía en forma d
una temperatur
tante, la energí
oxidaciones de
dratos de carbc
males se realiza
o menos). Los
H_2O y energía
energía que se
parte es almace
vitales. Esta ox
de la molécula
zimas en la qu
oxidación total
dos partes: 1)
unidades de 2
dióxido de carl

Substrato
oxidado
Substrato
reducido

Fig.
duc
pun
ion
otr
El F
cit
el
agu

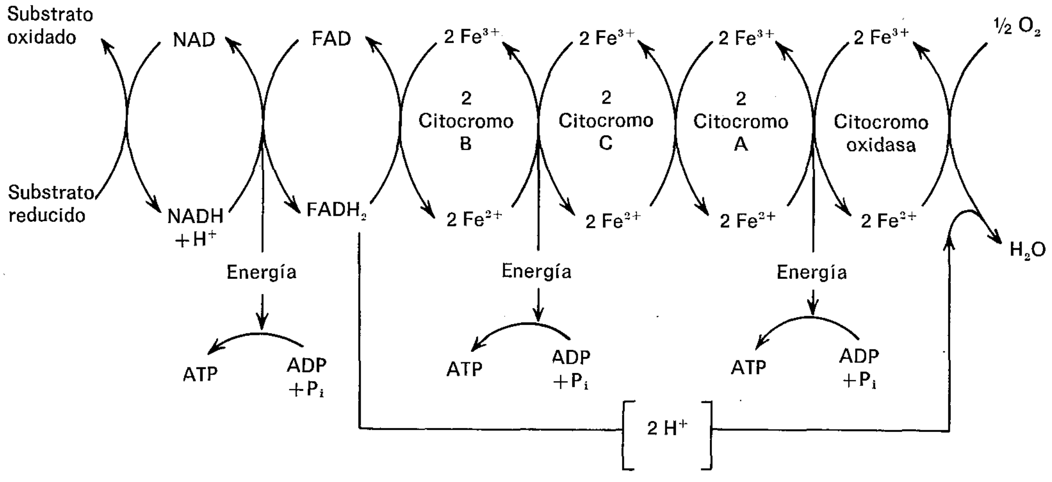
tibles fisiológicos. El mantenimiento y la reparación, la contracción muscular, la secreción y otras oxidaciones fisiológicas son todas del último tipo. Dichas oxidaciones son la base de la vida; cuando cesan, sobreviene la muerte.

2-22 Oxidación y reducción

En la simple combustión de carbón, grasa o azúcar en presencia de oxígeno resultan CO_2, H_2O y energía en forma de calor; pero la reacción requiere una temperatura elevada y, lo que es más importante, la energía se inutiliza. Por el contrario, las oxidaciones de combustibles fisiológicos como hidratos de carbono, lípidos o proteínas en los animales se realizan a temperaturas moderadas (40° C o menos). Los subproductos son también CO_2 y H_2O y energía, pero hay muy poca cantidad de energía que se transforme en calor, y su mayor parte es almacenada o utilizable para los procesos vitales. Esta oxidación controlada resulta del paso de la molécula de alimento por una cadena de enzimas en la que cada uno cataliza una parte de la oxidación total. Esta secuencia suele dividirse en dos partes: 1) la molécula original se escinde en unidades de 2 carbonos, y 2) éstas son oxidadas a dióxido de carbono y agua. La ruta o cadena enzimática seguida es diferente, en la primera parte, según el tipo de molécula de alimento de que se trate (según si es un hidrato de carbono, un lípido o una proteína). Una vez que la molécula inicial se ha escindido en unidades de 2 carbonos, la segunda fase de la secuencia es la misma para todos. Si el animal no dispone de suficientes hidratos de carbono o lípidos, se utilizan los aminoácidos como fuentes de energía; si son utilizados para este fin, pueden entrar en la cadena en diversos lugares (pár. 2-27). La **oxidación** de una substancia es la pérdida o transferencia de uno o más electrones (e^-) a otra substancia. Esta experimenta una **reducción** porque gana un electrón. Otras clases de reacciones también son oxidaciones, incluida la eliminación de hidrógeno (incluso cuando el hidrógeno se combina con otro elemento que no sea el oxígeno).

2-23 ATP y ciclo de energía

En muchos procesos vitales de las plantas y los animales el fósforo (P) es un constituyente esencial tanto en las combinaciones orgánicas como en las inorgánicas. Los huesos humanos contienen aproximadamente un 65 por ciento de hidroxiapatito cálcico, que es un compuesto complejo de calcio



Suma: $3\ ADP + 3\ P_i + 2\ H^+ + \frac{1}{2}\ O_2 \longrightarrow H_2O + 3\ ATP$

Fig. 2-16 El sistema de transporte de electrones. El Fe^{3+} y Fe^{2+} representan las fases oxidadas y reducidas del hierro, el átomo activo de los enzimas citocromos. La energía es liberada en los puntos indicados e inmediatamente es retenida en los enlaces de alta energía del ATP. De los dos iones hidrógeno eliminados del substrato, uno se incorpora a la molécula de NAD (NADH) y el otro permanece libre en el medio circundante como H^+; su electrón se ha incorporado al NADH. El $FADH_2$ libera hidrógeno en forma de iones H^+, y los electrones son transferidos a través de los citocromos. Los iones H^+ no son transferidos, sino que quedan en el medio circundante hasta que el oxígeno es activado por los electrones transferidos, momento en el que se unen para formar agua en presencia de la citocromo-oxidasa. Pi representa el fosfato inorgánico (PO_4).

y fósforo. Un adulto normal excreta de 3 a 4 g de ácido fosfórico al día, cantidad que tiene que ser obtenida de nuevo a través del alimento. La relación calcio-fósforo en la dieta de los animales que pastan influye en su ritmo de crecimiento. A nivel celular, la simple fermentación del azúcar por la acción de la levadura se acelera con la adición de fosfato, el cual se combina orgánicamente en la reacción. Muchas reacciones controladas por enzimas necesitan compuestos de fosfato para sintetizar componentes del cuerpo, para suministrar energía para la contracción muscular y para otras actividades. Enzimas especiales regulan la adición o eliminación (fosforilación o desfosforilación) de grupos de ácido fosfórico.

El papel central en el ciclo de energía de todos los animales lo desempeña una molécula orgánica llamada **trifosfato de adenosina (ATP).** Toda la energía liberada en la oxidación respiratoria utilizable se almacena en esta molécula o en la de ADP (difosfato de adenosina), estrechamente relacionado con el ATP, en enlaces de fosfato especiales ricos en energía. La energía así almacenada puede ser utilizada en todas las reacciones de los animales que requieran dicha energía. La molécula de ATP (fig. 2-17) incluye adenina ($C_5H_4N_5$, una base nitrogenada), el azúcar ribosa ($C_4H_8O_3$) y tres grupos de ácido fosfórico (—HPO_3), dos de ellos unidos por enlaces especiales de alta energía.

La relación entre el ATP y ADP puede expresarse en la siguiente ecuación reversible:

$$\mathrm{ADP} + \mathrm{P_i} + \text{energía} \rightleftharpoons \mathrm{ATP}$$

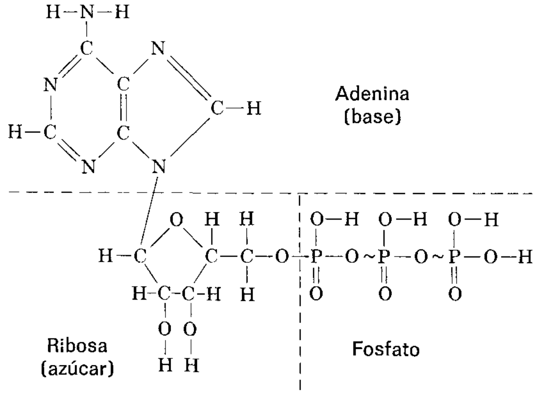


Fig. 2-17 Trifosfato de adenosina (ATP). El símbolo ∼ indica un enlace rico en energía. La pérdida del —PO_3H_2 más externo da por resultado el difosfato (ADP), con desprendimiento de mucha energía; la pérdida de la segunda unidad de fosfato da el monofosfato (AMP), con lo cual se libera nuevamente energía.

Aquí P_i se refiere al fosfato inorgánico. La célula puede reconvertir el ATP en ADP y de este modo producir una liberación controlada de la energía que necesita para muchos procesos biológicos. Estos procesos incluyen la energía que requieren para iniciar la oxidación de la glucosa y la de otras moléculas y también la energía necesaria para el funcionamiento y la replicación de la célula, la producción de secreciones y la contracción muscular.

En el cuerpo de los animales, el ATP se produce de una de las dos maneras posibles, que resultarán más fáciles de entender si el lector repasa la explicación siguiente (párs. 2-24 a 2-27). En el primer método, denominado fosforilación ligada al substrato, el ATP se forma directamente cuando el ADP reacciona con una molécula orgánica que posee un grupo de fosfato contenido en un enlace de alta energía. El grupo de fosfato y el enlace de alta energía son transferidos al ADP para formar ATP.

Un segundo método, indirecto, es el proceso que tiene lugar cuando pares de electrones e iones de hidrógeno que han sido eliminados por la acción enzimática (deshidrogenasas) a partir de algunas moléculas orgánicas que son oxidadas pasan a través de un sistema especial de enzimas ligados denominado **sistema de transporte de electrones.** Los enzimas de este sistema son unas oxidasas llamadas citocromos. Contienen hierro y llevan a cabo la oxidación transfiriendo electrones (fig. 2-16). Al ganar un electrón, el hierro de cada citocromo se reduce ($Fe^3 + e^- \rightarrow Fe^{2+}$). Así, al ceder un electrón al siguiente citocromo de la cadena, se oxida y se regenera formando Fe^{3+}. El citocromo final de la cadena transfiere su electrón al oxígeno, que luego se une con el hidrógeno liberado por las deshidrogenasas para formar agua. Todo este proceso genera energía, y esta energía queda recogida en los enlaces de fosfato de alta energía. El ADP y el fosfato interaccionan con este sistema citocromo, formando ATP y tomando esa energía para que sea utilizada posteriormente por el animal. En este segundo método, el fosfato proviene de un compuesto inorgánico. No es sorprendente que se le llame fosfato inorgánico y se abrevie P_i. Este método de obtención de energía recibe el nombre de **fosforilación oxidativa.**

Por cada par de electrones procesados completamente a través de este sistema citocrómico, se puede generar un máximo de 3 moléculas de ATP. En algunos casos, sin embargo, los iones de hidrógeno liberados a partir de las moléculas orgánicas no pasan por todo este sistema. En vez de esto,

entran a formar
Como resultado,
ATP durante la
«corto circuito»
Krebs (entre los
da lugar a la fo
ATP de las espe

La *síntesis* de
lulas requiere ge
o del ADP. El
para producir d
presencia de azú
otros, sólo el e
inorgánico (H_3P
tir de aminoácid
enzimas pero sin

2-24 Glucólisis

La fuente de ene
son los hidratos
mente la glucosa
cenamiento, com
cial de la gluco
tre los átomos
pueden liberar
(180 g) por deg
ción:

$C_6H_{12}O_6 + 6O$

En las células
modo gradual y
mas. Esta secue
La primera part
cólisis. Los enz
en el citoplasm
cetoorgánico, el
pera sólo una f
te se denomina
esta última pa
CO_2 y H_2O y
Para la glucóli
cosa-fosfato. L
partir de la glu
fosfato de alta
glucógeno prod
reaccionar con
salva un enlace

Los acontecir
del glucosa-fos
al menos seis

o inorgánico. La cé-
P en ADP y de este
n controlada de la
chos procesos bioló-
n la energía que re-
ión de la glucosa y
ién la energía nece-
y la replicación de
ecreciones y la con-

, el ATP se produce
ibles, que resultarán
ctor repasa la expli-
2-27). En el primer
ción ligada al subs-
ente cuando el ADP
gánica que posee un
un enlace de alta
y el enlace de alta
P para formar ATP.
o, es el proceso que
ectrones e iones de
ados por la acción
partir de algunas
xidadas pasan a tra-
enzimas ligados de-
de electrones. Los
nas oxidasas llama-
ro y llevan a cabo
rones (fig. 2-16). Al
cada citocromo se
al ceder un elec-
la cadena, se oxida
El citocromo final
ón al oxígeno, que
iberado por las des-
Todo este proceso
queda recogida en
energía. El ADP y
sistema citocromo,
energía para que
el animal. En este
viene de un com-
endente que se le
revie P_i. Este mé-
cibe el nombre de

rocesados comple-
na citocrómico, se
moléculas de ATP.
los iones de hidró-
oléculas orgánicas
. En vez de esto,

entran a formar parte de la cadena más adelante. Como resultado, sólo se forman 2 moléculas de ATP durante la transferencia de electrones. Tal «corto circuito» ocurre una vez en el ciclo de Krebs (entre los ácidos succínico y fumárico) y da lugar a la formación de menos moléculas de ATP de las esperadas (pár. 2-25).

La síntesis de compuestos por parte de las células requiere generalmente la presencia del ATP o del ADP. El ligamiento de azúcares simples para producir disacáridos o almidón requiere la presencia de azúcar-fosfato en algunos casos y, en otros, sólo el enzima (glucosidasa) y el fosfato inorgánico (H_3PO_4). Las proteínas se forman a partir de aminoácidos por la acción del RNA y de enzimas pero sin que sea necesario el fósforo.

2-24 Glucólisis y respiración anaeróbica

La fuente de energía más común para los animales son los hidratos de carbono (pár. 4-22), específicamente la glucosa o uno de sus polímeros de almacenamiento, como el glucógeno. La energía potencial de la glucosa se encuentra en los enlaces entre los átomos de C, H y O de la molécula y se pueden liberar unas 690 000 calorías (cal)/mol (180 g) por degradación según la siguiente ecuación:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6H_2O + 6CO_2 + 690\,000 \text{ cal}$$

En las células vivas, esta energía se libera de un modo gradual y cada paso está regulado por enzimas. Esta secuencia puede dividirse en dos partes. La primera parte es anaeróbica y se denomina **glucólisis.** Los enzimas de esta parte se encuentran en el citoplasma. El producto final es un ácido cetoorgánico, el ácido pirúvico. Esta parte recupera sólo una fracción de energía. La segunda parte se denomina **ciclo de Krebs** y es aeróbica. En esta última parte se completa la degradación a CO_2 y H_2O y se libera mucha energía (pár. 2-25). Para la glucólisis el compuesto inicial es el glucosa-fosfato. La obtención del glucosa-fosfato a partir de la glucosa requiere el gasto de un enlace fosfato de alta energía del ATP. Sin embargo, el glucógeno produce glucosa-fosfato directamente al reaccionar con fosfato inorgánico, con lo que se salva un enlace de alta energía.

Los acontecimientos subsiguientes que conducen del glucosa-fosfato al ácido pirúvico comprenden al menos seis pasos, cada uno de ellos catalizado por un enzima específico (fig. 2-18). Es importante señalar que en el segundo paso la molécula original de glucosa-fosfato reacciona de nuevo con el ATP para producir un azúcar con dos grupos fosfato. Éste es el fructosa-difosfato. Esta molécula

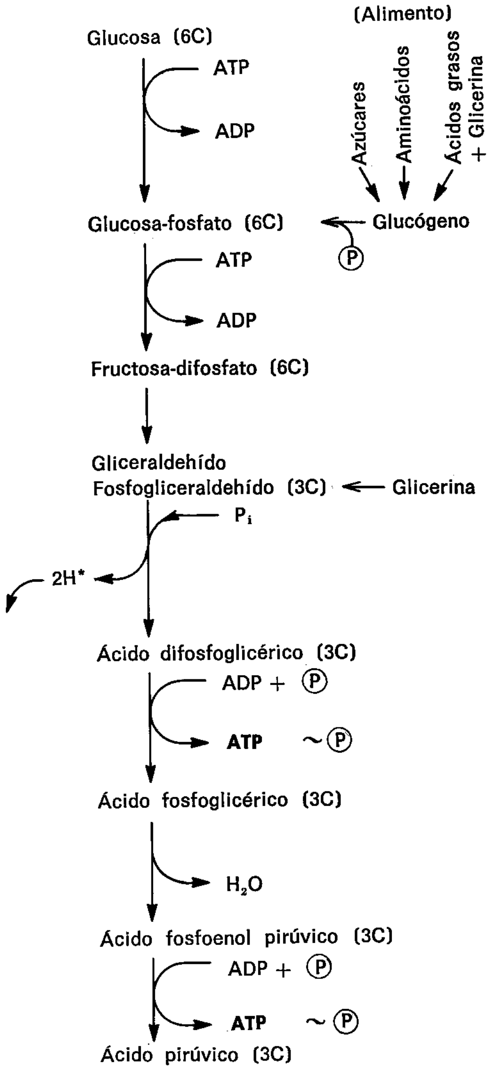


Fig. 2-18 Glucólisis. A partir de los productos de la digestión (glucosa, ácidos grasos, glicerina y aminoácidos) o de glucógeno almacenado, el proceso de la glucólisis procede a través de una serie de compuestos intermediarios para terminar con el ácido pirúvico. Se indica el número de átomos de carbono (C) en cada paso. Los puntos de producción directa de energía están marcados con el símbolo ~P. Los productos derivados se presentan de negrita **(ATP).** La escisión de fructosa-difosfato da dos moléculas de fosfogliceraldehído, por lo que a partir de aquí todos los productos son dobles. En la figura sólo se representa una secuencia. 2 átomos H* pasan al sistema citocromo (fig. 2-16). P = fosfato inorgánico.

luego se escinde y da dos compuestos de 3 carbonos ligeramente diferentes que son interconvertibles. A partir de aquí cada una de las dos moléculas de 3 carbonos pasa a través de la secuencia enzimática de forma que de cada molécula inicial de glucosa-fosfato se derivan dos moléculas de ácido pirúvico.

Después de la formación de las moléculas de 3 carbonos, cada una reacciona con ácido fosfórico para producir un compuesto difosfato y es también deshidrogenada (= oxidación) por la acción de una deshidrogenasa especial. Un enlace fosfato de este compuesto difosfato se convierte en un enlace de alta energía; en el paso siguiente es transferido al ADP para formar ATP. El ATP ha tomado algo de la energía de la molécula original de glucosa. Los pasos siguientes de la secuencia constituyen una reordenación interna de las moléculas de 3 carbonos, con pérdida de agua para convertir el otro enlace fosfato en un enlace de alta energía. En el paso siguiente, este enlace de alta energía es transferido al ATP, que vuelve a captar una fracción de la energía original de la molécula de glucosa. La molécula restante es un compuesto de 3 carbonos llamado ácido pirúvico.

La formación del ácido pirúvico finaliza la secuencia glucolítica. Si la secuencia se iniciara con glucosa libre, un estudio demostraría que se utilizaron dos moléculas de ATP para obtener el fructosa-difosfato y que se generaron cuatro moléculas de ATP en el paso de fructosa-difosfato a ácido pirúvico (dos moléculas de ATP para cada compuesto de 3 carbonos) para obtener una ganancia neta de sólo dos moléculas de ATP. Si se hubiera iniciado con glucógeno, se encontraría que sólo se utilizó una molécula de ATP por unidad de glucosa para obtener fructosa-difosfato, y que la ganancia neta es de tres moléculas de ATP por cada unidad de glucosa. La única pérdida de la molécula de glucosa original es de 4 átomos de hidrógeno que son retenidos por el NADH + H^+.

La suerte del ácido pirúvico depende de si hay o no oxígeno disponible. Si no hay oxígeno disponible o si de algún modo se bloquea la segunda mitad de la secuencia, el ácido pirúvico se convierte en el aceptor de hidrógeno, y el NADH + H^+ transfiere los 4 átomos de hidrógeno al ácido pirúvico para formar dos moléculas de ácido láctico; la ganancia neta son 2 moléculas de ATP.

Normalmente, la segunda secuencia no es bloqueada y hay oxígeno disponible. En tal caso el ácido pirúvico es transformado de nuevo y el par de iones hidrógeno retenidos por el NADH + H^+ es transferido al sistema citocromo (fig. 2-16) donde cada par, al pasar al oxígeno, genera 3 moléculas adicionales de ATP, o sea un total de 6.

2-25 Respiración aeróbica (El ciclo de Krebs)

Cuando ya se ha formado el ácido pirúvico, de 3 carbonos, sólo una pequeña parte de la energía total de la molécula de glucosa ha sido liberada y captada en los enlaces de alta energía del ATP. La secuencia final, el ácido cítrico, o **ciclo de Krebs,** libera la mayor parte de la energía restante de la molécula de glucosa a otra serie de reacciones que comprenden varios pasos. Los productos finales son dióxido de carbono y agua. Estas reacciones tienen lugar en los mitocondrios de las células.

Antes de entrar en el ciclo de Krebs, el ácido pirúvico tiene que escindirse en dos unidades de 2 carbonos mediante la pérdida de dióxido de carbono (descarboxilación). En este proceso entra en la reacción un enzima especial llamado **coenzima A.** Tiene la vitamina tiamina como grupo funcional. En la reacción, se escinde un átomo de carbono y los 2 carbonos restantes o unidad acetilo se unen a la molécula de coenzima A para formar el **acetil coenzima A (CoA).** En esta secuencia es también eliminado hidrógeno, el cual es transferido al sistema de transporte de electrones, donde se generan tres moléculas de ATP. El acetil CoA es una molécula esencial en la producción de energía dentro de las células porque es la molécula que entra en el ciclo de Krebs. Es también el producto final de la oxidación de los ácidos grasos y de algunos aminoácidos, que en este punto entran en el ciclo de Krebs (pár. 2-26; fig. 2-20).

El primer paso en el ciclo de Krebs es la reacción del acetil CoA con el ácido oxalacético, de 4 carbonos, y agua, para formar el ácido cítrico, de 6 carbonos, y regenerar el coenzima A. El ácido cítrico sufre entonces una reorganización interna mediante la pérdida de agua en una parte y adición de agua en otra para formar ácido isocítrico. Este ácido es luego deshidrogenado para formar ácido oxalosuccínico, que es descarboxilado para dar ácido α-cetoglutárico, un ácido de 5 carbonos estructuralmente parecido al aminoácido ácido glutámico (que puede ser transformado en ácido cetoglutárico mediante la pérdida de un grupo amino). El ácido α-cetoglutárico experimenta luego una serie de reacciones en las que pierde hidrógeno, es descarboxilado y se une al coenzima A para formar succinilo coenzima A, el cual reacciona con el ADP

para formar A
ción el ácido s
mar ácido fum
agua y forma
ácido málico
puesto inicial,
la de ácido pir
da a dióxido d
del ciclo.

Una vuelta
dióxido de car

Fig.
a C
los
tra
(*
la
mo
y l

ɔmo (fig. 2-16) donde
genera 3 moléculas
total de 6.

:l ciclo de Krebs)

ácido pirúvico, de
parte de la energía
sa ha sido liberada
ta energía del ATP.
cítrico, o **ciclo de**
e la energía restante
tra serie de reaccio-
asos. Los productos
y agua. Estas reac-
condrios de las célu-

de Krebs, el ácido
en dos unidades de
a de dióxido de car-
te proceso entra en
l llamado **coenzima**
como grupo funcio-
e un átomo de car-
; o unidad acetilo se
na A para formar el
esta secuencia es
l cual es transferido
lectrones, donde se
P. El acetil CoA es
oducción de energía
es la molécula que
también el producto
ácidos grasos y de
ste punto entran en
ig. 2-20).
le Krebs es la reac-
ido oxalacético, de
ar el ácido cítrico,
oenzima A. El ácido
rganización interna
n una parte y adi-
nar ácido isocítrico.
enado para formar
descarboxilado para
cido de 5 carbonos
inoácido ácido glu-
nado en ácido ceto-
e un grupo amino).
nenta luego una se-
ierde hidrógeno, es
zima A para formar
acciona con el ADP

---

para formar ATP y ácido succínico. A continuación el ácido succínico pierde hidrógeno para formar ácido fumárico que, a su vez, reacciona con agua y forma ácido málico. En el paso final el ácido málico pierde hidrógeno y genera el compuesto inicial, el ácido oxalacético. Así, la molécula de ácido pirúvico ha sido completamente oxidada a dióxido de carbono y agua durante una vuelta del ciclo.

Una vuelta del ciclo genera tres moléculas de dióxido de carbono, utiliza tres de agua (fig. 2-19) y produce 10 átomos de hidrógeno y 10 electrones (e^-). Sólo una molécula de ATP es generada directamente en la reacción que va del ácido α-cetoglutárico al ácido succínico. Puesto que se generan 2 moléculas de ácido pirúvico por cada molécula de glucosa, el ciclo aeróbico debe de dar dos vueltas para oxidar por completo al ácido pirúvico. Por tanto, la ecuación general para esta sección es

$$2 \text{ ácido pirúvico} + 10O_2 + 30 \text{ ADP} + 30 \text{ fosfato} \rightarrow 6CO_2 + 4H_2O + 30 \text{ ATP}$$

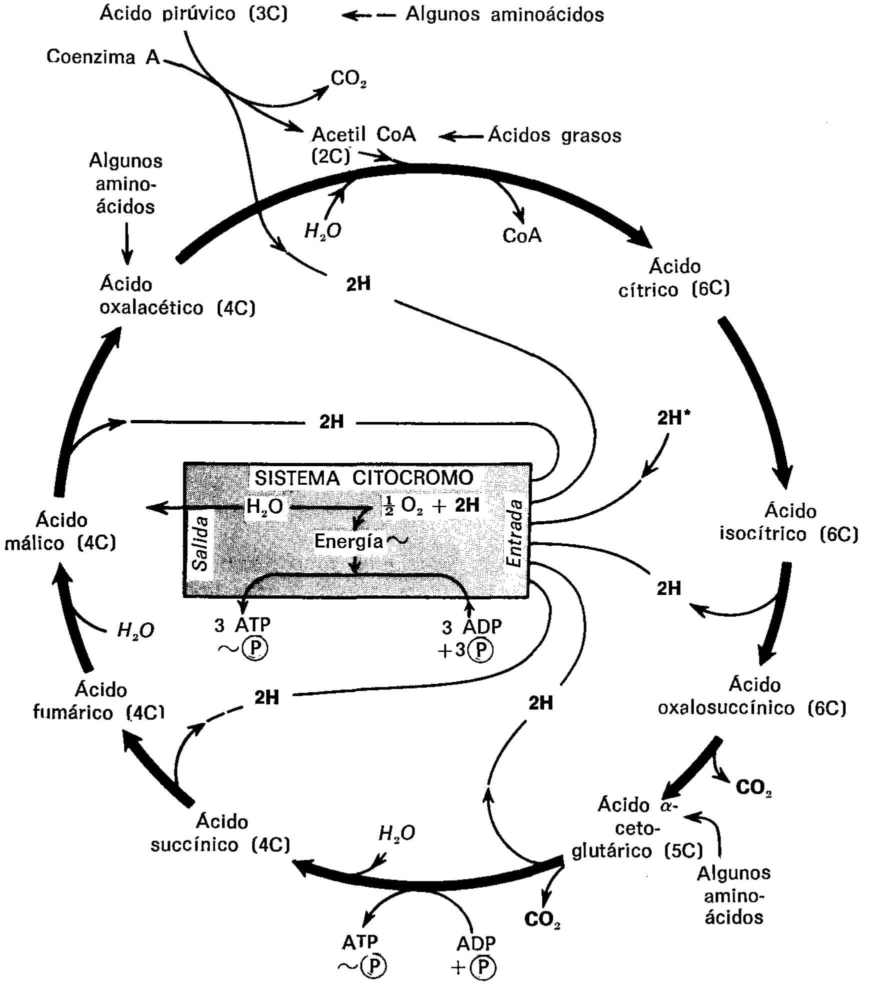

Ácido pirúvico (3C)
Algunos aminoácidos
Coenzima A
CO_2
Acetil CoA (2C)
Ácidos grasos
Algunos amino-ácidos
H_2O
CoA
Ácido oxalacético (4C)
2H
Ácido cítrico (6C)
2H
2H*
SISTEMA CITOCROMO
H_2O
$\frac{1}{2}O_2 + 2H$
Energía∼
Salida
Entrada
Ácido málico (4C)
Ácido isocítrico (6C)
H_2O
3 ATP ∼Ⓟ
3 ADP +3Ⓟ
2H
Ácido fumárico (4C)
2H
2H
Ácido oxalosuccínico (6C)
CO_2
Ácido α-ceto-glutárico (5C)
Algunos amino-ácidos
Ácido succínico (4C)
H_2O
ATP ∼Ⓟ
ADP +Ⓟ
CO_2

Fig. 2-19 El ciclo de Krebs. El ácido pirúvico (producto final de la glucólisis; fig. 2-18) es oxidado a CO_2 y H_2O para proporcionar energía. La mayor parte de la energía se obtiene con el paso de los átomos de H a través del sistema citocromo para unirse con O y formar agua. Por cada 2H transferidos se generan tres moléculas de ATP, cada una de ellas con un enlace de alta energía (* = 2H de la glucólisis). Los puntos de producción de energía están marcados con el símbolo∼; la retención de esta energía en el ATP está indicada con ∼ P. Se representa el número de átomos de carbono (C) en cada compuesto. Se señalan también los lugares en que los ácidos grasos y los aminoácidos pueden entrar en el ciclo.

Esta ecuación nos muestra que ha sido utilizado oxígeno y que se han generado dos moléculas de agua pero no se han utilizado. También indica la generación de 30 enlaces de alta energía, mientras que el ciclo sólo genera 2 directamente. ¿Cómo se resuelve esta discrepancia? La respuesta está en los 10 pares de átomos de hidrógeno y electrones eliminados en el ciclo. Éstos son transferidos al sistema de transporte de electrones de los enzimas, donde, durante el paso a lo largo de la cadena, se generan tres moléculas de ATP por cada par de electrones transferidos, si el punto de partida es NADH + H^+, pero sólo dos moléculas de ATP si el punto de partida es $FADH_2$ (fig. 2-16). Al final de la cadena, los electrones son transferidos al oxígeno, al que activan para que reaccione con 2 átomos de hidrógeno y produzca una molécula de agua. Puesto que hay 10 pares de átomos de hidrógeno producidos y transferidos, resultan 10 moléculas de agua, y se consumen 10 moléculas de oxígeno. 6 moléculas de agua son utilizadas en el ciclo, dejando una ganancia neta de 4, como se representa en la ecuación química. La razón de que haya 30 moléculas de ATP en lugar de 32, como sería de esperar (10 pares de moléculas de hidrógeno transferidas = 30 moléculas de ATP más 2 producidas directamente, o sea, un total de 32), es que un par de moléculas de hidrógeno entra en el sistema de transporte de electrones en $FADH_2$, no en NADH + H^+, con lo cual se generan sólo dos moléculas de ATP por cada vuelta del ciclo (fig. 2-16).

La producción total de energía, suponiendo que es la glucosa el substrato inicial, es, pues, la suma del total de moléculas de ATP generadas en la glucólisis y en el ciclo de Krebs. La glucólisis produce 10 moléculas de ATP, 4 directamente y 6 mediante átomos de hidrógeno transferidos por el sistema de transporte de electrones. Sin embargo, dos moléculas de ATP se utilizaron para producir glucosa-fosfato y fructosa-fosfato, de manera que la ganancia neta es ocho. Por lo tanto, de la glucólisis y del ciclo de Krebs conjuntamente se obtiene una ganancia neta de 38 moléculas de ATP (tabla 2-1).

Quemando 1 mol (= 1 gramo-molécula, 180 g) de glucosa se obtienen 690 kcal, y la formación de 1 mol de ATP a partir de ADP requiere unas 8 kcal (obtenibles de forma reversible como producto de energía celular). La eficiencia celular es 8 × 80/690, o sea, aproximadamente un 44 por ciento, en contraste con el 30 por ciento de una máquina de vapor. El resto se pierde como calor. Por consiguiente, la célula es una máquina bastante eficiente.

TABLA 2-1
RESUMEN DE LA RESPIRACIÓN CELULAR

Reacción	Producción de ATP		
	Mediante la eliminación del $\sim$P del compuesto orgánico	Mediante el sistema citocromo	
		N.º de pares de H^+	ATP generado
Glucólisis (anaeróbica, citoplasma)			
Glucosa + 2ADP + $2P_i$ → 2 ácido pirúvico + 2ATP + $4H^+$ *	2ATP		
Intermedia (aeróbica):			
$4H^+$ (de la glucólisis)* + O_2 + 6ADP + $6P_i$ → 6ATP + $2H_2O$		2	6ATP
2 Ácido pirúvico + 2CoA + 6ADP + $6P_i$ + O_2 → 2 acetil CoA + $2CO_2$ + 6ATP + $2H_2O$		2	6ATP
Ciclo de Krebs (aeróbico en los mitocondrios)			
2 Acetil CoA + 2 ácido oxalacético + 24ADP + $24P_i$ + $4O_2$ + $6H_2O$ → 2CoA + 2 ácido oxalacético + $4CO_2$ + 24ATP + $8H_2O$	2ATP	8	22ATP
Totales			
Glucosa + $6O_2$ + $6H_2O$ + 38ADP + $38P_i$ → $6CO_2$ + $12H_2O$ + 38ATP	4ATP	12	34ATP

* Los dos pares de H de la glucólisis (anaeróbica) no pueden generar 6ATP a menos que sean transferidos al sistema de transporte de electrones, que es un sistema aeróbico, de ahí la separación de arriba.

FUENTE: Adaptado de Daniel J. Simmons.

2-26 La respi

Los hidratos
glucosa, no sc
célula. Las gı
ser utilizados
la oxidación c
energía que la
Para obtene
la célula, debı
sus ácidos gra
cerina puede
de energía de
molécula orig

hidrógeno entra en
ctrones en $FADH_2$,
ual se generan sólo
ada vuelta del ciclo

gía, suponiendo que
al, es, pues, la suma
generadas en la glu-
. La glucólisis pro-
lirectamente y 6 me-
ansferidos por el sis-
es. Sin embargo, dos
n para producir glu-
de manera que la
anto, de la glucólisis
nente se obtiene una
de ATP (tabla 2-1).
no-molécula, 180 g)
l, y la formación de
ADP requiere unas
eversible como pro-
eficiencia celular es
lamente un 44 por
por ciento de una
pierde como calor.
ına máquina bastan-

ión de ATP

Mediante el sistema citocromo	
' de pa- s de H⁺	**ATP generado**
2	6ATP
2	6ATP
8	22ATP
12	34ATP

ınsferidos al sistema

2-26 La respiración de las grasas

Los hidratos de carbono, como por ejemplo la glucosa, no son la única fuente de energía de la célula. Las grasas y los lípidos también pueden ser utilizados para producir energía; en realidad, la oxidación completa de una grasa produce más energía que la de un hidrato de carbono.

Para obtener energía de una grasa contenida en la célula, debe ser primeramente descompuesta en sus ácidos grasos componentes y glicerina. La glicerina puede entrar en la secuencia de producción de energía de la glucólisis en el punto en que la molécula original de 6 carbonos (fructosa-difosfato) se escinde en dos moléculas de 3 carbonos (fig. 2-18). Sin embargo, las fases iniciales de la descomposición de los ácidos grasos son diferentes de las de la glucosa. La escisión de los ácidos grasos en unidades de 2 carbonos se denomina **β-oxidación,** otra secuencia de reacciones catalizadas por enzimas (fig. 2-20).

El paso inicial es la reacción del ácido graso con el acetil coenzima A utilizando energía obtenida del ATP. El ácido graso activado es luego deshidrogenado (oxidado) para formar un doble enlace entre el segundo y el tercer carbono de la cadena. Seguidamente, se añade agua para eliminar el doble enlace y formar un alcohol (C—OH) en el carbono

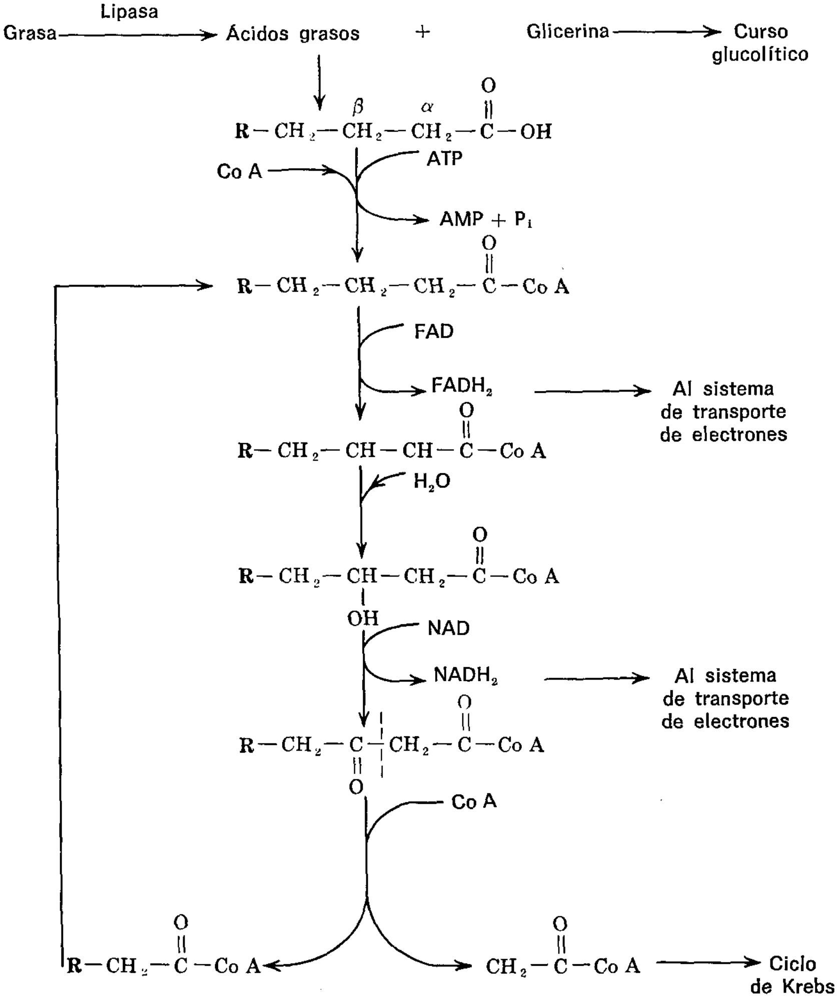

Lipasa
Grasa
Ácidos grasos
+
Glicerina
Curso glucolítico
β
α
R—CH₂—CH₂—CH₂—C(=O)—OH
Co A
ATP
AMP + Pᵢ
R—CH₂—CH₂—CH₂—C(=O)—Co A
FAD
FADH₂
Al sistema de transporte de electrones
R—CH₂—CH—CH—C(=O)—Co A
H₂O
R—CH₂—CH(OH)—CH₂—C(=O)—Co A
NAD
NADH₂
Al sistema de transporte de electrones
R—CH₂—C(=O)—CH₂—C(=O)—Co A
Co A
R—CH₂—C(=O)—Co A
CH₂—C(=O)—Co A
Ciclo de Krebs

Fig. 2-20 **β-oxidación de los ácidos grasos.** En este mecanismo la molécula de ácido graso se escinde en el lugar del segundo átomo de carbono, el β, y genera acetil CoA, que puede entrar en el ciclo de Krebs directamente. La molécula que queda es la molécula original de ácido graso menos 2 átomos de carbono. Esta unidad entra de nuevo en el ciclo hasta que está completamente descompuesta en dos moléculas. Pi = fosfato inorgánico; R = resto de una cadena de ácido graso.

3 (la posición β). Sigue otra deshidrogenación que produce un grupo cetona (C=O) en el carbono 3. El paso final es la reacción con otra molécula de coenzima A, que da por resultado la escisión del ácido graso en dos fragmentos; el más corto es el acetil coenzima A, que puede entrar ahora en el ciclo de Krebs en el punto indicado anteriormente (fig. 2-19). El resto de la molécula puede repetir el ciclo hasta quedar completamente dividida en unidades de 2 carbonos (figura 2-20).

Para cada unidad de 2 carbonos producida, 4 átomos de hidrógeno son separados y transferidos al oxígeno a través del sistema de transporte de electrones (fig. 2-16). Esto produce cinco moléculas de ATP. (Una transferencia se hace vía FAD, dejando de lado el NADH + H^+, y da dos moléculas de ATP, no tres). Una molécula de ATP es necesaria para activar la molécula de ácido graso, pero una vez activada, esta molécula puede repetir el ciclo sin otra activación. De aquí que la primera unidad de 2 carbonos produce cuatro moléculas de ATP, y el resto cinco, por cada unidad de 2 carbonos producida. Los ácidos grasos consisten en largas cadenas de carbonos (las de las grasas animales tales como el ácido palmítico y el ácido esteárico tienen 16 y 18 átomos de carbono, respectivamente), de manera que su escisión completa en moléculas de acetil CoA producen muchas moléculas de ATP: 39 para el ácido palmítico y 44 para el ácido esteárico. Por esta razón las grasas son una fuente de energía más eficaz que los hidratos de carbono.

Una vez alcanzado por el ácido graso la etapa del acetil CoA, puede entrar en el ciclo de Krebs. Las grasas no oxidadas se almacenan; pueden también convertirse en hidratos de carbono o almacenarse en forma de glucógeno.

2-27 Oxidación de los aminoácidos

Las proteínas son descompuestas en sus aminoácidos componentes en el curso de la digestión y son absorbidas en el cuerpo en forma de aminoácidos. La mayoría de los aminoácidos contribuyen a la síntesis de nuevas proteínas del cuerpo pero pueden entrar en los caminos antes mencionados de producción de energía (fig. 2-21). Pero primeramente el grupo —NH_2 debe ser separado mediante una reacción catalizada enzimáticamente denominada **desaminación.** Los productos finales son amoniaco (NH_3) y un ácido orgánico particular, el α-cetoácido. El amoniaco es una substancia muy venenosa y es excretada por el animal, algunas veces en combinación con otra substancia para hacerlo menos tóxico (pár. 7-13).

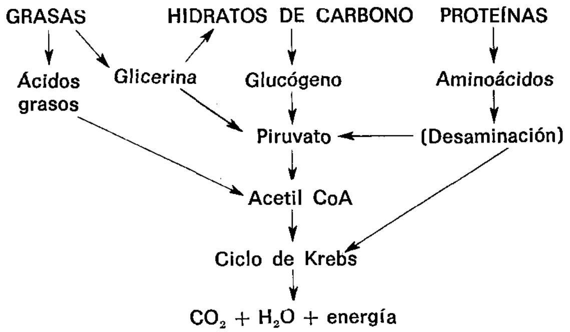
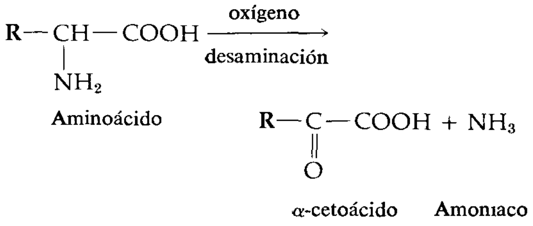


Fig. 2-21 Vías metabólicas esenciales en la utilización de los hidratos de carbono, las grasas y las proteínas (véase fig. 2-19, ciclo de Krebs).

Los α-cetoácidos específicos producidos por desaminación varían según el aminoácido que sufre la reacción. Algunos cetoácidos producidos son idénticos a los que intervienen en el ciclo productor de energía y, por ello, pueden entrar en el ciclo directamente. De esta forma la alanina se convierte en ácido α-cetoglutárico y el ácido aspártico se convierte en ácido oxalacético. Otros requieren transformaciones adicionales para transformarse en un ácido que pueda entrar en el ciclo.



$$\underset{\text{Aminoácido}}{\mathrm{R{-}\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{C}H}{-}COOH}} \xrightarrow[\text{desaminación}]{\text{oxígeno}} \underset{\alpha\text{-cetoácido}}{\mathrm{R{-}\underset{\displaystyle O}{\underset{\|}{C}}{-}COOH}} + \underset{\text{Amoniaco}}{NH_3}$$

2-28 DNA, RNA y síntesis proteica

Unas 20 clases de aminoácidos son componentes de las proteínas. Cada tipo de proteína es una secuencia distintiva de aminoácidos. Hay muchas proteínas diferentes en cada uno de los animales, y existen otras clases en otros animales, de modo que su variedad es casi ilimitada. Durante el crecimiento y a lo largo de la vida hay una constante renovación de proteínas (y de otras substancias orgánicas) en el interior de las células de un individuo.

De acuerdo con las hipótesis más corrientes, basadas en investigaciones críticas, la función primaria de los ácidos nucleicos, el DNA y el RNA, es regular los detalles de la síntesis proteica. Las

---

moléculas de D
mas y constitu
mismos: los ge
siste en una s
purina, de dos
azúcar ribosa y
dades básicas c
noce con certe
cientos de mile
diferentes orga
ses representan
determina las
El código se es
«letras», que
nina, citosina
las de DNA s
cias de bases,
pueden produ
resulta casi ili
aminoácido p
bras en el fila
cias de los a
das por la c
en segmentos
rentes secuen
ferentes. Por
puede ser pro
nado por el n
por el conjun
Puesto que
síntesis prote
mo funciona
léculas de pr
el RNA. Se c
rentes: **RNA**
sor (RNA*t*) y
de estos tipos
mensajero se
del DNA, a
so, el doble
un cierre de
do de sus se
a lo que suce
so sólo se en
trón para pr
Si se utilizar
cipio de con
RNA*m* proc
se originaría
Debe reco
tas bases se
específicas:
tanto, la sec

moléculas de DNA se encuentran en los cromosomas y constituyen las unidades funcionales de los mismos: los genes. Cada molécula de DNA consiste en una secuencia de bases de pirimidina y purina, de dos filamentos unidos entre sí por el azúcar ribosa y grupos fosfato. El número de unidades básicas de una molécula de DNA no se conoce con certeza, pero se estima que alcance los cientos de miles. El número también varía en los diferentes organismos. Las secuencias de estas bases representan un código, el código genético, que determina las características heredadas del animal. El código se escribe como un «alfabeto» de cuatro «letras», que son las cuatro bases: adenina, guanina, citosina y timina. Debido a que las moléculas de DNA son muy largas, con muchas secuencias de bases, el número de «palabras» que se pueden producir con el alfabeto de cuatro letras resulta casi ilimitado. Cada «palabra» especifica un aminoácido particular. La secuencia de las palabras en el filamento de DNA determina las secuencias de los aminoácidos en las proteínas fabricadas por la célula. Los distintos genes consisten en segmentos de moléculas de DNA con diferentes secuencias de bases, que dan proteínas diferentes. Por lo tanto, el total de proteínas que puede ser producido por una célula viene determinado por el número de genes o, en última instancia, por el conjunto de secuencias de bases en el DNA.

Puesto que el DNA se halla en el núcleo y la síntesis proteica tiene lugar en el citoplasma, ¿cómo funciona el patrón del DNA para producir moléculas de proteína? La respuesta se encuentra en el RNA. Se conocen como mínimo tres tipos diferentes: **RNA mensajero** (RNA*m*), **RNA transmisor** (RNA*t*) y **RNA ribosómico** (RNA*r*). Cada uno de estos tipos funciona de manera distinta. El RNA mensajero se forma en el núcleo sobre el patrón del DNA, a partir de nucleótidos. En este caso, el doble filamento del DNA se abre como un cierre de cremallera para permitir el traslado de sus secuencias de bases de forma parecida a lo que sucede en la réplica del DNA. En este caso sólo se emplea un filamento de DNA como patrón para producir una molécula dada de RNA*m*. Si se utilizaran los dos filamentos, debido al principio de complementariedad, las dos moléculas de RNA*m* producirían proteínas complementarias y se originaría el caos.

Debe recordarse que en los ácidos nucleicos ciertas bases se aparejan únicamente con otras bases específicas: A se une con T o U, y C con G. Por lo tanto, la secuencia de bases en el filamento de DNA determina la secuencia de bases en el filamento de RNA*m* formada sobre ella. En términos fotográficos, el filamento del DNA construye un «negativo» de sí mismo en el filamento del RNA*m*. Esto es catalizado por el enzima **RNA polimerasa.** El filamento de RNA*m* pasa entonces del núcleo al citoplasma, donde generalmente se adhiere o se asocia con un ribosoma. Los **ribosomas** son unidades macromoleculares de algunas proteínas y RNA*r* que están compuestos por dos subunidades, una grande y otra pequeña, acopladas entre sí. Los ribosomas se agrupan en los filamentos de RNA*m* formando *polisomas*. Entonces los ribosomas se desplazan a lo largo del filamento de RNA*m* transcribiendo el «mensaje» contenido en el RNA*m* a una cadena polipeptídica. ¿Cómo ocurre esto?

Como ya se ha dicho, en las proteínas animales están presentes unos 20 aminoácidos, y la secuencia de las bases a lo largo de la molécula de RNA*m* es el medio para dirigir el alineamiento de estos aminoácidos en la síntesis proteica. ¿Cuántas bases son necesarias, formando una unidad, para codificar un aminoácido específico y no otro? Las cuatro bases, actuando por separado (A, G, C, U), pueden codificar solamente cuatro aminoácidos, y esto no es suficiente; del mismo modo, las 16 combinaciones dobles posibles (GA, CU, etc.) no llegarían tampoco al número necesario de elementos de orientación. No obstante, si se utilizan tres bases en triple combinación (tripletes), entonces son posibles 64 combinaciones de A, G, C y U (GGA, GAA, AGG, etc.). Utilizando moléculas artificiales de DNA que contenían secuencias de bases conocidas, se ha visto que la suposición de que se necesitan tres bases para codificar un solo aminoácido es correcta. Así, cada aminoácido es codificado por una secuencia de tres bases, o **triplete.** Esto se descubrió por primera vez cuando se añadió un RNA artificial que consistía sólo en U a una mezcla de aminoácidos en un tubo de reacción. El péptido resultante consistía solamente en fenilalanina. De ello se dedujo que el triplete de codificación para la fenilalanina era UUU. Los trabajos posteriores realizados sobre esta base han conducido a la identificación de los tripletes codificadores de todos los aminoácidos. Actualmente se conocen los códigos para todos los aminoácidos. La mayoría de ellos son codificados por más de un triplete.

La agrupación de los aminoácidos adecuados sobre el patrón de RNA*m* requiere el último tipo de RNA, el RNA*t*, llamado también RNA soluble (RNA*s*). Cada molécula de RNA*t* es relativamente corta, y los dos extremos son funcionalmente importantes. Un extremo es igual en todos los tipos de RNA*t*. Consiste en la misma secuencia de tres bases: adenina, citosina y citosina (ACC). Es a este extremo «transportador» al que se unen los aminoácidos. Cada molécula de RNA*t* se hace específica para cada aminoácido determinado mediante un lugar de «reconocimiento» situado en algún punto de la molécula. La especificidad es comunicada en una secuencia de tres bases que es esencialmente inversa a la del código para el aminoácido en el RNA*m*. Por ejemplo, en la fenilalanina, puesto que el códico en el RNA*m* es UUU, el triplete específico en el RNA*t* es AAA; para la tirosina el código del RNA*m* es AUU y la molécula específica del RNA*t* tiene UAA sobre el lugar de reconocimiento.

Para que el aminoácido se una a su molécula específica de RNA*t*, debe ser primero activado mediante la reacción con ATP en presencia de un enzima para formar un complejo enzima-aminoácido AMP. (AMP es la abreviatura del monofosfato de adenosina. Se forma cuando el ATP pierde dos de sus enlaces de alta energía.) Este complejo reacciona luego con el RNA*t*, liberando AMP y el enzima y uniendo el aminoácido al RNA*t* (fig. 2-22).

Las moléculas aminoácido-RNA*t* están entonces dispuestas para ser convertidas en proteínas. Cada molécula de RNA*t*-aminoácido, a medida que va llegando al RNA*m* sobre el ribosoma, sólo podrá enlazarse con una secuencia de tres bases sobre el RNA*m* que es la inversa del triplete que se halla en su lugar de reconocimiento. Así, como en el ejemplo antes citado, el triplete AAA del complejo RNA*t*-fenilalanina sólo podrá enlazarse con

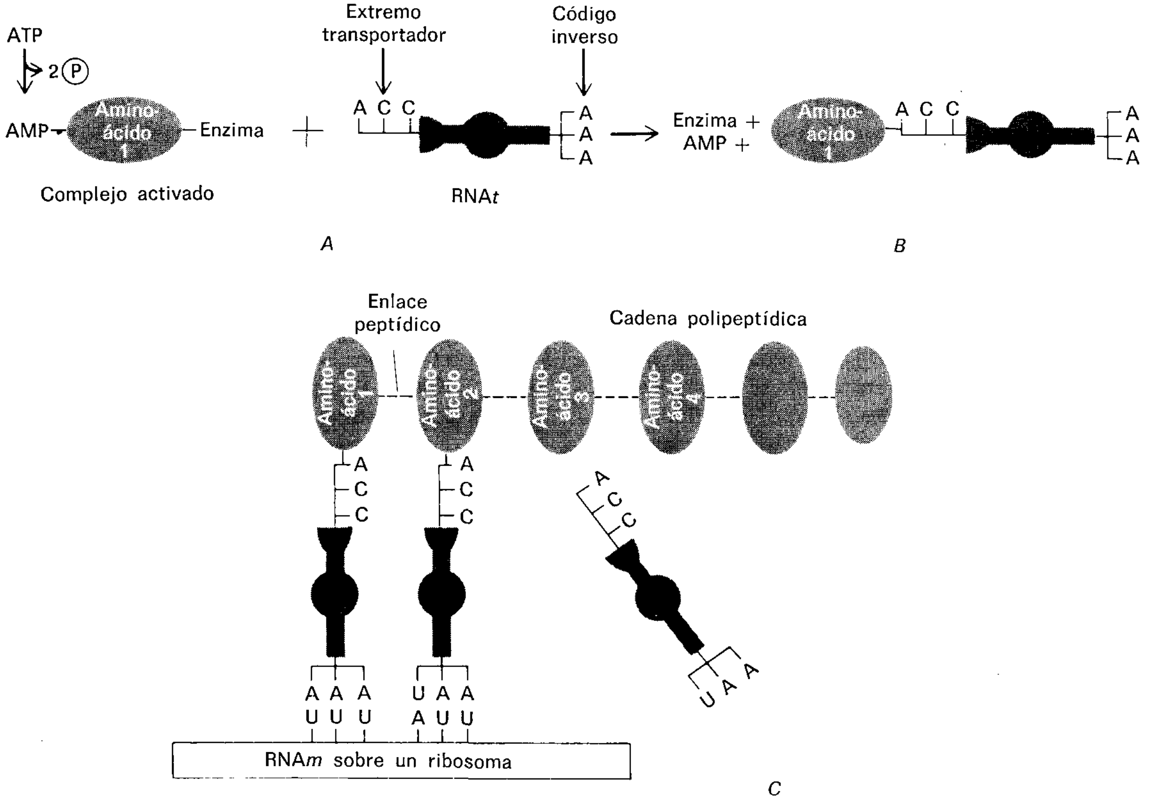


Fig. 2-22 Activación de los aminoácidos y síntesis de proteínas. Cada aminoácido es primeramente reactivado mediante una reacción con un enzima y ATP para producir un complejo activado. El complejo activado reacciona luego con una molécula de RNA*t* que es específica para dicho aminoácido. El complejo RNA*t*-aminoácido se apareja entonces con la base correspondiente en la molécula de RNA*m* sobre el ribosoma. Esto hace que los aminoácidos queden alineados en la secuencia requerida para la formación de la proteína. A continuación los aminoácidos se unen mediante enlaces peptídicos, la cadena peptídica es liberada y las moléculas específicas del RNA*t* quedan libres para reaccionar con otros aminoácidos. A, C y U representan las bases adenina, citosina y uracilo.

---

una secuencia
modo, un RN
GAU sólo se
RNA*m*. Cuan
aminoácidos ll
das a los luga
de en primer
luego forman
dos precedent
te, a medida
lécula de RN
al aminoácido
mación de en
mas, entre ar
una proteína.
do libres a m
ces peptídicos
nuevo en la s
peptídica tien
cender por la
go de finaliza
del filamento
do el ribosom
La proteína q
de acuerdo co
la secuencia
original de D

2-29 Regulac

Parece evide
cuerpo de un
genes (DNA)
de construir t
cho animal.
producen to
producen dif
producen a
debe existir a
la célula y q
los genes sin
proteína que
En otras pa
represión o
nas. Se ha d
ganismos, c
para un enzi
pidamente di
zimas son pr
cación para
mas.

Una hipót

rimero activado me-
en presencia de un
lejo enzima-aminoá-
iatura del monofos-
uando el ATP pier-
energía.) Este com-
NA*t*, liberando AMP
ninoácido al RNA*t*

NA*t* están entonces
en proteínas. Cada
, a medida que va
bosoma, sólo podrá
tres bases sobre el
riplete que se halla
. Así, como en el
ete AAA del com-
podrá enlazarse con

primera-
activado.
ho amino-
la molé-
secuencia
ante enla-
dan libres
y uracilo.

una secuencia de UUU en el RNA*m*; del mismo modo, un RNA*t* con un triplete de reconocimiento GAU sólo se puede combinar con CUA en el RNA*m*. Cuando las moléculas de RNA*t* con sus aminoácidos llegan a los ribosomas, son trasladadas a los lugares de secuencia del ribosoma, donde en primer lugar son alineados adecuadamente, luego forman enlaces peptídicos con los aminoácidos precedentes, liberándose el RNA*t*, y, finalmente, a medida que desciende el ribosoma en la molécula de RNA*m*, van saliendo para dejar sitio al aminoácido siguiente. El paso final es una formación de enlaces peptídicos catalizada por enzimas, entre aminoácidos adyacentes, para formar una proteína. Las moléculas de RNA*t* van quedando libres a medida que se van repitiendo los enlaces peptídicos, de modo que pueden funcionar de nuevo en la síntesis proteica. El final de la cadena peptídica tiene lugar cuando el ribosoma al descender por la cadena de RNA*m* encuentra el código de finalización (UAA, UAG o UGA) o el final del filamento del RNA*m*. En este punto es liberado el ribosoma y la proteína completa queda libre. La proteína que se ha formado ha sido construida de acuerdo con las instrucciones determinadas por la secuencia de bases contenidas en la molécula original de DNA.

2-29 Regulación y síntesis proteica

Parece evidente que puesto que cada célula del cuerpo de un animal recibe la misma dotación de genes (DNA), cada célula tendría que ser capaz de construir todas las proteínas características de dicho animal. Y sin embargo, no todas las células producen todas las proteínas; diferentes células producen diferentes proteínas, y células similares producen a veces células diferentes. Por lo tanto, debe existir algún mecanismo que actúa dentro de la célula y que no sólo abre y cierra la entrada de los genes sino que además regula la cantidad de proteína que ellos producen en cualquier momento. En otras palabras: alguna cosa debe activar la **represión** o **inducción** de la formación de proteínas. Se ha demostrado también que, en ciertos organismos, cuando existe un substrato específico para un enzima, el organismo puede producir rápidamente dicho enzima. Puesto que todos los enzimas son proteínas, debe haber también una explicación para esta **inducción** de producción de enzimas.

Una hipótesis reciente de Jacob y Monod sugiere un mecanismo en el que la represión y la inducción de la síntesis proteica puede operar en la célula a nivel de gen. Es la **hipótesis del operón.**

La hipótesis del operón propone la existencia de dos tipos especiales de genes, los reguladores y los operadores, además de los genes estructurales responsables de la síntesis proteica normal. Las series de genes estructurales que producen proteínas (enzimas) necesarias para cualquier función metabólica probablemente se hallan situadas unas cerca de otras en un cromosoma; se supone también que, asociado con cada serie, hay un gen operador especial. El gen operador debe estar en funcionamiento para que los genes estructurales asociados estén en actividad. El conjunto, genes estructurales y gen operador, se denomina un **operón.** Los genes reguladores pueden ser adyacentes o no con el operón que regulan. Los genes reguladores producen proteínas especiales que actúan de una o dos maneras para controlar la producción de proteínas por parte de los genes estructurales.

En la **represión,** la proteína producida por un gen regulador reacciona con el producto final de la secuencia metabólica catalizada por los enzimas producidos por los genes estructurales. Este complejo regulador-producto final inhibe luego al gen operador para las proteínas estructurales; en otras palabras, el gen operador es desconectado. El resultado es que los genes estructurales cesan de funcionar y cesa asimismo el proceso metabólico. Esta represión continúa mientras el producto final está por encima de un cierto nivel; el necesario para la formación del complejo. Cuando cae por debajo de este nivel, el complejo desaparece, el gen operador trabaja de nuevo y los genes estructurales producen nuevamente enzimas que renuevan el proceso metabólico. Cuando se vuelve a formar el producto final, se forma otra vez el complejo y los genes son nuevamente desconectados (fig. 2-23).

En la **inducción,** la proteína producida impide ella misma que el gen operador funcione y que los genes estructurales produzcan enzimas para la secuencia metabólica. Cuando se introduce en el sistema el substrato para los enzimas producidos por los genes estructurales, éste se combina con la proteína del gen regulador. La proteína detiene la inhibición del gen operador y permite que se produzcan los enzimas para la reacción y que ésta continúe. Esto consume el substrato. Cuando éste ha desaparecido, la inhibición detiene de nuevo la producción de enzima (fig. 2-24).

Tal interacción entre los genes reguladores, los

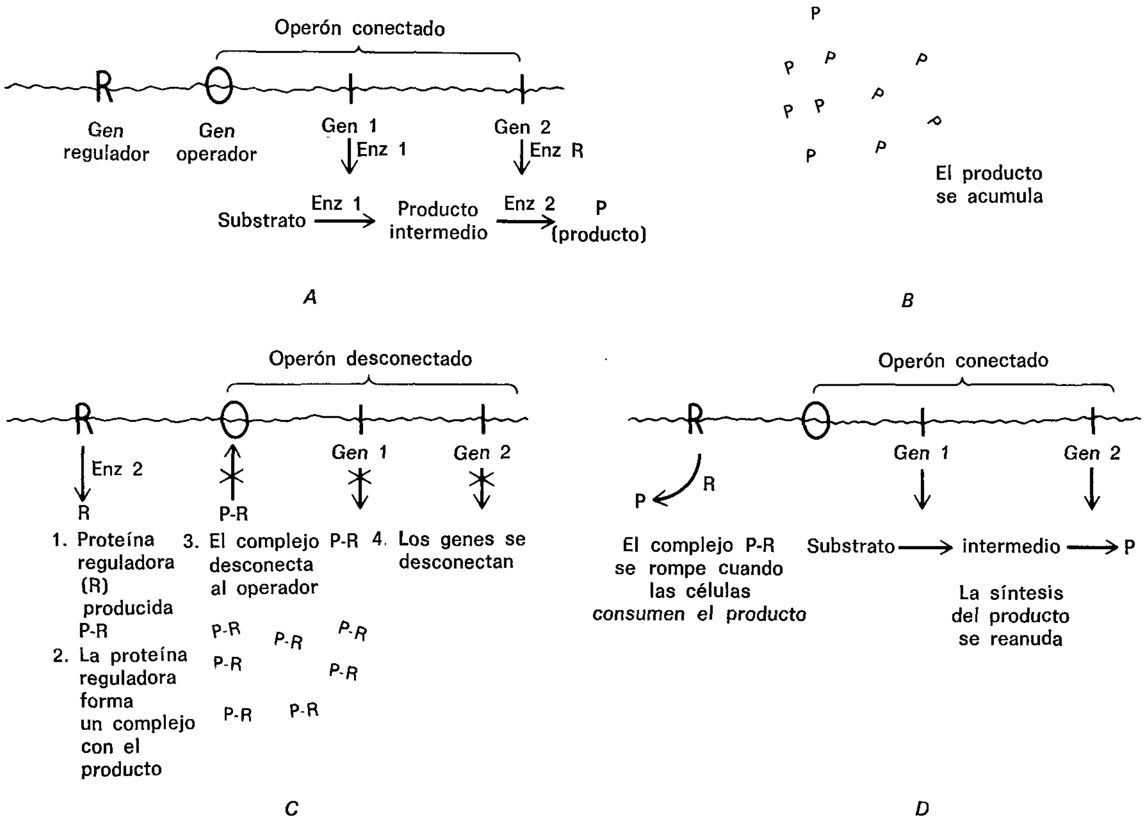

Operón conectado
R
Gen regulador
Gen operador
Gen 1
Enz 1
Gen 2
Enz R
Substrato
Enz 1
Producto intermedio
Enz 2
P (producto)
A
P
El producto se acumula
B
Operón desconectado
Enz 2
R
P-R
Gen 1
Gen 2
1. Proteína reguladora (R) producida
3. El complejo P-R desconecta al operador
4. Los genes se desconectan
2. La proteína reguladora forma un complejo con el producto
C
Operón conectado
El complejo P-R se rompe cuando las células consumen el producto
Substrato → intermedio → P
La síntesis del producto se reanuda
D

Fig. 2-23 Represión. *(A)* Los enzimas 1 y 2 son necesarios para convertir el substrato en producto. *(B, C)* Donde hay hay un exceso de producto, se une con la proteína represora controlada por el gen regulador. El complejo producto-represor desconecta el gen operador y detiene la síntesis posterior del RNA*m* y la de los enzimas 1 y 2. *(D)* Al consumir la célula el producto, el complejo P-R *se agota, el operón deja de estar reprimido y se forma más producto.*

genes operadores,
finales ahorra muc
la célula sintetice
necesarios. Esto t
vivencia, pues un
dar todos los enz
puede producir s
todos estuvieran

Las interferenci
la síntesis proteic
realizados con c
pero se cree que
plantas y animale

El organismo e
compuestos quím
bios controlados
ducen fenómenos
ganismo es simp
complejo en su
su continuidad e
impresionante es
bierto de que las
variables constit
la construcción
supervivencia d
para su evolució

Baldwin, Ernest.
Nueva York, C
pp., 18 figs. *R*

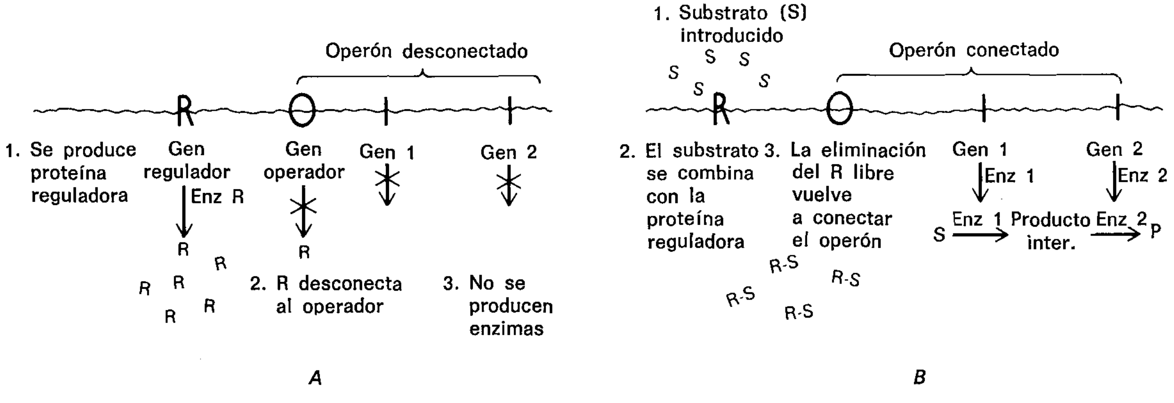
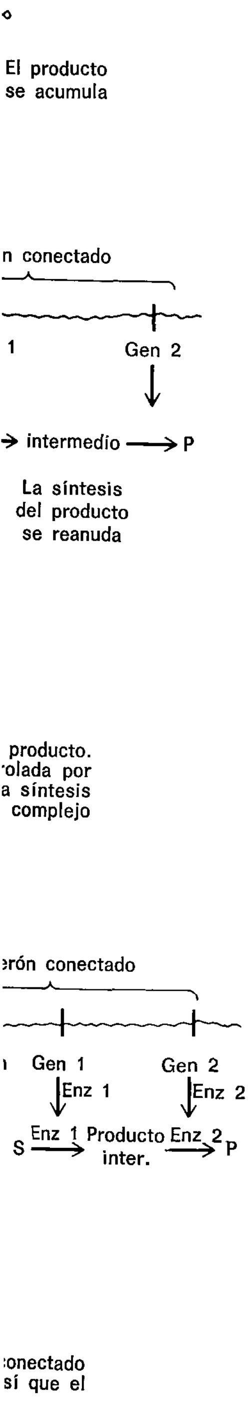

Operón desconectado
1. Se produce proteína reguladora
Gen regulador
Enz R
R
Gen operador
Gen 1
Gen 2
2. R desconecta al operador
3. No se producen enzimas
A
1. Substrato (S) introducido
S
Operón conectado
2. El substrato se combina con la proteína reguladora
3. La eliminación del R libre vuelve a conectar el operón
R-S
Gen 1
Enz 1
Gen 2
Enz 2
S → Enz 1 Producto inter. → Enz 2 P
B

Fig. 2-24 Inducción. *(A)* en ausencia de substrato, la proteína represora mantiene desconectado al operón. *(B)* Cuando hay substrato, se combina con la proteína represora, impidiendo así que el represor desconecte al operón. Comienza la síntesis del producto.



genes operadores, los substratos y los productos finales ahorra mucha energía celular y permite que la célula sintetice enzimas solamente cuando son necesarios. Esto tiene importancia para la supervivencia, pues una sola célula no podría acomodar todos los enzimas y los productos finales que puede producir su dotación de genes completa si todos estuvieran activos a un mismo tiempo.

Las interferencias que se acaban de describir en la síntesis proteica se han comprobado en estudios realizados con ciertas bacterias y bacteriófagos, pero se cree que representan la situación en las plantas y animales superiores.

El organismo es pues un complejo intrincado de compuestos químicos que sufren una serie de cambios controlados por enzimas; estos cambios producen fenómenos a los que llamamos vida. El organismo es simple en su estructura fundamental, complejo en su funcionamiento, imperecedero en su continuidad e infinito en su variedad. Lo más impresionante es el principio recientemente descubierto de que las simples combinaciones de cuatro variables constituyen un código genético que rige la construcción de las proteínas esenciales para la supervivencia de todas las criaturas vivientes y para su evolución.

Bibliografía

Baldwin, Ernest. 1962. The nature of biochemistry. Nueva York, Cambridge University Press. XIII + 111 pp., 18 figs. *Resumen de temas principales.*

———. 1963. Dynamic aspects of biochemistry. 4.ª ed. Nueva York, Cambridge University Press. XXIII + 554 pp., 49 figs., con muchas tablas y esquemas.

Barry, J. M. 1964. Molecular biology. Englewood Cliffs, N. J. Prentice-Hall, Inc. 144 pp.

Conn, E. E. y **P. K. Stumpf.** 1976. Outlines of biochemistry. 4.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. VII + 629 pp., ilus.

Fruton, J. S. y Sofia Simmonds. 1961. Bioquímica General. 3.ª ed. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 1046 pp., ilus.

Giese, A. C. 1973. Cell physiology. 4.ª ed. Filadelfia, W. B. Saunders Co XXII + 741 pp., ilus. *Muy detallado en el aspecto físico y bioquímico.*

Johnson, W. H., y **W. C. Steere** (dirs.). 1962. This is life: essays in modern biology. Nueva York, Holt, Rinehart & Winston, Inc. XII + 354 pp., ilus. Plantas, animales, bacterias y virus.

Lehninger, Albert L. 1978. Bioquímica. 2.ª ed. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., XXIII + 1117 pp., ilus.

Speakman, J. C. 1965. Molecules. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. VII + 145 pp.

Walsh, E. O'F. 1961. An introduction to biochemistry. Londres, English Universities Press, Ltd., IX + 454 pp., ilus.

White, Abraham, Philip Handler, Emil Smith, Robert Hill e I. Lehman. 1978. Principles of biochemistry. 6.ª ed. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. XI + 1492 pp., ilus.

En los últimos años la revista Scientific American *ha publicado muchos artículos, bien ilustrados, sobre las células y los componentes celulares y sus procesos bioquímicos. De la mayoría de dichos artículos pueden obtenerse reimpresiones en algunas librerías.*

3

Células y tejidos

La unidad básica estructural y funcional de todos los animales es la célula. En el interior de estas diminutas unidades tienen lugar los complejos bioquímicos y físicos que permiten la continuación de la vida. Las células están organizadas formando tejidos, los tejidos órganos y los órganos sistemas. Sobre estos últimos tratan los capítulos 4-9, mientras que las reacciones químicas y físicas que ocurren en las células ya se han estudiado en el capítulo 2. Este capítulo tratará de la organización y función de los diferentes componentes celulares y de los tipos de tejidos presentes en los animales.

Todas las diferentes partes del cuerpo, grandes y pequeñas, se combinan para actuar de manera coordinada y llevar a cabo los procesos esenciales para la vida. A diferencia de los sistemas químicos inanimados, el organismo viviente es un sistema abierto porque existe una continua entrada y salida de materia que proporciona energía y también de materiales necesarios para el crecimiento y la conservación. Sin embargo, el ambiente interno de cada parte se halla siempre en un «estado de equilibrio» estabilizado que experimenta muy pocas variaciones (pár. 7-16).

Células y protoplasma

3-1 Historia

La estructura microscópica de la materia viva fue desconocida hasta después de la invención del microscopio compuesto. En 1665 Robert Hooke informó de que en las delgadas láminas de corcho y de otros materiales vegetales existían particiones diminutas que separaban cavidades que él denominó **células.** Luego, durante 150 años, poco vino a añadirse a este tema. En 1808 Mirbel concluyó que las plantas están formadas por «tejido celular membranoso», y Lamarck afirmó, en 1809, que todo cuerpo viviente debe tener sus partes formadas por tejido celular. En 1833 Robert Brown describió el núcleo como la estructura central de las células vegetales. En 1838 M. J. Schleiden propuso la teoría de que las células son la unidad estructural en las plantas y, al año siguiente, Theodor Schwann aplicó esta tesis a los animales. Este autor escribió acerca de la combinación de moléculas para formar la estructura celular y acerca de los cambios químicos que las células experimentan (metabolismo). En 1840 Purkinje dio el nombre

---

de **protopl**
atención qu
gió a conte
co, el térm
la substanc
mente, al c
orgánulos
aplicarse t
nudo como
los orgánul
teoría celul
tas están c
lulares. En
dad funda
gica, y ha
dentro de
la vida. E
están integ
minada en
en los ani
mo son u
suele inici
divide rep
pítulo 10).

3-2 Estud

El estudio
se denomi
la mayoría
la unidad
(símbolo
liza más
(1000 nm
la forma
se, en una
tante unif
queñas qu
esféricas
1,5 µm. L
mino med
de 10 a 5
cen son la
rón; la de
de diámet
El ojo
tinguir)
0,1 mm, y
parentes
los detalle
de emple
su observ
estudio ci

as y protoplasma

la materia viva fue
la invención del mi-
Robert Hooke in-
láminas de corcho
es existían particio-
avidades que él de-
ıte 150 años, poco
n 1808 Mirbel con-
ɔrmadas por «tejido
ck afirmó, en 1809,
ɔe tener sus partes
1833 Robert Brown
structura central de
M. J. Schleiden pro-
as son la unidad es-
o siguiente, Theodor
s animales. Este au-
nación de moléculas
ılar y acerca de los
élulas experimentan
inje dio el nombre

---

de **protoplasma** al contenido celular. Entonces la atención que se prestaba a la pared celular se dirigió a contenidos más importantes. Hasta hace poco, el término *protoplasma* se usaba para describir la substancia viva del interior de la célula. Actualmente, al conocer al complejo sistema subcelular de orgánulos de la célula, el término ha dejado de aplicarse tan ampliamente y se utiliza más a menudo como un término general para abarcar todos los orgánulos y compuestos celulares. La moderna teoría celular afirma que *todos los animales y plantas están compuestos de células y de productos celulares.* En todos los organismos la célula es la unidad fundamental, tanto estructural como fisiológica, y hay un continuo intercambio de materia dentro de las células y entre ellas en el proceso de la vida. En los animales pluricelulares las células están integradas para realizar una función determinada entre las partes del cuerpo, mientras que en los animales unicelulares la célula y el organismo son una misma cosa. Un animal pluricelular suele iniciar la vida como una sola célula que se divide repetidamente para formar su cuerpo (capítulo 10).

3-2 Estudio de las células

El estudio de la estructura celular y de su actividad se denomina **citología** (biología celular). Puesto que la mayoría de las células animales son diminutas, la unidad de medida es 1/1000, un **micrómetro** (símbolo µm); para detalles más delicados se utiliza más a menudo el **nanómetro** (símbolo nm) (1000 nm = 1 µm; 1 nm = 10 Å). El tamaño y la forma de las células es variable, pero cada clase, en una especie determinada de animal, es bastante uniforme (fig. 3-1). Entre las células más pequeñas que se conocen están las células sanguíneas esféricas de *Tragulus*, con un diámetro medio de 1,5 µm. Los glóbulos rojos humanos miden por término medio 7,5 µm y muchas otras células miden de 10 a 50 µm. Las mayores células que se conocen son las yemas de los huevos de ave y de tiburón; la de los huevos de gallina mide unos 30 mm de diámetro (fig. 11-8).

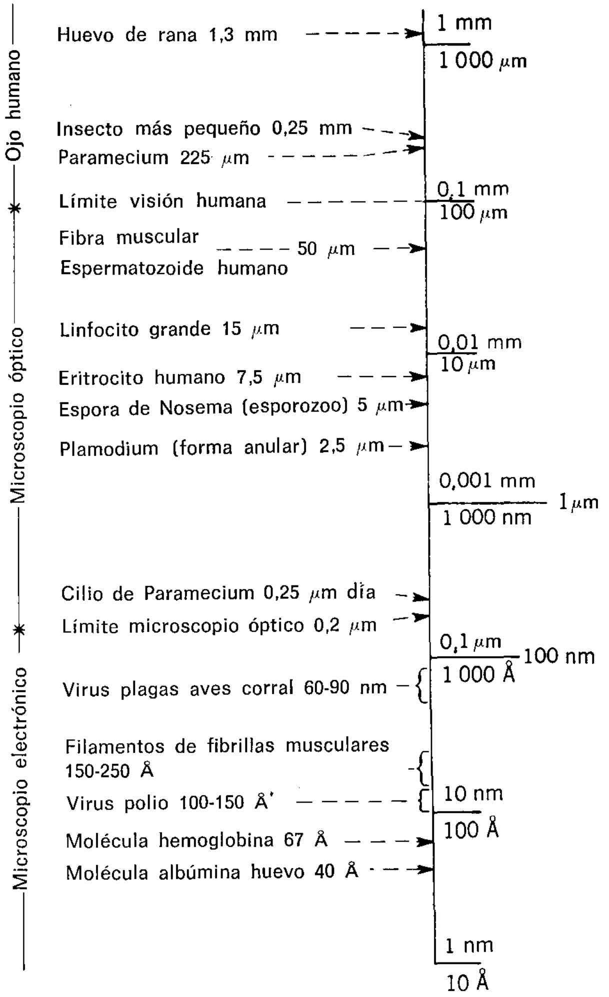

Ojo humano
Microscopio óptico
Microscopio electrónico
Huevo de rana 1,3 mm
Insecto más pequeño 0,25 mm
Paramecium 225 µm
Límite visión humana
Fibra muscular
50 µm
Espermatozoide humano
Linfocito grande 15 µm
Eritrocito humano 7,5 µm
Espora de Nosema (esporozoo) 5 µm
Plamodium (forma anular) 2,5 µm
Cilio de Paramecium 0,25 µm día
Límite microscopio óptico 0,2 µm
Virus plagas aves corral 60-90 nm
Filamentos de fibrillas musculares 150-250 Å
Virus polio 100-150 Å'
Molécula hemoglobina 67 Å
Molécula albúmina huevo 40 Å
1 mm
1 000 µm
0,1 mm
100 µm
0,01 mm
10 µm
0,001 mm
1 µm
1 000 nm
0,1 µm
100 nm
1 000 Å
10 nm
100 Å
1 nm
10 Å

Fig. 3-1 Tamaño relativo de células animales y de algunas partes de las mismas. Cada división principal de la escala es 1/10 de la precedente. 1 milimetro (mm) = 1000 micrómetros (µm; antes micras); 1 micrómetro = 1000 nanómetros (nm; antes milimicras); 1 nanómetro = 10 unidades angstrom (Å). El microscopio óptico aumenta unas 10 a 2000 veces; el microscopio electrónico aumenta unas 5000 a 100 000 veces o más.

El ojo humano puede únicamente resolver (distinguir) dos puntos separados aproximadamente 0,1 mm, y las células vivas son esencialmente transparentes bajo iluminación ordinaria. Por lo tanto, los detalles celulares deben ser contrastados y han de emplearse algunos tipos de microscopios para su observación (fig. 3-2). Para llevar a cabo un estudio citológico se separan células o grupos celulares (tejidos) y se fijan mediante agentes químicos o se congelan; se cortan en secciones finas (de 10 µm o menos), se montan en portaobjetos de vidrio y se tiñen para diferenciar los detalles internos. Deben tomarse precauciones para que estos procesos no alteren la estructura original. Las células vivas han de tratarse con «colorantes vitales» que sean capaces de teñir y hacer las diversas partes más visibles sin causarles daño. Los aparatos de alta precisión para la microdisección permiten

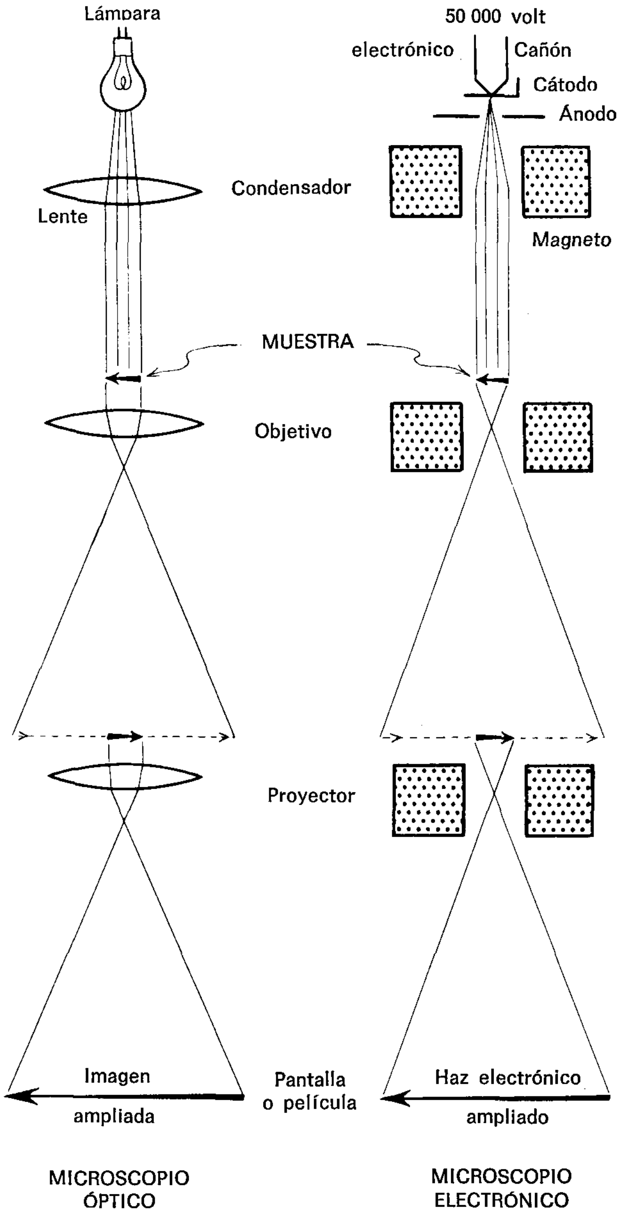

Lámpara
Lente
Condensador
MUESTRA
Objetivo
Proyector
Imagen
ampliada
Pantalla
o película
MICROSCOPIO
ÓPTICO
50 000 volt
electrónico
Cañón
Cátodo
Ánodo
Magneto
Haz electrónico
ampliado
MICROSCOPIO
ELECTRÓNICO

Fig. 3-2 Microscopio óptico (invertido). El rayo luminoso de la lámpara es concentrado por la lente condensadora para eliminar la muestra; la imagen está enfocada y ampliada por el objetivo, y luego de nuevo por el proyector (ocular). La imagen ampliada puede verse en una pantalla o puede ser fotografiada. **Microscopio electrónico.** El haz estrecho de electrones a alta velocidad, que proviene del cátodo, pasa a través del orificio del ánodo y es concentrado mediante una espiral magnética (condensador) para pasar a través de la muestra; el patrón electrónico es enfocado y ampliado (2.º magneto), y luego ampliado nuevamente (3.º magneto); la «imagen» puede verse en una pantalla fluorescente o bien puede quedar registrada en una película. El aparato completo está encerrado en una cámara de alto vacío ya que los electrones se dispersan por el aire.

separar o añadi
tivos para estu
o fragmentos t
para que conti
(e incluso año
luciones nutrici

El mejor mi
noso central c
elementos de u
campo oscuro,
do por los lad
y las estructur
sobre un fond
te de fases apr
dice de refrac
convirtiéndola
gen visible de
viando la fase
a través del e
lles finos de l
das por este m
dos por el mi
fijado o teñid

En cualqui
imagen puede
ser fotografiad
posible una r
lándose así l
lares. La luz
alto voltaje d
calentado y c
diante electro
foque del ray
cortes a estu
0,05 μm = 1
por láminas
los elementos
cámara de v
en la dispers
atraviesa el c
sidad y la c
partes, se ob
hacerse visib
puede registr
crografía. El
de aumento
el poder am
de transmisi
fía puede se

El medio
difracción d
lelo de rayo
bello, etc.),

separar o añadir alguna parte, o bien inyectar reactivos para estudios especiales. Las células aisladas o fragmentos tisulares pueden mantenerse en vida para que continúen creciendo durante algunos días (e incluso años) en recipientes especiales con soluciones nutricias.

El mejor microscopio óptico, con un haz luminoso central de luz concentrada, puede resolver elementos de unas 0,2 µm. En un microscopio de campo oscuro, el objeto está únicamente iluminado por los lados (carece de un haz de luz central), y las estructuras celulares internas aparecen claras sobre un fondo oscuro. El microscopio de contraste de fases aprovecha las ligeras diferencias del índice de refracción entre las estructuras celulares convirtiéndolas en diferencias muy vivas en la imagen visible de la célula. Esto se lleva a cabo desviando la fase de una parte de la luz que ha pasado a través del ejemplar. La resolución de los detalles finos de las células vivas transparentes estudiadas por este método son comparables a los obtenidos por el microscopio ordinario sólo con material fijado o teñido.

En cualquiera de esos tipos de microscopio la imagen puede ser vista por el ojo humano y puede ser fotografiada. Con el microscopio electrónico es posible una mayor ampliación y resolución, revelándose así la ultraestructura de los detalles celulares. La luz es reemplazada por una corriente de alto voltaje de electrones, emitida por un cátodo calentado y concentrada en un rayo estrecho mediante electromagnetos, de modo semejante al enfoque del rayo luminoso con lentes de vidrio. Los cortes a estudiar deben ser muy delgados (0,1 a 0,05 µm = 1000 a 500 Å) y han de ser soportados por láminas aún más delgadas de colodión. Todos los elementos del aparato están encerrados en una cámara de vacío. Como resultado de la diferencia en la dispersión de los electrones cuando el rayo atraviesa el objeto, dependiente del grosor, la densidad y la composición química (atómica) de sus partes, se obtiene una imagen no visible que puede hacerse visible sobre una pantalla fluorescente o puede registrarse fotográficamente en forma de micrografía. El microscopio óptico tiene como límite de aumento unas 1500 a 2000 veces, mientras que el poder amplificador del microscopio electrónico de transmisión es de 100 000 veces; y la micrografía puede ser ampliada aún 10 veces más.

El medio último de análisis celular es el de la difracción de rayos X. Se hace pasar un haz paralelo de rayos X a través de un objeto (nervio, cabello, etc.), que dispersa (difracta) los rayos de acuerdo con su estructura. Se registra fotográficamente una imagen del modelo difractado (anillos, bandas concéntricas o manchas). Midiendo las distancias entre las partes que se repiten, y empleando ciertos cálculos matemáticos, puede saberse la estructura y el tamaño de las moléculas en nanómetros.

Estructura celular

Hay dos tipos diferentes de células. Las células **procarióticas** son las que carecen de un núcleo bien definido y de la mayor parte de los orgánulos celulares. Son características del tipo Monera (cap. 14) y no se tratan aquí. Todas las células animales son **eucarióticas,** tienen núcleos definidos y orgánulos celulares.

Los estudios celulares trataban antes de las características físicas tales como se veían en los cortes teñidos. En estos últimos años los nuevos métodos de estudio y los nuevos medios de investigación tales como el microscopio electrónico y las técnicas de criocorrosión han hecho posible el estudio de la estructura subcelular y de las reacciones que constantemente están teniendo lugar en toda célula viva. La diminuta célula es una sorprendente unidad de orgánulos complejos en los que muchas substancias químicas sufren una amplia variedad de interacciones y cambios: síntesis de nuevos materiales, utilización del alimento y de la energía para el movimiento, la secreción u otras actividades, y la conversión de los productos de desecho en formas no dañinas. Cualquier célula es por lo menos tan intrincada como toda una refinería de petróleo que recibe la mezcla de hidrocarburos en crudo, refina y modifica algunos para obtener combustible y lubrificantes, y sintetiza muchos compuestos nuevos y diferentes para satisfacer las necesidades de nuestra vida moderna. El siguiente párrafo bosqueja las estructuras subcelulares de una célula.

3-3 Membranas celulares

Gracias al microscopio electrónico y al sofisticado trabajo bioquímico, sabemos en la actualidad muchas más cosas acerca de la organización intracelular de una célula animal típica que hace 15 ó 20 años. La célula animal (figs. 3-3, 3-4) está limitada exteriormente por una **membrana celular** o

por la lente
vo, y luego
puede ser
ue proviene
magnética
y ampliado
una panta-
está ence-

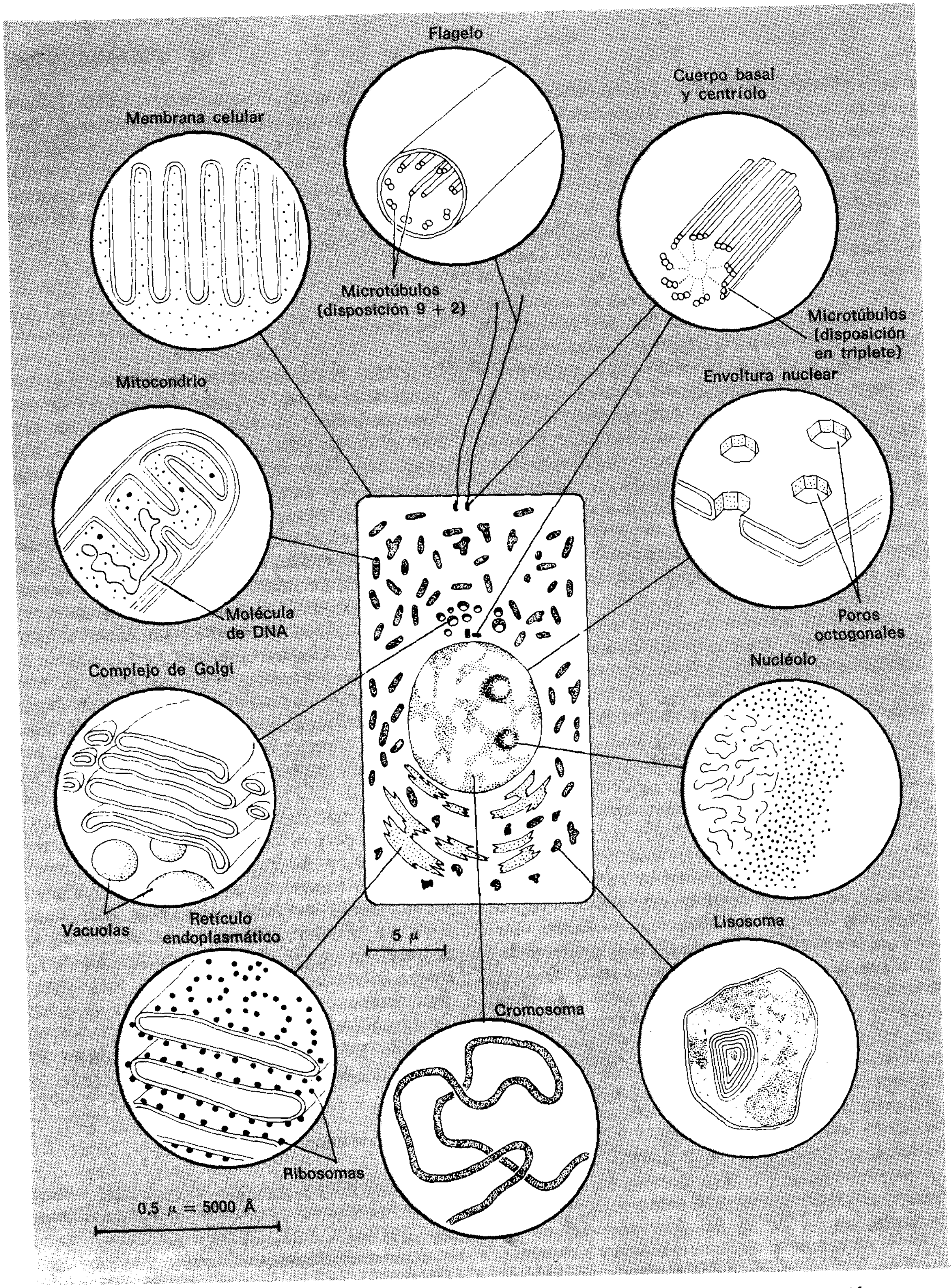
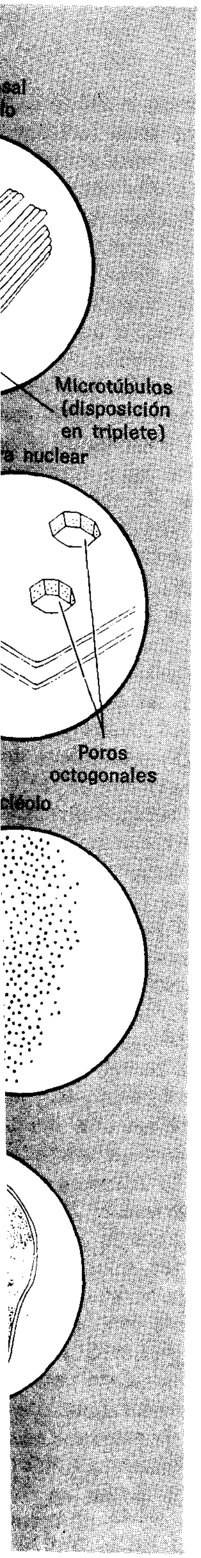

Flagelo
Cuerpo basal
y centríolo
Membrana celular
Microtúbulos
(disposición 9 + 2)
Microtúbulos
(disposición
en triplete)
Mitocondrio
Envoltura nuclear
Molécula
de DNA
Poros
octogonales
Complejo de Golgi
Nucléolo
Vacuolas
Retículo
endoplasmático
5 μ
Lisosoma
Cromosoma
Ribosomas
0,5 μ = 5000 Å

Fig. 3-3 Diagrama esquemático de una célula animal. No todas las partes que se muestran están presentes o son visibles en todas las células, ya sean vivas o fijadas y teñidas.

Fi
hi
ei
S:

plasmática.
la célula d
un filtro se
de pasar h
Normalmen
tudios bioq
compuesta
y lípidos. l
mada fosfo
trónicas, l
líneas para
tral más c
que la est
ba formac
clara) inte
na de pr
terna). L
moléculas
portan u
hidrofílic
cargado y
químicos,
lipídica i
una dob



an están

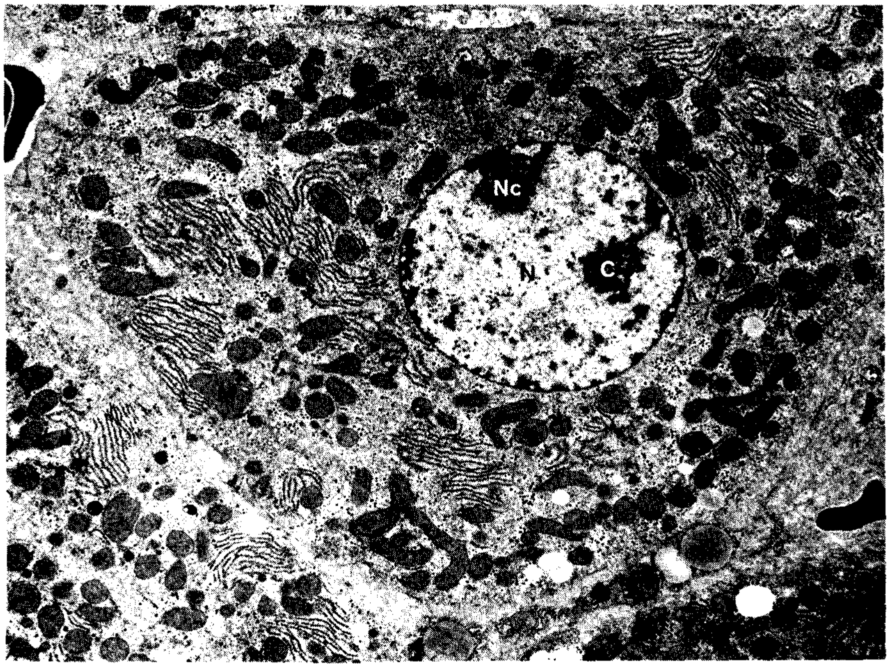


Fig. 3-4 Micrografías electrónicas de transmisión de una célula y de sus componentes: célula del hígado de rata × 10 175. Obsérvese el gran número de mitocondrios. M. mitocondrios; E, retículo endoplasmático; N, núcleo; C, cromatina; Nc, nucléolo. *(Cortesía del Dr. John Belton, California State University, Hayward, Calif.)*

plasmática. Ésta es una estructura que separa a la célula del entorno circundante y actúa como un filtro selectivo ante los materiales que tratan de pasar hacia fuera o hacia dentro de la célula. Normalmente tiene unos 8 nm de espesor. Los estudios bioquímicos revelan que la membrana está compuesta por dos tipos de moléculas: proteínas y lípidos. Los lípidos son de la clase especial llamada fosfolípidos. En las buenas micrografías electrónicas, la membrana aparece como un par de líneas paralelas negras que incluyen un área central más clara (fig. 3-6). Se sugirió primeramente que la estructura de esta membrana tripartita estaba formada por capas lipídicas (el área central clara) intercaladas entre las capas interna y externa de proteínas (las bandas negras externa e interna). Los fosfolípidos de la banda central son moléculas asimétricas en el sentido de que transportan una carga eléctrica en un extremo que es hidrofílico, mientras que el otro extremo no está cargado y es hidrofóbico. Dados estos rasgos bioquímicos, pronto se sugirió también que la capa lipídica interna no estaba aislada, sino que era una doble capa en la que los extremos sin carga de los lípidos se encontraban en el centro, mientras que los extremos cargados se volvían hacia el exterior o el interior, donde las moléculas proteínicas con cargas opuestas las atraían, proporcionando así la estabilidad necesaria (fig. 3-5). Dicha distribución tripartita de la membrana plasmática se denomina modelo de **membrana unidad.** El trabajo más reciente sobre la membrana celular usando técnicas de criocorrosión sugiere que la estructura puede que no sea tan simple como propone el modelo de membrana unidad. En concreto, se ha demostrado que las moléculas proteínicas penetran en las capas lipídicas, a menudo las atraviesan enteramente, y que no hay continuidad en la superficie del lípido (fig. 3-7). Esto ha conducido a un segundo modelo, más reciente, de la estructura de la membrana, denominado modelo de **mosaico fluido.** En este modelo, las grandes moléculas de proteínas aparecen como aisladas y glóbulos de diferentes tamaños embutidos en la capa lipídica o estrechamente asociados con las superficies externa e interna (fig. 3-5).

Las membranas celulares existen para regular el movimiento del material dentro y fuera de la

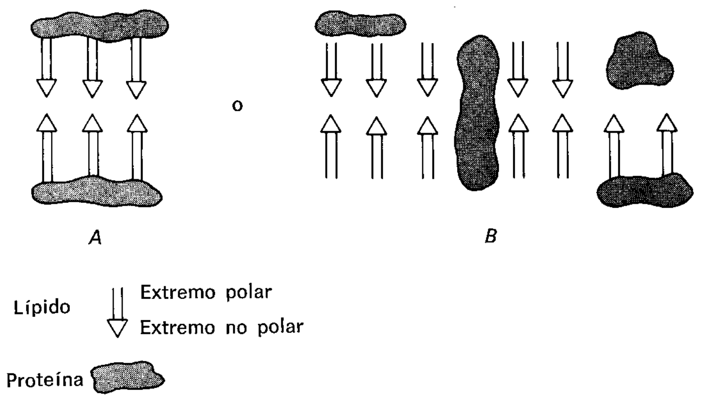


Fig. 3-5 Estructuras esquemáticas propuestas de la membrana celular. *A.* Modelo de membrana unidad. *B.* Modelo de mosaico fluido.

célula. ¿Pero cómo atraviesan los materiales una barrera al parecer tan sólida? Algunos materiales, tales como el agua y ciertas moléculas pequeñas, pasan fácilmente a través de las membranas como a través de un tamiz, lo que sugiere la presencia de poros. Aunque no se hayan observado estos poros con el microscopio electrónico, es posible que hayan algunos de pequeño tamaño. Otros materiales son liposolubles y se difunden a través de las capas lipídicas, pero muchas otras moléculas son demasiado grandes para pasar a través de los poros y no son liposolubles. Se ha pensado que pasan por la membrana merced a un proceso de **difusión facilitada** en el que la molécula que intenta pasar se asocia con un transportador, posiblemente una proteína de membrana, que la transporta a través de la membrana (fig. 3-7). En todos estos casos, las substancias son impulsadas por difusión (movimiento desde un área de alta concentración a otra de concentración baja) y no requieren energía. No obstante, las substancias pueden desplazarse en contra de este gradiente de concentración, un proceso que requiere energía. Este movimiento tiene lugar mediante el **transporte activo,** un proceso semejante al de la difusión facilitada en el sentido que implica la asociación de moléculas que han de ser transportadas con los transportadores proteínicos de membrana. La única diferencia está en que los materiales se desplazan de un área de baja concentración a otra de concentración alta.

Para las moléculas, como las grandes proteínas, que no pueden cruzar las membranas mediante estos mecanismos de transporte, el mecanismo final parece que sea el denominado **pinocitosis.** Es similar a la fagocitosis, proceso en el cual las células engloban a las partículas. Aquí, la molécula se posa sobre la superficie de la membrana y ésta se pliega sobre ella, incluyéndola y formando una vacuola o vesícula que se mueve hacia el interior de la célula.

3-4 Mitocondrios

Omnipresentes dentro de las células animales (excepto en los glóbulos rojos maduros), los denominados **mitocondrios** son estructuras de forma de bastoncillo a esférica, de 0,2 a 7 µm de tamaño. El número de mitocondrios por célula varía según el tipo de célula; los espermatozoides tienen 25 y las células hepáticas hasta 1000. Estructuralmente cada mitocondrio consta de una membrana externa lisa que rodea a la membrana interna, provista de pliegues complejos, y que está separada de esta última por un estrecho espacio. Los complejos pliegues y proyecciones de la membrana interna se denominan **crestas** (fig. 3-6). Entre las crestas se encuentra la matriz del mitocondrio. Los pliegues de las crestas proporcionan un aumento del área superficial para la actividad enzimática. La cantidad de crestas varía según la actividad del mitocondrio.

Los mitocondrios ocupan una posición muy importante en la célula animal debido a que son orgánulos transformadores de energía. El sistema de la membrana interna de los mitocondrios es el lugar donde se encuentran los sistemas enzimáticos para el ciclo de Krebs y el sistema de transporte de electrones (párs. 2-23, 2-25). Es sólo allí donde se hallan estos sistemas, por lo cual es allí

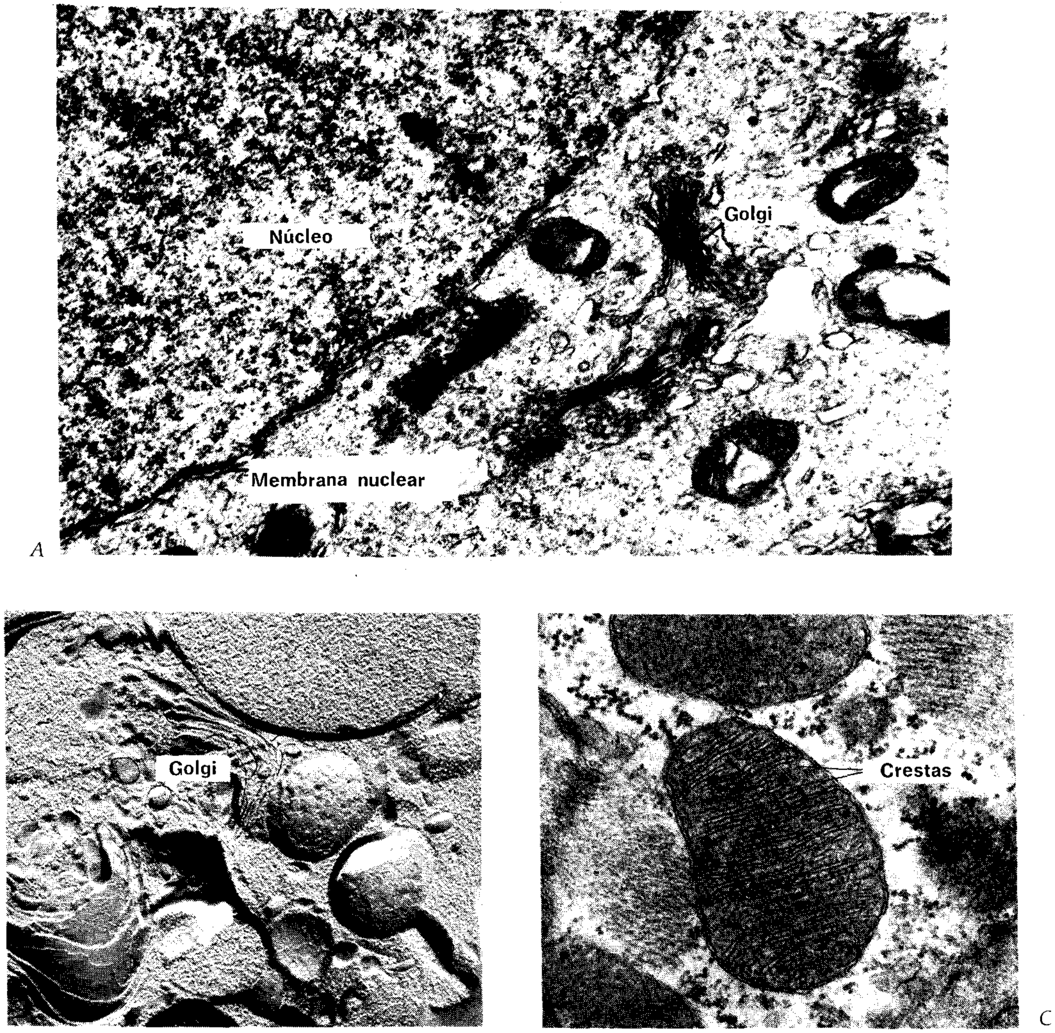


Fig. 3-6 *A*. Micrografía electrónica de transmisión de una sección de un oocito de ratón, × 17 020, mostrando la estructura del complejo de Golgi y de la membrana nuclear. *B*. Preparación por criofractura de una célula del pulmón de rata mostrando el complejo de Golgi, × 47 520. *C*. Micrografía electrónica de transmisión mostrando la estructura de un mitocondrio; obsérvense las crestas, × 52 500. *(Cortesía del Dr. John Belton, California State University, Hayward, Calif.)*

donde tiene lugar toda la producción de energía de la célula.

Los mitocondrios también contienen DNA, el único sitio donde se encuentra fuera del núcleo, RNA y ribosomas. Por consiguiente, el mitocondrio también posee toda la maquinaria bioquímica necesaria para fabricar proteínas. Hay alguna evidencia de que ciertas proteínas mitocondriales se han producido en ellos.

3-5 El núcleo

La estructura más prominente visible en una célula animal con un microscopio óptico de poca potencia es el núcleo. Con pocas excepciones, todas las células animales tienen un solo núcleo. Las que carecen de él, como los glóbulos rojos de los mamíferos, tienen cortos espacios de vida. Unas pocas células tienen más de un núcleo. Generalmen-

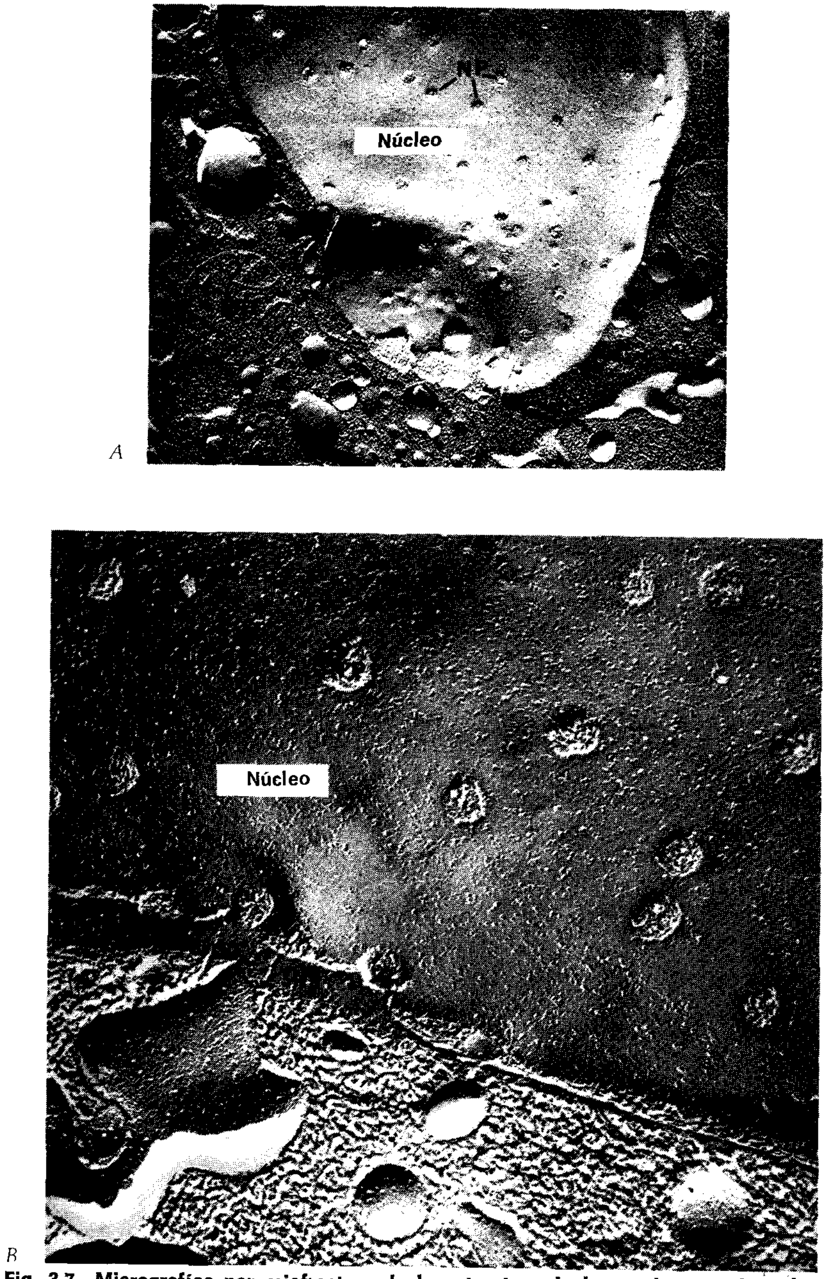


Fig. 3-7 Micrografías por criofractura de la estructura de la envoltura nuclear de una célula. *A.* Envoltura nuclear que muestra los grandes poros nucleares. × 27 600. *B.* Visión ampliada mostrando los poros nucleares sobre la parte interna de la membrana. Obsérvense las partículas que aparecen en la superficie de la membrana. Se trata probablemente de proteínas de la estructura de la membrana. × 108 000. PN, poro nuclear; Mit, mitocondrio; ME, corte a través del medio de la membrana nuclear externa. *(Cortesía del Dr. John Belton, California State University, Hayward, Calif.)*

---

te se trata de u
del resto de la
llamada **envoltu**
externa es a m
membrana del
tura nuclear est
den facilitar el
nicas entre el r
esto no ha sid
gura 3-7). El in
de finos filamen
recibe el nombr
tina consta de
el interior del
celular, se arro
des identificabl
También en el
féricos densos
está compuesto
tos cromosoma
cleares, RNA
cleoproteína, q
proteína y un
mas. El nucléo
trucción de los
el núcleo y se
mático como p
teínas de la c
mitosis y es m

El núcleo f
de la célula, i
ciones. En la
terial genético
las sucesivas g

3-6 Retículo

Entre la en
mática externa
branas que fo
plasmático (fi
con ribosoma
brana, llamad
otro sin ribos
tico liso. El
con la envoltu
tan con el ret
lugares de la
cree que las pr
somas pueden
vidad del retí
te, el retículo

te se trata de una estructura redondeada separada del resto de la célula por una doble membrana llamada **envoltura nuclear** (fig. 3-7). La membrana externa es a menudo continua con el sistema de membrana del retículo endoplasmático. La envoltura nuclear está atravesada por poros; estos pueden facilitar el paso de grandes moléculas orgánicas entre el núcleo y el resto de la célula, pero esto no ha sido establecido concluyentemente (figura 3-7). El interior del núcleo contiene una red de finos filamentos que se tiñen de oscuro y que recibe el nombre de **cromatina** (fig. 3-4). La cromatina consta de estructuras que contienen DNA en el interior del núcleo y que, durante la división celular, se arrollan y condensan formando unidades identificables llamadas **cromosomas** (fig. 3-9). También en el núcleo hay uno o más objetos esféricos densos llamados **nucléolos.** Cada nucléolo está compuesto por áreas especializadas de ciertos cromosomas denominadas organizadores nucleares, RNA ribosómico y moléculas de ribonucleoproteína, que es una combinación de RNA y proteína y un probable precursor de los ribosomas. El nucléolo está, pues, implicado en la construcción de los ribosomas. Estos dejan finalmente el núcleo y se organizan en el retículo endoplasmático como parte del aparato productor de proteínas de la célula. El nucléolo desaparece en la mitosis y es más grande en la interfase.

El núcleo funciona como el centro de control de la célula, iniciando y dirigiendo todas las funciones. En la cromatina contiene también el material genético responsable de la continuidad de las sucesivas generaciones de células.

3-6 Retículo endoplasmático

Entre la envoltura nuclear y la membrana plasmática externa de la célula existe una red de membranas que forman el denominado retículo endoplasmático (fig. 3-4). Se conocen dos tipos, uno con ribosomas unidos a la superficie de la membrana, llamado **retículo endoplasmático rugoso,** y otro sin ribosomas, llamado **retículo endoplasmático liso.** El retículo endoplasmático es continuo con la envoltura nuclear. Los ribosomas que limitan con el retículo endoplasmático rugoso son los lugares de la síntesis proteínica de la célula. Se cree que las proteínas que se forman en dichos ribosomas pueden pasar al exterior a través de la cavidad del retículo endoplasmático. Por consiguiente, el retículo endoplasmático rugoso es importante no sólo en la síntesis proteínica, sino también como medio de comunicación, encauzando los productos hacia el exterior de la célula, a través de la red de membrana, y hacia otras partes de la célula. El retículo endoplasmático liso, que a menudo tiene un aspecto tubular visto con el microscopio electrónico, parece ser importante en la síntesis y secreción de ciertas hormonas esteroides, enzimas del metabolismo de los hidratos de carbono y enzimas de la síntesis de los lípidos. Tanto el retículo endoplasmático liso como el rugoso parecen ser continuos dentro de la célula y puede que sean parte de un único sistema de membrana en el que el retículo endoplasmático liso haya podido derivarse del retículo endoplasmático rugoso.

3-7 Complejo de Golgi

El último sistema de membranas que se encuentra en la mayor parte de las células animales está formado por una serie de 3-20 sacos aplanados y paralelos, estrechamente amontonados y formando el denominado **complejo de Golgi** (fig. 3-6). Los extremos de los sacos del complejo de Golgi tienden a desarrollarse y sobresalir formando diversas vesículas, que luego se trasladan hacia la membrana plasmática.

La función del aparato de Golgi parece ser la de reunir y transportar al exterior los materiales producidos en la célula: desempeña un papel en la secreción celular. La mayor parte del material transportado es la proteína producida por el retículo endoplasmático; existe una estrecha relación entre el retículo endoplasmático y el complejo de Golgi. En el proceso secretor, las proteínas (enzimas) para la secreción son producidas por los ribosomas del retículo endoplasmático, pasan a la cavidad del sistema de membrana del retículo endoplasmático y entran en el complejo de Golgi mediante la supuesta fusión del complejo de Golgi con el retículo endoplasmático. Ya en el aparato de Golgi, las proteínas se concentran en los extremos de los sacos aplanados. Entonces, estos extremos se desarrollan formando vesículas y se trasladan hacia la membrana celular, donde las vesículas se fusionan descargando su contenido en el exterior.

3-8 Otros orgánulos

Además de los principales orgánulos ya citados, a menudo se encuentran otros. Los **lisosomas** son

a célula. *A.*
pliada mos-
tículas que
structura de
nedio de la
', *Hayward,*

pequeños cuerpos rodeados por una sola membrana y contienen los enzimas (lisozimas) que degradan el material de la célula. Estos cuerpos actúan como unidades consumidoras de los desechos, digiriendo y eliminando los materiales extraños provenientes del exterior o eliminando los orgánulos celulares que no son necesarios. En realidad los lisosomas no son más que un tipo de toda una clase de pequeños orgánulos provistos de una sola membrana denominados **microcuerpos,** que contienen enzimas específicos y que probablemente se originan en el retículo endoplasmático.

Los **microtúbulos** son diminutos elementos cilíndricos de las células animales que miden aproximadamente 20-25 nm de diámetro y que están formados por la proteína tubulina. Los microtúbulos forman las fibras del huso de las células en división, funcionan como elementos esqueléticos celulares en algunos protozoos y constituyen los elementos más importantes de los cilios, flagelos y centríolos (fig. 3-18). Los **centríolos** aparecen en algunas células animales y tienen una estructura semejante a la de los cilios y flagelos. Antes se pensaba que eran básicos en la formación del huso en la mitosis, pero actualmente no parece que sea así. Sólo destacan en las células mitóticas y parece que actúan de algún modo en la mitosis.

Los **microfilamentos** son más pequeños que los microtúbulos, con un diámetro de 4-7 nm. Desde el punto de vista bioquímico están formados por moléculas de proteínas semejantes a las que constituyen los elementos contráctiles del músculo (párrafo 4-11). Parece ser que los microfilamentos tienen una gran importancia a la hora de proporcionar fuerza motriz para la contracción muscular, el movimiento ameboide y posiblemente el transporte intracelular.

El ciclo celular

Como todos los organismos, las células tienen también un ciclo. Nacen, viven un tiempo y se reproducen. Este ciclo puede dividirse cómodamente en dos partes: un período de crecimiento y de preparación para la reproducción llamado interfase y un período reproductivo llamado mitosis. El crecimiento en los organismos pluricelulares se da principalmente por división celular. Las células se multiplican sobre todo por **mitosis,** un proceso bastante complejo que implica, importantemente, una división por igual de la cromatina nuclear en cuanto a clase y cantidad (figs. 3-10, 3-11). La división celular mediante la mitosis es común a todos los animales y a todas las plantas. La mitosis es activa durante el desarrollo embrionario, en el crecimiento, en la curación de heridas y en la sustitución de la cubierta del cuerpo durante la muda. También es el proceso implicado en los crecimientos malignos (tumores, cáncer).

3-9 Interfase

Como se observa en las células vivas, el ciclo celular es un proceso dinámico continuo en el que la mitosis constituye el acontecimiento más dramático y también el que representa el menor espacio de tiempo dentro del ciclo celular completo (fig. 3-8). La parte más larga del ciclo es la **interfase,** el período entre el final de una mitosis (telofase) y el principio de otra (profase). Una serie de acontecimientos tienen lugar durante la interfase, siendo el más significativo el de la replicación del material genético (DNA). Los recientes estudios citoquímicos han mostrado que este período interfásico puede dividirse en tres partes. La primera, denominada **fase G_1**, ocurre inmediatamente después del final de la división mitótica anterior (fig. 3-8). Esta primera fase es la más lar-

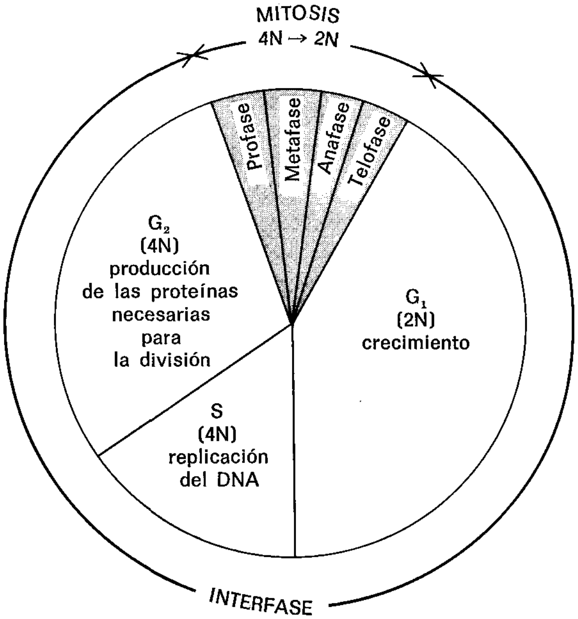


Fig. 3-8 El ciclo celular (esquema) mostrando la duración relativa de cada fase. 2N, contenido normal de DNA; 4N, contenido doble de DNA.

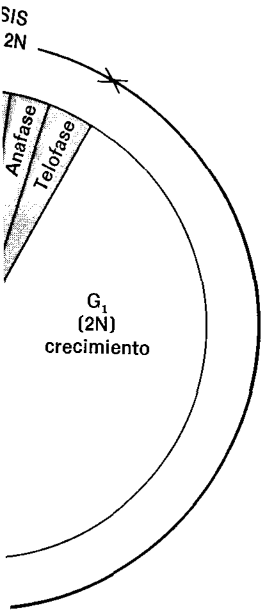
ga de los tr
rizada por e
temente forr
cambios quí
gún modo p
La duración
del tipo de
de durar un
Inmediata
fase S. Es e
replicación
do se acab
esta fase de
nal de la sín
tosis activa
fase G_2 de
S y G_2 es
célula, pero
y se miden
G_2 se prod
la división
fase si se
síntesis del
del ciclo in
muchos y g
célula que
acontecimie
nar las célu
fases más t
la fusión de
fase G_1 ha
mar DNA
sencia de a
de la fase S
G_1 y que g
modo, la fu
lulas en mi
matura con
Un acont
gar con la
lado hasta
cada extren
pararse los
aparecer irr
en la que
microtúbulo
en cada po

3-10 Mitos

La función
te la célul

3-10, 3-11). La división
es común a todos los
as. La mitosis es activa
nario, en el crecimien-
las y en la sustitución
lurante la muda. Tam-
do en los crecimientos

lulas vivas, el ciclo ce-
co continuo en el que
ontecimiento más dra-
epresenta el menor es-
ciclo celular completo
ga del ciclo es la **in-**
final de una mitosis
e otra (profase). Una
enen lugar durante la
nificativo el de la re-
co (DNA). Los recien-
an mostrado que este
ividirse en tres partes.
se G_1, ocurre inmedia-
le la división mitótica
era fase es la más lar-



a) mostrando la duración
iido normal de DNA; 4N,

---

ga de los tres períodos interfásicos y está caracterizada por el crecimiento. Las células hijas recientemente formadas aumentan de tamaño y sufren cambios químicos internos que la preparan de algún modo para la replicación del DNA (pár. 2-20). La duración de la fase G_1 es variable, y depende del tipo de célula y de su nivel de nutrición. Puede durar unas pocas horas o algunos días.

Inmediatamente después de la fase G_1, viene la **fase S.** Es en este período cuando tiene lugar la replicación o síntesis del DNA en la célula. Cuando se acaba la replicación, se completa también esta fase del ciclo celular. El período entre el final de la síntesis del DNA y el comienzo de la mitosis activa (profase) constituye la fase final o **fase G_2** de la interfase. La duración de las fases S y G_2 es también variable y depende de la célula, pero ambas son más cortas que la fase G_1 y se miden generalmente en horas. Durante la fase G_2 se producen ciertas proteínas necesarias para la división celular, y la mitosis se detiene en esta fase si se para la síntesis proteínica. Aunque la síntesis del DNA es el acontecimiento más obvio del ciclo interfásico, existen indudablemente otros muchos y grandes cambios químicos internos en la célula que marcan el inicio o el cese de ciertos acontecimientos. Esto puede demostrarse al fusionar las células de una fase con células de otras fases más tempranas o tardías. Así, por ejemplo, la fusión de células de la fase S con células de la fase G_1 hace que estas últimas comiencen a formar DNA antes de lo normal. Esto sugiere la presencia de algún disparador químico en las células de la fase S que no se encuentra en las de la fase G_1 y que generalmente desconocemos. Del mismo modo, la fusión de células de la fase G_2 con células en mitosis activa da como resultado la prematura condensación de los cromosomas.

Un acontecimiento final de la interfase tiene lugar con la replicación de los centríolos y su traslado hasta una posición en la que hay un par en cada extremo del núcleo. Simultáneamente, al separarse los centríolos, los microtúbulos empiezan a aparecer irradiando del centro, o **centrosoma,** área en la que se encuentran los dos centríolos. Estos microtúbulos formarán el huso, con los centríolos en cada polo.

3-10 Mitosis

La función de la mitosis es la de dividir físicamente la célula en dos células hijas y asegurar que cada una tenga el mismo complemento de material genético (DNA). Como con la interfase, la mitosis también se subdivide en fases separadas (fig. 3-8). Mientras que en la interfase la mayor parte de los cambios son cambios químicos internos que no se manifiestan en el aspecto de las células o de sus orgánulos (exceptuando el tamaño), los cambios asociados con la mitosis afectan a los orgánulos celulares y están marcados por unos cambios morfológicos determinados.

La **profase** es el estadio inicial de la mitosis (figura 3-10). Está marcada por la condensación de los gránulos de cromatina, que se tiñen de oscuro, del núcleo en filamentos largos y visibles denominados cromosomas. Cada filamento consta de dos subunidades entrelazadas, paralelas y longitudinales llamadas **cromátidas.** Durante el transcurso de la profase, estos cromosomas continúan condensándose en unidades más cortas y gruesas. A medida que se van acortando y engrosando, se va haciendo visible en cada uno de ellos un área pequeña, menos condensada y más clara denominada **centrómero** (cinetocoro) (fig. 3-9). Los nucléolos se disipan, el material se asocia con ciertos cromosomas y la envoltura nuclear se descompone liberando a los cromosomas. Antes de la descomposición de la envoltura nuclear, se ha completado ya la formación del **huso** en la región del núcleo. El huso es una estructura que consta de haces de microtúbulos derivados de la proteína tubulina. Un grupo de microtúbulos va de un polo a otro del huso, mientras que el otro sale de un polo para unirse a cada cromosoma por el centrómero. De este modo, la desintegración de la envoltura nuclear sitúa a los cromosomas en el huso, en el cual cada uno está unido a una fibra del huso.

El siguiente estadio de la mitosis se denomina **metafase.** Aquí, los cromosomas se alinean a medio camino entre los dos polos del huso, de modo que se encuentran en un plano llamado **placa ecuatorial.** En este estadio los cromosomas han alcanzado su grosor máximo.

En el siguiente estadio, o **anafase,** los dobles cromosomas alineados empiezan a separarse. Las cromátidas hermanas se separan en las fibras del huso y se dirigen hacia polos opuestos (fig. 3-10). El material genético de los cromosomas, que fue duplicado durante la fase S de la interfase, queda ahora reducido a la mitad, de modo que cada célula hija tiene el mismo complemento de DNA que la célula de la fase G_1.

La última fase, **telofase,** comienza cuando los grupos de cromosomas hijos terminan su movi-

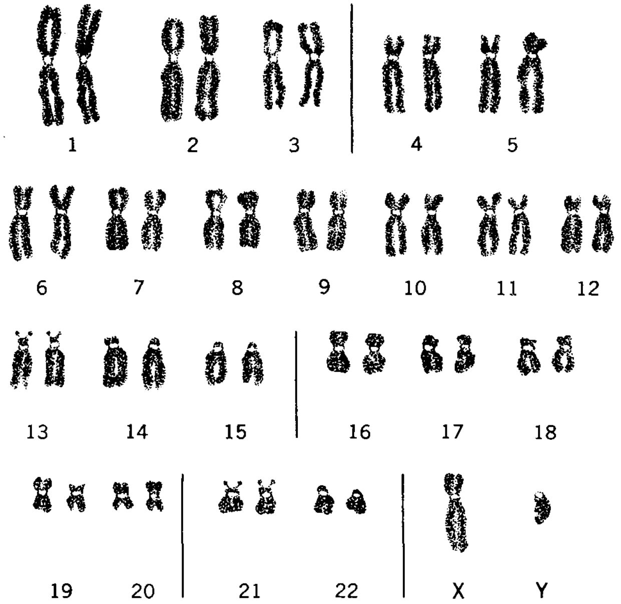

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
X
Y

Fig. 3-9 Los cromosomas humanos agrupados según su tamaño, posición en el centrómero (anillo blanco) y posesión de satélites. Autosomas (1-22) y cromosomas sexuales (X, Y). Cada cromosoma aparece distintamente doble debido a haber sido tratado con colquicina. (Macho, diploide, metafase, x 3000.) *(Según Tjio y Puck, 1958, Proc. Natl. Acad. Sci.)*

miento polar y los centrómeros llegan hasta los polos del huso. Una nueva envoltura nuclear se forma y rodea a cada grupo de cromosomas hijos; se forma un nuevo nucléolo. Finalmente, el cuerpo celular original se divide formando una nueva membrana entre los dos grupos de cromosomas hijos; este proceso se denomina **citoquinesis.** El huso se desintegra y la mitosis concluye.

La duración de un ciclo mitótico completo depende de la especie de animal, la edad del individuo, el tejido de que se trate, la temperatura, etc. En la segmentación de *Drosophila* se ha determinado el tiempo total de la mitosis en 9 minutos, y en las células mesenquimatosas del pollo en 67 a 205 minutos. En ambos casos la fase más larga es la profase.

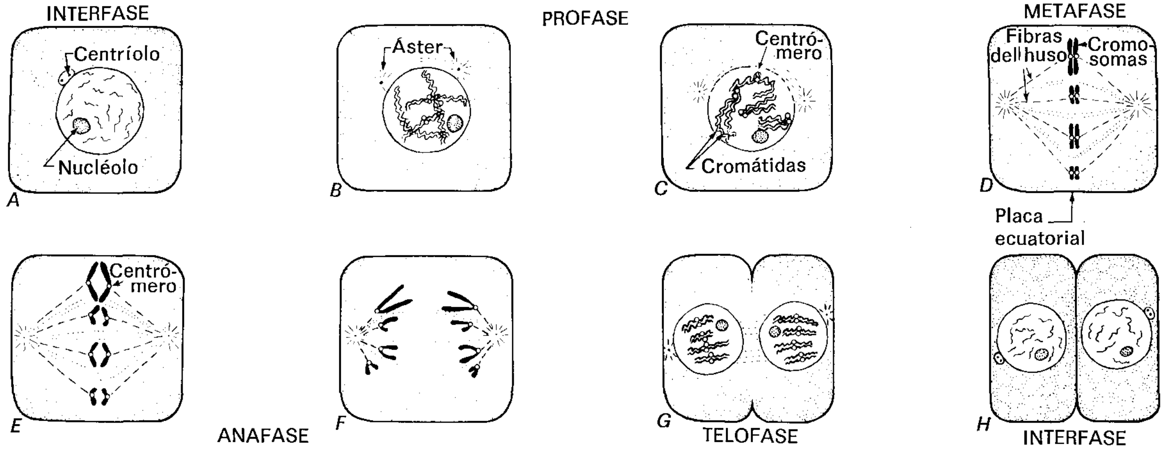

INTERFASE
Centríolo
Nucléolo
A
PROFASE
Áster
B
Centró-mero
Cromátidas
C
METAFASE
Fibras del huso
Cromosomas
D
Placa ecuatorial
Centró-mero
E
ANAFASE
F
G
TELOFASE
H
INTERFASE

Fig. 3-10 Mitosis: División de las substancias nucleares y citoplasmáticas de una célula en dos (dibujo esquemático).

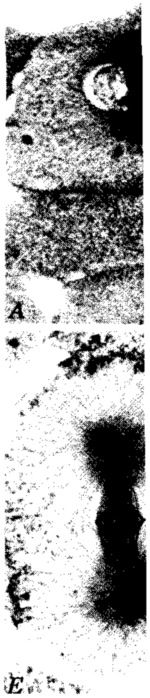


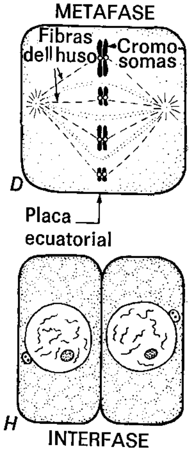
Fig. 3-11
centrosorr
METAFASI
en dos. A
centrosom
cromosom
ellas. *(Mi*

3-11 Significado d

La duplicación de
seguida por la mitc
recibe exactamente
material genético q
tiene un gran sigr
cesión continua de
proceso de crecimiei
ran el material gené
una estuviera organ
cimiento y la difei
órganos en los anii
no se habría efecti
caos. La mitosis e
rrafo 10-5) porque,
tico del progenitor
célula hija. Tal div
tiene lugar en el te

ómero (anillo
Cada cromo-
cho, diploide,

nitótico completo de-
ial, la edad del indi-
e, la temperatura, etc.
ophila se ha determi-
itosis en 9 minutos, y
as del pollo en 67 a
os la fase más larga



lula en dos

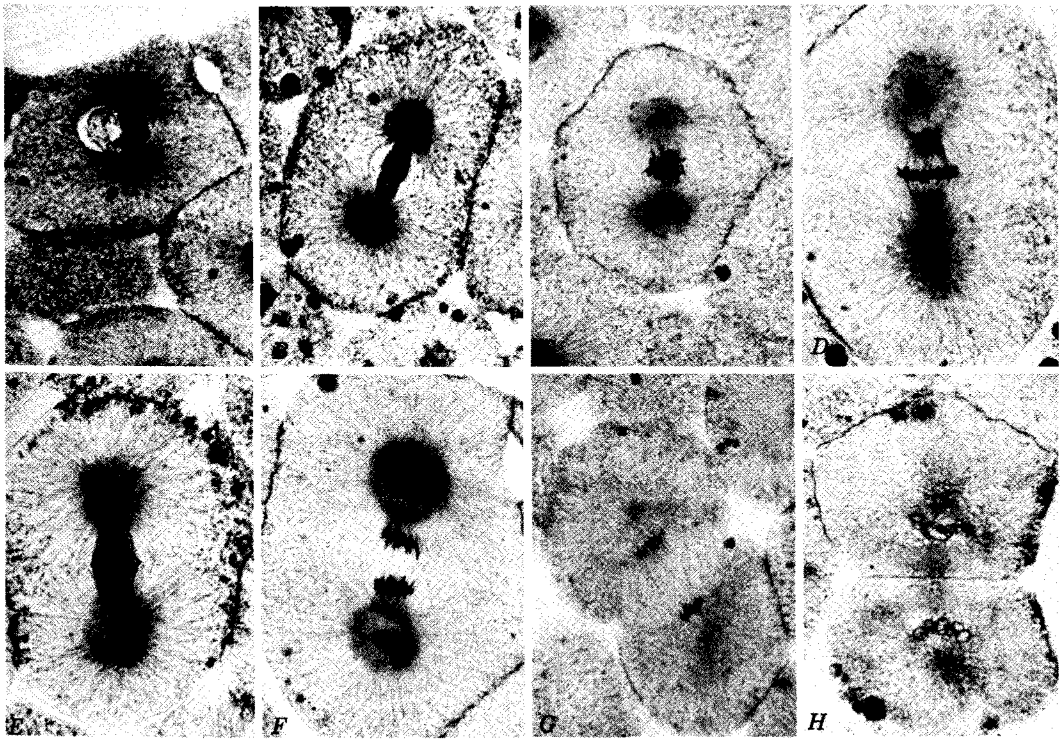


Fig. 3-11 Mitosis en un huevo (blástula) de pez. PROFASE. *A.* Se divide el centrosoma, *B, C.* Los centrosomas en polos opuestos. Los cromosomas aparecen y desaparece la membrana nuclear. METAFASE. *D, E.* Los cromosomas se centran en el ecuador del huso, y *(E)* cada uno se divide en dos. ANAFASE. *F, G.* Los cromosomas se desplazan hacia los polos, el huso se alarga y los centrosomas son menos evidentes. TELOFASE. *H.* Se forma la membrana nuclear alrededor de los cromosomas; el citoplasma de las dos células está separado por la membrana que se forma entre ellas. *(Microfotografías por el Dr. Hans Ris.)* Compárese con la fig. 3-10.

3-11 Significado de la mitosis

La duplicación de la cromatina en la interfase, seguida por la mitosis, en la que cada célula hija recibe exactamente la misma clase y cantidad de material genético que la de la célula progenitora, tiene un gran significado porque asegura la sucesión continua de células idénticas. Si, durante el proceso de crecimiento, las células sucesivas recibieran el material genético al azar de modo que cada una estuviera organizada de modo diferente, el crecimiento y la diferenciación celular en tejidos y órganos en los animales metazoos (pluricelulares) no se habría efectuado y se habría originado el caos. La mitosis es diferente de la **meiosis** (párrafo 10-5) porque, en la meiosis, el material genético del progenitor se reduce a la mitad en cada célula hija. Tal división del material genético sólo tiene lugar en el tejido reproductivo.

3-12 Amitosis

La división directa del núcleo, la amitosis, tiene lugar en algunas células, incluyendo ciertos ciliados y suctores. El núcleo se separa en dos partes, sin formación de huso ni de cromosomas. En los animales superiores se han descrito muchos casos de división amitótica en condiciones patológicas.

Tejidos

Las diferentes partes de los animales pluricelulares están formados por distintas clases de células. Las de estructura y función semejantes se disponen en grupos o capas llamados **tejidos;** por ello los animales pluricelulares (METAZOOS) son «animales con tejidos». En cada tejido las células son esencialmente iguales, tienen un tamaño, forma y disposición característicos y están especializadas o diferenciadas, tanto estructural como fisiológicamente, para realizar alguna función particular como la protección, la digestión o la contracción, o sea que entre los diferentes tejidos existe una división del trabajo. La **histología,** o anatomía microscópica, estudia la estructura y disposición de los tejidos en los órganos, en contraposición a la anatomía macroscópica, que estudia los órganos y sistemas de órganos por disección (fig. 3-12).

En los animales pluricelulares pueden distinguirse células: 1) **somáticas** o **células del cuerpo** (y sus productos), que constituyen el individuo animal durante la vida, y 2) **células germinativas,** cuya única función es la reproducción y perpetuación de la especie (cap. 10). Existen cuatro grupos principales de tejidos somáticos: 1) epitelial o de revestimiento; 2) conjuntivo o de sostén; 3) vascular o circulatorio; 4) muscular o contráctil, y 5) nervioso.

3-13 Tejidos epiteliales

Recubren el cuerpo por dentro y por fuera, como, por ejemplo, en la piel y en el revestimiento del tubo digestivo (fig. 3-13). Las células forman un tejido compacto, están unidas entre sí por un cemento intercelular, y a menudo están sostenidas por debajo por una membrana basal. Estructuralmente, las células pueden ser: 1) escamosas o planas; 2) cúbicas; 3) columnares; 4) ciliadas y 5) flageladas. El tejido puede ser: 6) sencillo, con una sola capa de células, o 7) estratificado, con varias capas. Un caso especial es el tejido pseudoestratificado: los núcleos se encuentran en dos o más niveles, apareciendo así estratificados, pero todas las células están unidas a la membrana basal (fig. 3-13). Por su función, los tejidos epiteliales pueden ser protectores, glandulares (secretores), sensoriales o pueden estar implicados en la absorción.

El epitelio escamoso sencillo está formado por células planas y delgadas, dispuestas como los la-

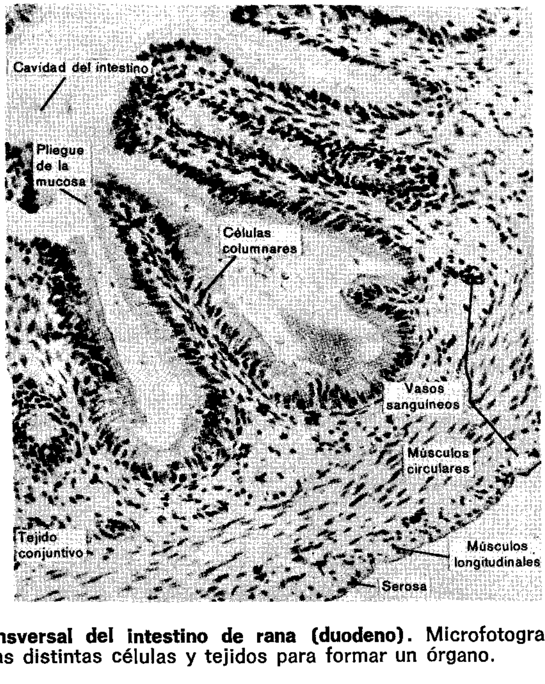


Fig. 3-12 Corte transversal del intestino de rana (duodeno). Microfotografía en la que se ve cómo se combinan las distintas células y tejidos para formar un órgano.

ıtro y por fuera, como,
en el revestimiento del
Las células forman un
das entre sí por un ce-
enudo están sostenidas
rana basal. Estructural-
er: 1) escamosas o pla-
mnares; 4) ciliadas y
de ser: 6) sencillo, con
o 7) estratificado, con
cial es el tejido pseudo-
e encuentran en dos o
así estratificados, pero
das a la membrana ba-
ón, los tejidos epitelia-
glandulares (secretores),
implicados en la absor-

cillo está formado por
dispuestas como los la-

la que se ve

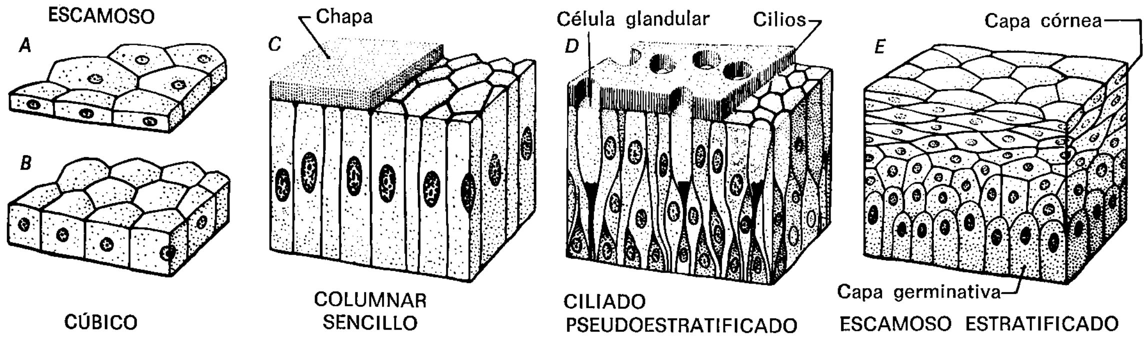


Fig. 3-13 Tipos de tejidos epiteliales.

drillos en el suelo; estas células forman el peritoneo que tapiza la cavidad del cuerpo y el endotelio que tapiza la superficie interna de los vasos sanguíneos en los vertebrados. El epitelio escamoso estratificado forma las capas externas de la piel en el hombre (fig. 4-1) y tapiza la boca y la parte anterior de las fosas nasales. El epitelio cúbico, con células cúbicas, se halla en las glándulas salivales, en los conductillos renales y en la glándula tiroides. El epitelio columnar está formado por células más altas que anchas, con sus lados largos adyacentes; este tipo tapiza el estómago y el intestino de los vertebrados.

Las **células ciliadas** poseen en su superficie externa numerosos procesos cortos, parecidos a pelos, llamados **cilios** (fig. 3-18). Se mueven en una dirección, haciéndolo sincrónicamente los adyacentes, de manera que empujan a las pequeñas partículas que se hallan en su superficie. El epitelio cúbico ciliado tapiza los espermiductos de las lombrices de tierra y de otros animales, y el epitelio columnar ciliado tapiza el intestino de las lombrices de tierra y los conductos respiratorios (tráquea, etc.) de los vertebrados terrestres. Los embriones y las larvas jóvenes de muchos animales acuáticos están recubiertos de células ciliadas gracias a las cuales pueden nadar. Las **células flageladas** poseen una o pocas prolongaciones citoplasmáticas en forma de látigo, los **flagelos,** en su superficie externa; estas células tapizan las cavidades digestivas de la hidra y de las esponjas.

El **epitelio protector** protege a los animales de las lesiones externas y de las infecciones. Es uniestratificado en muchos invertebrados y pluriestratificado en los vertebrados terrestres. En este último caso, el estrato basal de células columnares (estrato germinativo) produce estratos sucesivos de células, por mitosis; éstos se van desplazando hacia fuera, se aplanan y pierden su consistencia blanda, cornificándose cuando llegan a la superficie (fig. 3-13*E*). El epitelio de la lombriz de tierra segrega una delgada **cutícula** homogénea en toda su superficie externa y la cubierta quitinosa externa de los artrópodos se produce de una manera similar. Las uñas, garras, pelos y plumas son producidos por grupos especiales de células epiteliales.

El **epitelio glandular** (fig. 3-14) está especializado en la producción de secreciones útiles para el animal. En la piel de las lombrices de tierra y en el epitelio intestinal de los vertebrados existen cé-

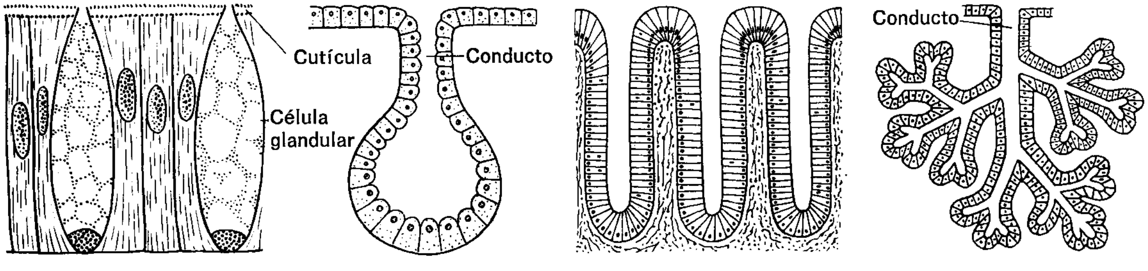

Cutícula
Célula glandular
Conducto
Conducto
UNICELULAR (lombriz de tierra)
ALVEOLAR (piel de la rana)
TUBULAR (intestino humano)
ALVEOLAR COMPUESTO (glándula salival)

Fig. 3-14 Tipos de tejidos glandulares.

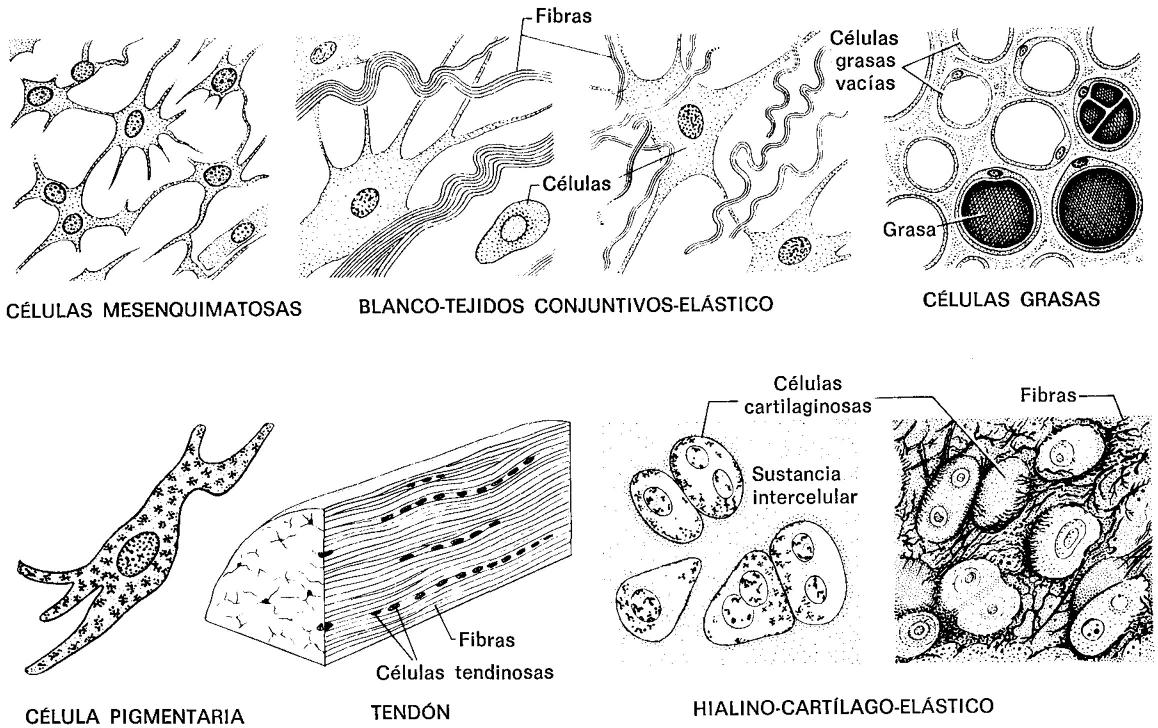


Fig. 3-15 Tipos de tejidos de sostén.

lulas glandulares columnares (células caliciformes) que segregan moco. Las glándulas salivales y sebáceas pluricelulares del hombre y de varios mamíferos están tapizadas por células cúbicas. Las secreciones pueden ser pegajosas (moco) o acuosas (suero).

Las células epiteliales especializadas en la recepción de ciertos estímulos exteriores se denominan **células sensitivas.** Son ejemplos de ellas las de la epidermis de la lombriz de tierra (fig. 22-2) y las de la lengua y de los conductos nasales del hombre (figs. 9-12 y 9-13).

3-14 Tejido conjuntivo y de sostén

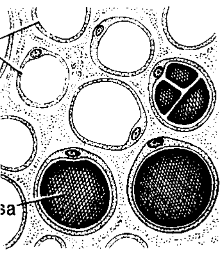
Sirven para unir los demás tejidos y órganos y para sostener el cuerpo. Derivan de las células del mesénquima embrionario, en las que se forman delicadas prolongaciones protoplasmáticas. Los tejidos de este grupo se diversifican luego en su forma; algunos producen fibras y otras substancias intercelulares, de manera que las células propiamente dichas son poco visibles. Los tejidos de sostén pueden clasificarse en reticular, fibroso y adiposo, además de cartilaginoso, óseo y pigmentario (fig. 3-15).

El **tejido reticular** es una armazón de células reticulares estrelladas y de una abundante red de finas fibras reticulares que ellas secretan. Este tejido constituye la armazón de las glándulas linfáticas, de la medula roja de los huesos, del bazo y otros órganos. En el **tejido conjuntivo fibroso** las células están esparcidas, son redondeadas o ramificadas y los espacios intercelulares están ocupados por delicadas fibras. Están presentes dos grandes tipos de células: los **fibroblastos,** que producen fibras, y los **macrófagos,** que son fagocitos protectores. Las **fibras blancas** (colágenas) están formadas por numerosas fibrillas paralelas, de color pálido y a menudo onduladas, que forman haces que se cruzan o entrelazan y que a menudo se ramifican; se hallan comúnmente en los tendones y alrededor de los músculos y nervios. Las **fibras elásticas** son de contornos definidos y rectas, curvadas o ramificadas; unen la piel a los músculos subyacentes, conectan entre sí a muchos órganos y tejidos, y se hallan en los pulmones, las paredes de los grandes vasos sanguíneos y en otras partes. En las paredes del intestino y en la parte profunda

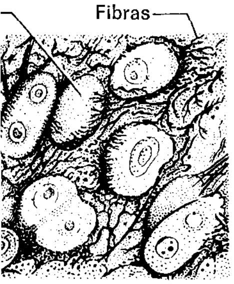
---

(dermis) de la pie
bas clases de fibr
las células son re
paredes delgadas
contienen gotitas
grandes glóbulos.
raciones microscó
ta, quedando sol
tornos celulares.
Los cartílagos e
cia intercelular (m
drina), secretada
cartilaginosas red
dentro de él y qu
do pericondrio fi
color blanco azul
to con el micros
una significativa
muy finas (10-20

Fig. 3-1
longitu
Havers



CÉLULAS GRASAS



ÁSTICO

so, óseo y pigmentario

armazón de células re-
na abundante red de
llas secretan. Este te-
de las glándulas linfá-
los huesos, del bazo y
conjuntivo fibroso las
redondeadas o ramifi-
ulares están ocupados
presentes dos grandes
lastos, que producen
son fagocitos protec-
lágenas) están forma-
paralelas, de color pá-
que forman haces que
e a menudo se ramifi-
en los tendones y al-
ervios. Las **fibras elás-**
dos y rectas, curvadas
a los músculos sub-
a muchos órganos y
lmones, las paredes de
y en otras partes. En
en la parte profunda

(dermis) de la piel de los vertebrados existen ambas clases de fibras. En el **tejido adiposo** o **graso** las células son redondeadas o poligonales, con las paredes delgadas y el núcleo situado en un lado; contienen gotitas de grasa que pueden formar grandes glóbulos. En las secciones de las preparaciones microscópicas la grasa suele estar disuelta, quedando solamente la armazón de los contornos celulares.

Los **cartílagos** están formados por una substancia intercelular (matriz) resistente pero elástica (condrina), secretada por pequeños grupos de células cartilaginosas redondeadas que quedan embebidas dentro de él y que están recubiertas por un delgado pericondrio fibroso. El **cartílago hialino** es de color blanco azulado, translúcido y homogéneo visto con el microscopio óptico. Tiene, sin embargo, una significativa proporción de fibras de colágeno muy finas (10-20 nm de diámetro) embutidas en la abundante substancia intercelular; cubre las superficies articulares y los extremos de las costillas y se halla en la nariz y en los anillos de la tráquea. Es el esqueleto cartilaginoso en los embriones de todos los vertebrados y en los tiburones y rayas adultos. Puede impregnarse de sales calcáreas, pero no se convierte en hueso. El **cartílago elástico** contiene algunas fibras amarillas y se halla en el oído externo de los mamíferos y en las trompas de Eustaquio. El **cartílago fibroso** es el más resistente; contiene numerosas fibras, pocas células y menos substancia intercelular. Se presenta en los discos intervertebrales de los mamíferos, en la sínfisis púbica y en las articulaciones sujetas a fuertes presiones.

El verdadero **hueso** o **tejido óseo,** se encuentra sólo en el esqueleto de los peces óseos y de los vertebrados terrestres (fig. 3-16); es diferente del esqueleto calcáreo de los invertebrados. El hueso

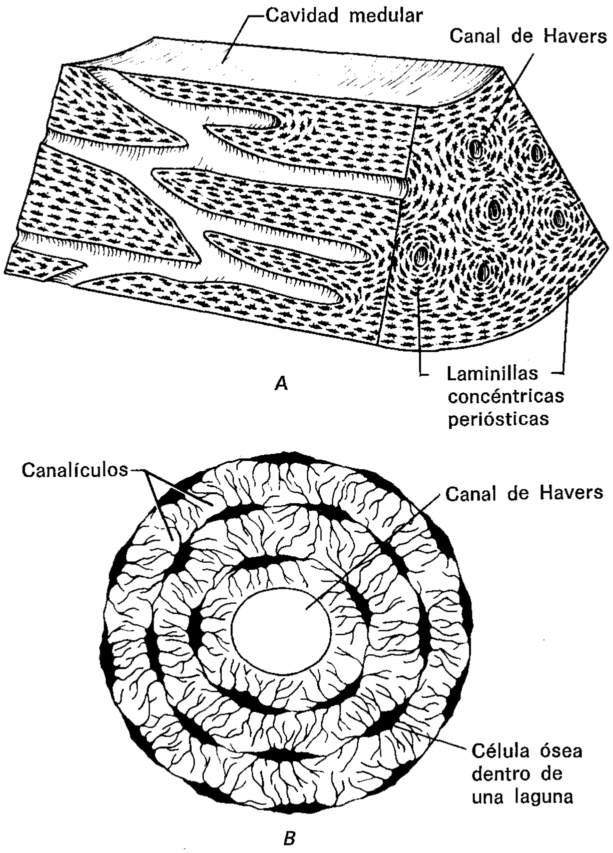

Cavidad medular
Canal de Havers
A
Laminillas concéntricas periósticas
Canalículos
Canal de Havers
Célula ósea dentro de una laguna
B

Fig. 3-16 Estructura del hueso (aumentada y esquemática). *A.* Parte de un hueso largo en sección longitudinal y en sección transversal. *B.* Tres laminillas concéntricas alrededor de un canal de Havers, visto en sección transversal delgada. Compárese con la fig. 4-3.

es una densa substancia intercelular orgánica (principalmente colágena) con depósitos de substancia mineral, sobre todo hidroxiapatito cálcico $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$. Los huesos pueden formarse o bien para substituir a cartílagos preexistentes (huesos de cartílago) o bien como evolución de células embrionarias mesenquimáticas (huesos de membrana). Ambos tipos los originan **células óseas** (osteoblastos), que posteriormente madurarán convirtiéndose en osteocitos. Las células se van separando pero conservan muchas y pequeñas conexiones citoplasmáticas entre sí y con los vasos sanguíneos. Por tanto, el hueso es un tejido vivo que puede ser reabsorbido parcialmente o cambiar de composición. Durante la vida de un animal va aumentando gradualmente la proporción de substancia mineral y decrece la orgánica, por lo que los huesos son elásticos en la juventud y quebradizos en la vejez.

Los huesos (fig. 4-3) están rodeados por un delgado **periostio** fibroso en el cual se insertan los músculos y los tendones. Dentro del periostio existen células óseas que sirven para el crecimiento y para la regeneración del tejido. La substancia mineral se deposita en delgados estratos o **láminas.** Las de debajo del periostio son paralelas a la superficie. Dentro, sólo en los huesos largos, existen numerosas y pequeñas **láminas concéntricas** tubulares, que forman los **sistemas de Havers,** cilíndricos. La pared de cada uno de estos sistemas está formada por numerosas láminas y una cavidad central, el **conducto de Havers.** Los sistemas son principalmente longitudinales, pero existen también conductos transversales que permiten el paso de vasos sanguíneos y nervios desde el periostio a la cavidad medular del interior del hueso. Las células óseas ocupan pequeños espacios o **lagunas,** que quedan entre las láminas; dichos espacios se comunican entre sí mediante pequeños conductos radiales (canalículos) ocupados por prolongaciones citoplasmáticas. En el interior de los huesos planos, como los del cráneo, y en los extremos de los huesos largos, no existen sistemas regulares y la estructura es más esponjosa. Las secciones macroscópicas obtenidas aserrando un hueso muestran que las fibras óseas están dispuestas como los arbotantes de un arco, para resistir las presiones del exterior. Las secciones microscópicas muestran las lagunas y los canalículos, que entonces se llenan de aire y aparecen negros por refracción. La cavidad central de un hueso largo está llena de **medula amarilla,** blanda y esponjosa (que contiene mucha grasa); los extremos y el interior de otros huesos contienen **medula roja,** donde se producen glóbulos rojos.

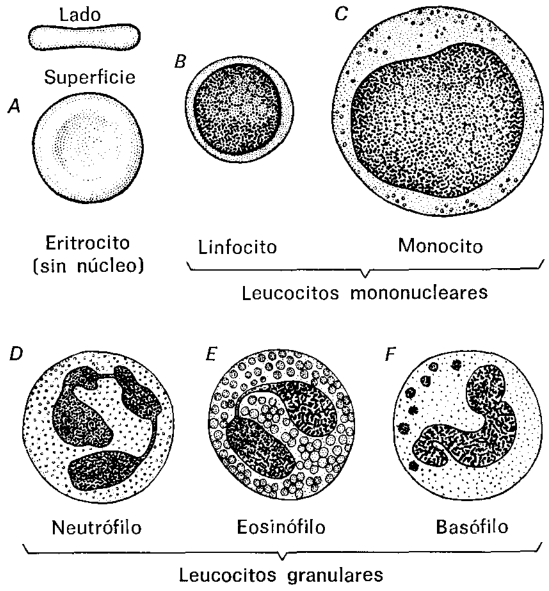


Fig. 3-17 Células de la sangre humana. Eritrocito de unas 7,5 μm de diámetro. Los núcleos de los leucocitos son oscuros (tabla 6-1).

3-15 Tejidos vasculares o circulatorios

La sangre y la linfa, que sirven para el transporte y distribución de las materias dentro del cuerpo, están constituidas por un **plasma** líquido que contiene células libres o **corpúsculos** (fig. 3-17 y tabla 6-1). Los **glóbulos blancos,** o **leucocitos,** que son incoloros, están presentes en todos los animales que tienen líquidos orgánicos. Se conocen diferentes tipos de leucocitos (fig. 3-17). Los **neutrófilos** son fagocitos activos que se encargan de la «vigilancia» del cuerpo, englobando las bacterias y otras materias extrañas. Los **linfocitos** se encargan también de la defensa, pero no como los fagocitos, sino a través de sus relaciones íntimas con las respuestas inmunes del animal. Algunos pueden transformarse en células especiales productoras de anticuerpos y sintetizar gamma globulinas. Los **monocitos** pueden abandonar el sistema circulatorio y convertirse en fagocitos en los tejidos. Se sabe muy poco acerca del papel que desempeñan los **eosinófilos** y **basófilos,** pero parecen estar implicados en la respuesta inmune del animal. La sangre de los vertebrados contiene también **glóbulos rojos,** o **eri-**

---

trocitos, coloreac
un pigmento que
geno. Los glóbul
de núcleo, son l
dos, pero en otr
convexos y ovala
la mayor parte c
rrente circulatori
pero en algunos
rojo debido a lo
(hemocianina, he

3-16 Tejidos m

Las proteínas cc
el reino animal
posibilitan el n
músculos e inclu
la mitosis. Pare
el movimiento a
se encuentran en
citos de las esp
las hidras (caps.
para la locomoc
nóforos, rotíferc
las larvas de m
encuentran en l
ronídeos, braqu
y ciertos cnidar
las estrellas de
luscos. Tapizan
rio y digestivo
los moluscos y
tivo (endostilo)
órganos excreto
En el micros
lios y los flage
Ambos constan
cillas», una pla
ra 3-18). Los ta
rodeados por n
brana que se cc
a los filamentos
(*Euglena*, etc.)
gonemas).
En la mayorí
son producidos
gadas (fig. 3-18
miofibrillas. Al
traen, aproxima
serto el múscul
En los músc

os **sistemas de Havers,**
da uno de estos siste-
nerosas láminas y una
o de Havers. Los sis-
ngitudinales, pero exis-
sversales que permiten
os y nervios desde el
dular del interior del
cupan pequeños espa-
entre las láminas; di-
entre sí mediante pe-
(canalículos) ocupados
náticas. En el interior
os del cráneo, y en los
os, no existen sistemas
nás esponjosa. Las sec-
das aserrando un hue-
óseas están dispuestas
arco, para resistir las
ecciones microscópicas
analículos, que enton-
cen negros por refrac-
un hueso largo está
anda y esponjosa (que
extremos y el interior
nedula roja, donde se

circulatorios

ven para el transporte
as dentro del cuerpo,
sma líquido que con-
ulos (fig. 3-17 y tabla
o **leucocitos,** que son
n todos los animales
s. Se conocen diferen-
3-17). Los **neutrófilos**
encargan de la «vigi-
o las bacterias y otras
itos se encargan tam-
como los fagocitos, si-
s íntimas con las res-
Algunos pueden trans-
s productoras de anti-
globulinas. Los **mono-**
istema circulatorio y
s tejidos. Se sabe muy
sempeñan los **eosinó-**
n estar implicados en
nal. La sangre de los
glóbulos rojos, o **eri-**

---

trocitos, coloreados de rojo por la **hemoglobina,** un pigmento que sirve para el transporte del oxígeno. Los glóbulos rojos de los mamíferos carecen de núcleo, son bicóncavos y generalmente redondos, pero en otros vertebrados son nucleados, biconvexos y ovalados. El plasma líquido transporta la mayor parte de las materias existentes en el torrente circulatorio; en los vertebrados es incoloro, pero en algunos invertebrados tiene color azul o rojo debido a los pigmentos respiratorios disueltos (hemocianina, hemoglobina, etcétera).

3-16 Tejidos musculares o contráctiles

Las proteínas contráctiles están presentes en todo el reino animal. En forma de fibrillas delgadas posibilitan el movimiento de los cilios, flagelos, músculos e incluso el de los cromosomas durante la mitosis. Parecen estar implicados también en el movimiento ameboide (pár. 15-4). Los **flagelos** se encuentran en algunos protozoos, en los coanocitos de las esponjas y en las células internas de las hidras (caps. 15-17). Los **cilios** externos sirven para la locomoción de los protozoos ciliados, ctenóforos, rotíferos, gastrotricos, gusanos planos y las larvas de muchos invertebrados. Los cilios se encuentran en los tentáculos de los briozoos, foronídeos, braquiópodos, algunos gusanos marinos y ciertos cnidarios, y también en la superficie de las estrellas de mar y en las branquias de los moluscos. Tapizan partes de los conductos respiratorio y digestivo de los vertebrados, el intestino de los moluscos y lombrices de tierra, el surco digestivo (endostilo) de los cordados inferiores y los órganos excretores de muchos invertebrados.

En el microscopio electrónico se ve que los cilios y los flagelos tienen una estructura similar. Ambos constan de un cuerpo basal con o sin «raicillas», una placa basal y un tallo principal (figura 3-18). Los tallos tienen dos filamentos centrales rodeados por nueve filamentos dobles. Una membrana que se continúa con la de la célula encierra a los filamentos. Los flagelos de algunos protozoos (*Euglena,* etc.) tienen finas ramificaciones (mastigonemas).

En la mayoría de los animales, los movimientos son producidos por **células musculares** largas y delgadas (fig. 3-18) que contienen pequeñas fibras o miofibrillas. Al ser estimuladas, se acortan o contraen, aproximando así las partes en que está inserto el músculo.

En los **músculos estriados** las fibrillas poseen bandas transversales alternativamente claras y oscuras de diferente estructura (fig. 4-11), que dan a la célula un aspecto estriado; las bandas oscuras se acortan y ensanchan con la contracción. Las células son cilíndricas, escasamente de unas 50 µm de diámetro, pero algunas miden 2,5 cm o más de longitud. Cada célula está rodeada por una delicada membrana (sarcolema) y posee varios o muchos núcleos alargados. En los vertebrados, las células musculares estriadas se reúnen en haces rodeados por vainas de tejido conjuntivo y forman **músculos** de varias formas. Estas vainas se unen al periostio de los huesos o se reúnen para formar tendones, mediante los cuales los músculos se insertan en el esqueleto (fig. 4-3). La contracción simultánea de muchas fibras produce el acortamiento y engrosamiento de un músculo, como puede verse fácilmente en el bíceps del brazo. Los músculos estriados, por insertarse en el esqueleto en los vertebrados, se denominan **músculos esqueléticos,** y

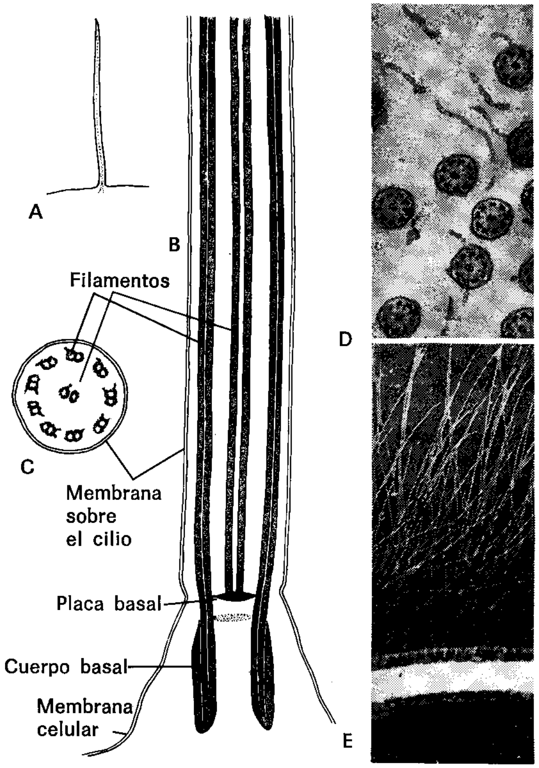
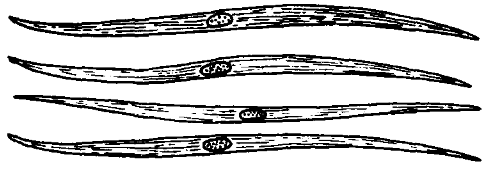
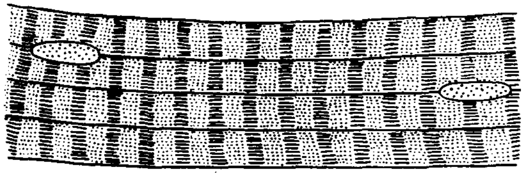


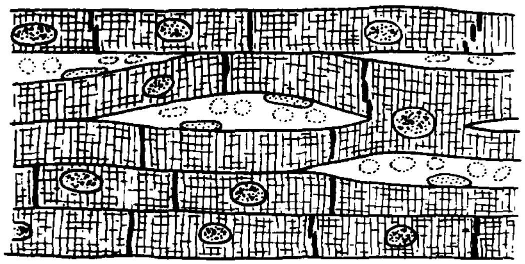
Fig. 3-18 Estructura de los cilios *(Paramecium)* **y flagelos** *(Euglena). A.* Cilio entero. *B.* Sección longitudinal. *C.* Sección transversal. Micrografías electrónicas. *D.* Sección transversal de los cilios, x 19 600. *E.* Parte de un flagelo; eje (blanco, abajo) y mastigonemas (arriba), x 10 800. *(Según Dorothy Pitelka.)*



Liso o involuntario



Estriado o esquelético



Cardíaco

Fig. 3-19 **Tipos de tejidos y células musculares.**

por estar regidos por la voluntad se llaman también **músculos voluntarios.**

Los **músculos no estriados,** o **músculos lisos,** están formados por delicadas células fusiformes, con un núcleo central oval y fibrillas homogéneas; las células están dispuestas en estratos o láminas, unidas por tejido conjuntivo fibroso. Estos músculos se hallan en los órganos internos o vísceras de los vertebrados, como en las paredes del tubo digestivo, de los vasos sanguíneos, de los conductos respiratorios y de los órganos uriníferos y genitales; por ello se denominan también **músculos viscerales;** por no estar regidos por la voluntad se llaman también **músculos involuntarios.** En algunos invertebrados inferiores, como en los nematodos, las porciones protoplasmática y contráctil de las células musculares están separadas (fig. 19-2*B*).

Los músculos lisos suelen ser de contracción lenta pero prolongada; en los moluscos forman los músculos voluntarios del cuerpo. Los músculos estriados pueden contraerse rápida pero intermitentemente, y requieren frecuentes períodos de reposo; se hallan en los músculos de las alas de los insectos de vuelo más rápido, en el cuerpo y las vísceras de los artrópodos en general y distribuidos por todo el cuerpo en los vertebrados.

El músculo del corazón de los vertebrados se denomina **músculo cardiaco;** posee delicadas estriaciones transversales y las fibras están interconectadas, formando una red. El músculo cardiaco es estriado pero involuntario; durante toda la vida de un animal su único período de reposo son los descansos entre dos contracciones sucesivas.

3-17 Tejidos nerviosos

Los sistemas nervios están formados por células nerviosas o **neuronas.** Las neuronas son de forma variada (fig. 3-20) en los sistemas de los distintos animales y en las varias partes de un mismo sistema. Una neurona suele tener un cuerpo grande, un núcleo patente y dos o más prolongaciones. La prolongación que transmite los estímulos hacia el cuerpo celular es la **dendrita,** y la que lleva los impulsos procedentes de la célula es el **axón.** En los animales grandes las neuronas pueden tener más de un metro de longitud. Las células bipolares tienen una dendrita y un axón; las células multipolares tienen varias dendritas y un solo axón. A menudo la dendrita es corta y suele estar muy ramificada (como un árbol) cerca del cuerpo celular, mientras que el axón puede ser corto o largo y no presenta ramificaciones, excepto algunas fibras colaterales ocasionales. Los **ganglios** son grupos de células nerviosas con grandes núcleos, situados fuera del sistema nervioso central.

Los **nervios** son grupos de fibras o prolongaciones mantenidas juntas por un tejido conjuntivo. El sistema nervioso central de los animales está formado por un conjunto de células nerviosas y fibras. Entre éstas figura la **neuroglia,** formada por varios tipos de células, cuya función parece ser envolver a las neuronas para mantenerlas separadas y puede que también contribuyan a su nutrición. Las fibras nerviosas están recubiertas por células especiales llamadas **células de Schwann.** Cuando estas fibras no producen material adicional y, por tanto, descansan planas sobre la fibra nerviosa, el nervio se llama **amielínico.** Cuando las células de Schwann elaboran una cubierta gruesa compuesta de lípidos alrededor del nervio, dándole una apariencia blanca, el nervio se llama **mielínico.** Los

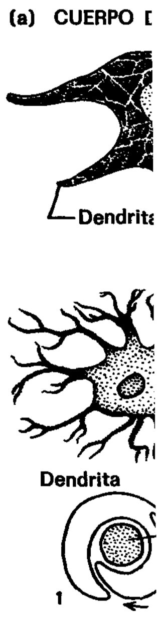


Fig.
del
mie
cent

nervios mielín
por los nódulo
una célula de
aislamiento g
una mayor fl
nerviosa. La
tener un imp
fibras nervios
son comunes
vertebrados se
y en ciertos c

Regulación nerviosa y endocrina
Ingestió
ALIMENTO

Fig

es períodos de reposo;
: las alas de los insec-
el cuerpo y las vísce-
ral y distribuidos por
rados.
de los vertebrados se
posee delicadas estria-
bras están interconec-
l músculo cardiaco es
durante toda la vida
do de reposo son los
ciones sucesivas.

formados por células
euronas son de forma
temas de los distintos
rtes de un mismo sis-
ıer un cuerpo grande,
más prolongaciones.
ıite los estímulos ha-
ndrita, y la que lleva
la célula es el **axón.**
neuronas pueden te-
longitud. Las células
rita y un axón; las
varias dendritas y un
ıdrita es corta y suele
un árbol) cerca del
e el axón puede ser
ramificaciones, excep-
ocasionales. Los **gan-**
nerviosas con grandes
sistema nervioso cen-

fibras o prolongacio-
un tejido conjuntivo.
de los animales está
e células nerviosas y
euroglia, formada por
unción parece ser en-
nantenerlas separadas
ıuyan a su nutrición.
cubiertas por células
le Schwann. Cuando
erial adicional y, por
la fibra nerviosa, el
Cuando las células de
rta gruesa compuesta
io, dándole una apa-
llama **mielínico.** Los

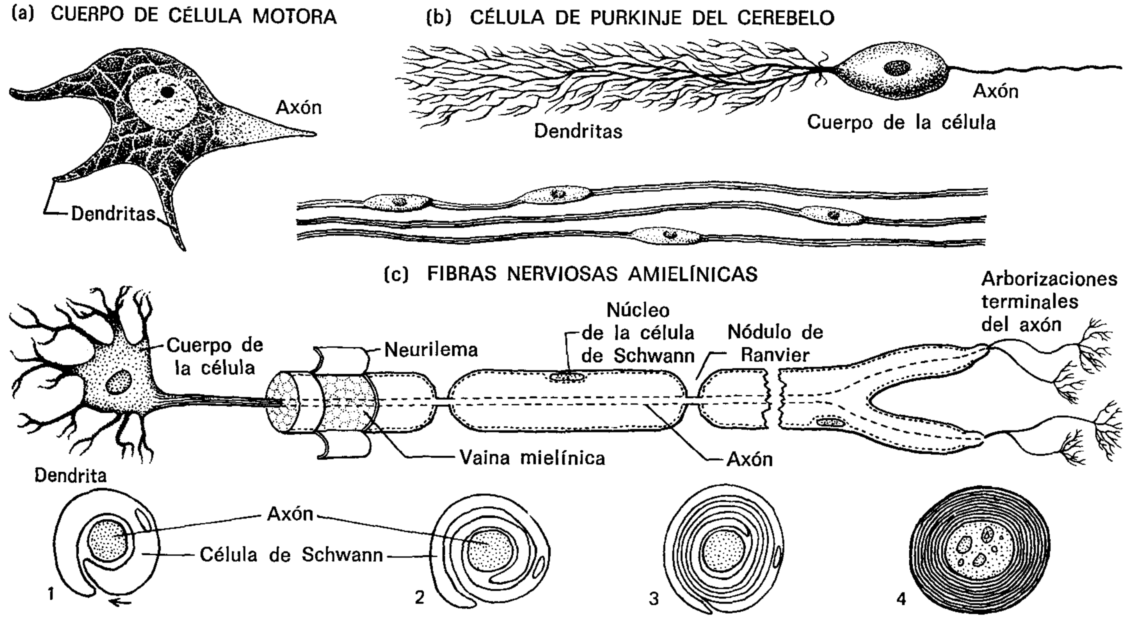

(a) CUERPO DE CÉLULA MOTORA
Axón
Dendritas
(b) CÉLULA DE PURKINJE DEL CEREBELO
Dendritas
Axón
Cuerpo de la célula
(c) FIBRAS NERVIOSAS AMIELÍNICAS
Arborizaciones terminales del axón
Cuerpo de la célula
Neurilema
Núcleo de la célula de Schwann
Nódulo de Ranvier
Dendrita
Vaina mielínica
Axón
Axón
Célula de Schwann
1
2
3
4
(d) FIBRA NERVIOSA MIELÍNICA

Fig. 3-20 Tipos de células nerviosas. Vaina de mielina muy aumentada en relación con el diámetro del axón. *1-4.* Sección longitudinal de una fibra nerviosa mielínica mostrando las fases de crecimiento de una célula de Schwann, que envuelve el axón formando cientos de membranas adyacentes.

nervios mielínicos están constreñidos a intervalos por los **nódulos de Ranvier,** que señalan el final de una célula de Schwann y el comienzo de otra. El aislamiento graso de las fibras nerviosas permite una mayor fluidez, acelerando así la transmisión nerviosa. La vaina de células de Schwann parece tener un importante papel en la regeneración de fibras nerviosas lesionadas. Las fibras amielínicas son comunes entre los invertebrados, y entre los vertebrados se encuentran en el sistema simpático y en ciertos conductos fibrosos de la medula espinal (internamente) y del encéfalo (externamente). En los nervios y en la parte externa de la medula espinal las fibras mielínicas dan a estas partes un aspecto blancuzco.

Sistemas de órganos

Todo animal, pequeño o grande, debe llevar a cabo una serie de funciones esenciales (fig. 3-21).

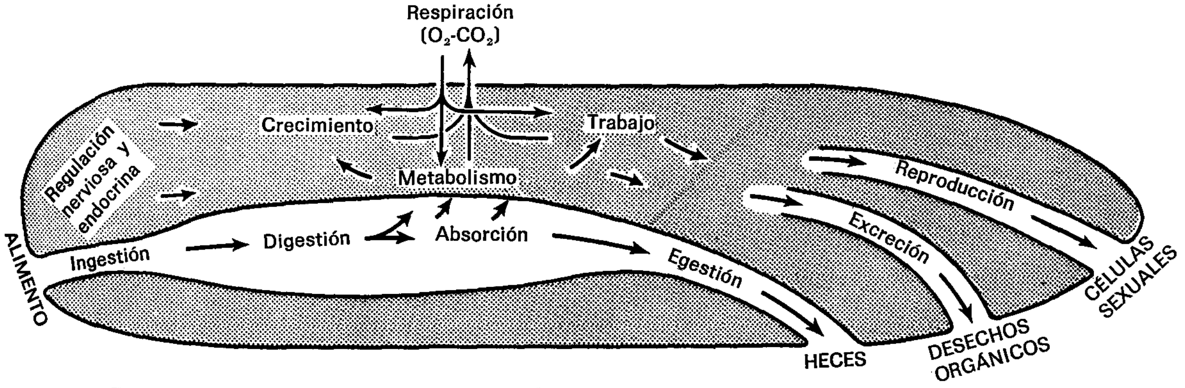

Respiración
(O₂-CO₂)
Crecimiento
Trabajo
Regulación nerviosa y endocrina
Metabolismo
Reproducción
Excreción
ALIMENTO
Ingestión
Digestión
Absorción
Egestión
CÉLULAS SEXUALES
HECES
DESECHOS ORGÁNICOS

Fig. 3-21 Esquema de las funciones esenciales de un animal.

Básicamente éstas pueden reducirse a crecimiento, conservación y reproducción; todas las demás funciones contribuyen a estas necesidades principales. En realidad, las operaciones del cuerpo son complicadas. En los diversos grupos del reino animal, desde los más inferiores hasta los superiores, existe un progresivo incremento de la complejidad del cuerpo para realizar estas funciones. Para atender a las diversas necesidades se ha desarrollado una serie de **sistemas de órganos.** Los sistemas y sus principales funciones son los siguientes:

1 **Cubierta del cuerpo o tegumento:** protección del ambiente.
2 **Sistema esquelético:** sostén (y protección) del cuerpo.
3 **Sistema muscular:** movimiento y locomoción.
4 **Sistema digestivo:** recepción y preparación del alimento; expulsión de los productos de desecho.
5 **Sistema circulatorio:** transporte de materiales.
6 **Sistema respiratorio:** intercambio de oxígeno y anhídrido carbónico.
7 **Sistema excretor:** eliminación de las substancias orgánicas de desecho y del exceso de líquido.
8 **Glándulas endocrinas (sistema endocrino):** regulación de los procesos internos y ajuste al ambiente externo.
9 **Sistema nervioso (y órganos de los sentidos):** regulación de los procesos internos y ajuste al ambiente externo.
10 **Sistema reproductor:** producción de nuevos individuos.

La mayor parte de los invertebrados y todos los vertebrados tienen los sistemas que se acaban de mencionar. En algunos casos las funciones se realizan sin la existencia de órganos especiales. Por ejemplo, los cnidarios carecen de órganos respiratorios y excretores y los gusanos planos y cilíndricos no tienen órganos respiratorios o circulatorios. Los órganos que se emplean conservan su eficacia, pero los que no se usan tienden a degenerar. En los animales sedentarios y en muchos parásitos han desaparecido varios órganos. Así, la tenia, que absorbe los alimentos directamente de su huésped, no tiene tubo digestivo; y ciertos insectos, como las pulgas, los piojos y otros de costumbres minadoras o parásitas, no tienen alas.

Bibliografía

Bloom, William y **D. W. Fawcett.** 1975. A textbook of histology. 10.ª ed. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XV + 1033 pp., ilus.

Brechet, Jean y **Alfred E. Mirsky.** 1959-1964. The cell, biochemistry, physiology, morphology. Nueva York, Academic Press, Inc. 6 vols.

Copenhaver, W. M., R. P. Bunge y **M. B. Bung.** 1971. Bailey's textbook of histology. 16.ª ed. Baltimore, The Williams & Wilkins Co. XV + 745 pp., ilus.

De Robertis, E. P. D., F. A. Sáez y **E. M. F. De Robertis, Jr.** 1975. Cell biology. 6.ª ed. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XV + 615 pp., ilus.

Di Fiore, M. S. H. 1974. An atlas of human histology. 4.ª ed. Filadelfia, Lea & Febiger. 252 pp., incl. 114 láms. color, con 207 figs. *Ilustraciones de tejidos, grandes, claras y marcadas.*

Fawcett, Don W. 1966. An atlas of fine structure: the cell, its organelles and inclusions. Filadelfia, W. B. Saunders Co. VIII-448 pp., 240 figs.

Langley, L. L. 1968. Cell function. 2.ª ed. Nueva York, Reinhold Book Corporation. 364 pp., ilus.

Loewy, Ariel y **Philip Siekevitz.** 1969. Cell structure and function. 2.ª ed. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. 516 pp., ilus.

Mazia, Daniel, y **Albert Tyler** (dir.). 1963. The general physiology of cell specialization. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. 480 pp., 230 ilus. *Publicaciones de un simposio.*

Novikoff, Alex B., y **Eric Holtzman.** 1976. Cells and organelles. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. XII + 400 pp., ilus.

Rhodin, J. A. G. 1963. An atlas of ultrastructure. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XIV + 222 pp., *82 láminas grandes, cada una con 1 a 4 micrografías electrónicas que muestran los detalles celulares; mucha bibliografía.*

Stern, Herbert, y **D. L. Nanney.** 1965. The biology of cells. Nueva York, John Wiley and Sons. 548 pp., ilus.

Weiss, L., y **R. O. Greep** (dirs.). 1977. Histology. 4.ª ed. Nueva York, McGraw-Hill Book Co. XV + 1209 pp., ilus.

Welsch, U., y **V. Storch.** 1976. Comparative animal citology and histology. Seattle, University of Washington Press. XIV + 343 pp., 174 figs.

Windle, W. F. 1976. Textbook of histology. 5.ª ed. New York, McGraw-Hill Book Company. XI + 561 pp., ilus.

4

Cubie
esque

**En todos los
res, la cubier
sostén o esqu
los movimien
dos entre sí
bierta, el tip
músculos en
sados, de la
su modo de
ciones de pr
menudo en
los dentro.
entre los ins
cuerpo divi
muchos mús
en salientes
bio, los ver
poseído una
pendiente y
ticulado, re
articulacion
Los múscul
y disposició
del cuerpo.**

s de costumbres mina-
alas.

Bibliografía

vcett. 1975. A textbook
lfia, W. B. Saunders Co.

sky. 1959-1964. The cell,
norphology. Nueva York,
s.

nge y **M. B. Bung.** 1971.
ogy. 16.ª ed. Baltimore,
. XV + 745 pp., ilus.

iez y **E. M. F. De Rober-**
6.ª ed. Filadelfia, W. B.
, ilus.

las of human histology.
biger. 252 pp., incl. 114
lustraciones de tejidos,
.

s of fine structure: the
usions. Filadelfia, W. B.
240 figs.

ion. 2.ª ed. Nueva York,
364 pp., ilus.

tz. 1969. Cell structure
a York, Holt, Rinehart
ilus.

(dir.). 1963. The gen-
cialization. Nueva York,
. 480 pp., 230 ilus. *Pu-*

tzman. 1976. Cells and
lt, Rinehart and Wins-
.

s of ultrastructure. Fi-
. XIV + 222 pp., *82 lá-*
on 1 a 4 micrografías
los detalles celulares;

. 1965. The biology of
ey and Sons. 548 pp.,

.). 1977. Histology. 4.ª
l Book Co. XV + 1209

. Comparative animal
le, University of Was-
., 174 figs.

histology. 5.ª ed. New
mpany. XI + 561 pp.,

4

Cubierta del cuerpo, esqueleto y músculos

En todos los animales, excepto en los más inferiores, la cubierta externa del cuerpo, la armazón de sostén o esqueleto, y los músculos que sirven para los movimientos y la locomoción, están relacionados entre sí de diversas maneras. La clase de cubierta, el tipo de esqueleto y la disposición de los músculos en cada grupo dependen de sus antepasados, de la clase de ambiente en que habita y de su modo de vida. Entre los invertebrados las funciones de protección y sostén están combinadas a menudo en un firme esqueleto externo con músculos dentro. Los modelos más complejos se hallan entre los insectos y otros artrópodos que tienen el cuerpo dividido en segmentos, y apéndices con muchos músculos individualizados que se insertan en salientes internos del esqueleto externo. En cambio, los vertebrados, casi desde su principio, han poseído una cubierta del cuerpo o tegumento independiente y una armazón interna o esqueleto articulado, recubierto por músculos; presentan tanto articulaciones en bisagra como en cubo y bola. Los músculos de los vertebrados, por su tamaño y disposición, determinan en gran parte la forma del cuerpo.

Cubierta del cuerpo

El tegumento, situado entre el ambiente externo e interno del animal, lleva a cabo una gran variedad de funciones y da origen a diversas estructuras tales como la concha, la cutícula de los artrópodos, los escudos, los pelos, las plumas y los cuernos. Protege a todos los animales de las lesiones, abrasión y desgaste y también de la invasión de organismos patógenos. Responde a la temperatura y a los estímulos mecánicos, químicos, etc. Entre sus otras funciones se incluyen la regulación del agua y la temperatura en el cuerpo, la respiración, la toma de nutrientes y la protección contra los rayos ultravioletas; las glándulas tegumentarias actúan en las respuestas individuales y específicas mediante la liberación de secreciones repelentes o atractivas: los pigmentos sirven para camuflarse, advertir y reconocerse.

4-1 Invertebrados

En todos los animales el cuerpo tiene alguna especie de cubierta para darle protección física e impedir la entrada de agentes patógenos. Muchos protozoos (por ejemplo, las amebas) sólo están cubiertos por una delicada membrana celular, mientras que otros (paramecios) tienen además una firme película elástica. La mayoría de los animales pluricelulares están cubiertos por un tejido, la **epidermis.** En muchos invertebrados de cuerpo blando, acuáticos o terrestres de ambiente húmedo tales como cnidarios, gusanos planos y babosas, ésta consta de un solo estrato de células. En muchos gusanos y artrópodos, la epidermis secreta una **cutícula** externa, no celular, delicada en las lombrices de tierra pero resistente en las duelas, las tenias y los gusanos cilíndricos; forma el esqueleto externo de los artrópodos. En los caracoles y otros animales, la epidermis secreta un esqueleto externo protector o **concha** (fig. 4-2).

La cutícula de los artrópodos está endurecida por la **quitina** (pár. 23-3), un hidrato de carbono, e impermeabilizada generalmente por una capa externa de cera, no quitinosa, compuesta por lipoproteína (cuticulina). En las langostas y cangrejos, la cutícula está endurecida por depósitos de carbonato cálcico y en muchos insectos por la esclerotización (que supone entrecruzamientos entre las moléculas proteínicas). Durante la muda, los enzimas secretados por la epidermis disuelven la parte interna de la vieja cutícula, los materiales disueltos son absorbidos y la parte externa se desprende (pár. 24-18). La cutícula, resistente a la desecación, junto con otras adaptaciones a la vida aérea, permite a los insectos, arañas y grupos afines habitar en ambientes secos.

4-2 Vertebrados

La cubierta del cuerpo es una **piel** o **tegumento** que está formada por una **epidermis** externa situada encima de una **dermis** que contiene vasos sanguíneos, nervios, tejido conjuntivo y pigmento. La epidermis deriva del ectodermo y la dermis del mesodermo (pár. 10-14). La epidermis, sujeta a la abrasión y a las lesiones, es reemplazada por la división mitótica de las células de su capa basal, el **estrato germinativo.** En muchos animales, las células más externas se endurecen y **cornifican** mediante la acumulación de gránulos de queratina, una proteína insoluble resistente al desgaste y a la desintegración química.

En los peces, la epidermis es fina y glandular y está estrechamente aplicada a las escamas (generalmente óseas) embutidas en la dermis. Las glándulas secretan un moco que cubre la superficie del cuerpo y lo protege de las enfermedades y de las lesiones. Los tiburones y rayas poseen escamas recubiertas de esmalte que sobresalen de la piel (fig. 29-4). Probablemente estas escamas dieron origen en la región bucal a los primeros dientes de los vertebrados (pár. 29-7). Las placas óseas dérmicas eran comunes en los primeros vertebrados (ostracodermos) y proporcionaron los huesos de membrana, se desarrollaron a partir de láminas de células embrionarias, que forman los importantes elementos externos del cráneo de los vertebrados. Estas placas también se encontraban en los antiguos anfibios.

Los vertebrados terrestres (anfibios, reptiles, aves y mamíferos) tienen una **epidermis estratificada** formada por varias capas de células (fig. 3-13), con la parte más externa cornificada. La piel de los anfibios, importante en la respiración, es glandular y húmeda. En los reptiles, aves y mamíferos, la parte cornificada es seca y más dura, más resistente a la abrasión y a la pérdida de agua. En los reptiles está engrosada formando escamas, a veces subyacentes con los escudos óseos. Escamas como las de los reptiles se encuentran también en las patas de las aves o en la cola de los roedores.

Las aves están cubiertas por **plumas** y la mayoría de los mamíferos por **pelos;** estos son productos epidérmicos secos y cornificados que conservan el calor corporal, protegen de la abrasión, alisan los contornos y proporcionan un perfil aerodinámico. Las plumas formas las amplias superficies de las alas y de la cola empleadas para volar. Otros derivados epidérmicos son los cuernos del ganado vacuno y ovino (pero no las astas calcáreas de los ciervos), las garras, uñas, pezuñas y callosidades de los pies de los diferentes vertebrados terrestres, las cubiertas de las patas y el pico de las aves, los escudos externos del caparazón de las tortugas y el cascabel de las serpientes de cascabel. La piel de los mamíferos posee **glándulas sudoríparas,** que contribuyen a enfriar el cuerpo, y **glándulas sebáceas,** que secretan una substancia grasienta y oleosa que mantienen al pelo y a la piel flexibles y que reduce la tasa de evaporación del agua. Además, en muchos mamíferos, los depósitos grasos de la dermis contribuyen al aislamiento; la grasa subcutánea es abundante en las focas, ballenas y en otros mamíferos que viven en las aguas frías. Los pigmentos están esparcidos por toda la piel, se concentran en la epidermis de los mamíferos y a menudo están encerrados en cromatóforos en los peces, en los anfibios y en algunos invertebrados.

La piel humana (fig. 4-1) se parece a la de los

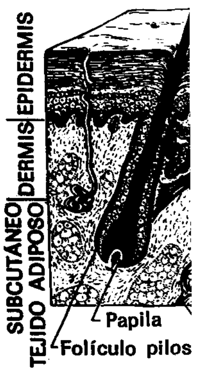
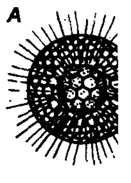


Fig. 4-1 Sección d

otros mamífero
mayor parte de
sez de pilosida
pecie humana
Como en algun
sudor secretado
da a enfriar el
La epidermis
mente: de una
en algunos lacé
tidos y gradual



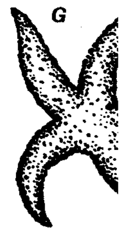


Fig.
***B.* F**
copa
quió
***H.* N**
vérte

: de las enfermedades y
nes y rayas poseen es-
alte que sobresalen de
nente estas escamas die-
cal a los primeros dien-
29-7). Las placas óseas
los primeros vertebra-
porcionaron los huesos
ron a partir de láminas
ue forman los impor-
lel cráneo de los verte-
ién se encontraban en

(anfibios, reptiles, aves
dermis estratificada for-
células (fig. 3-13), con
ficada. La piel de los
respiración, es glandu-
s, aves y mamíferos, la
nás dura, más resisten-
da de agua. En los rep-
ndo escamas, a veces
; óseos. Escamas como
entran también en las
la de los roedores.
or **plumas** y la mayoría
; estos son productos
ados que conservan el
la abrasión, alisan los
n perfil aerodinámico.
lias superficies de las
para volar. Otros de-
s cuernos del ganado
las astas calcáreas de
s, pezuñas y callosida-
ntes vertebrados terres-
s y el pico de las aves,
arazón de las tortugas
s de cascabel. La piel
dulas sudoríparas, que
rpo, y **glándulas sebá-**
ncia grasienta y oleo-
la piel flexibles y que
ón del agua. Además,
lepósitos grasos de la
niento; la grasa sub-
focas, ballenas y en
n las aguas frías. Los
or toda la piel, se con-
os mamíferos y a me-
omatóforos en los pe-
nos invertebrados.
se parece a la de los

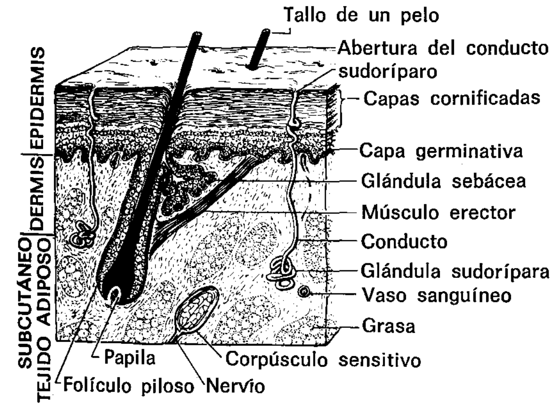

Tallo de un pelo
Abertura del conducto sudoríparo
Capas cornificadas
Capa germinativa
Glándula sebácea
Músculo erector
Conducto
Glándula sudorípara
Vaso sanguíneo
Grasa
Papila
Corpúsculo sensitivo
Folículo piloso
Nervio
EPIDERMIS
DERMIS
TEJIDO SUBCUTANEO ADIPOSO

Fig. 4-1 Sección de piel humana; aumentada y esquemática.

otros mamíferos, pero apenas posee pelos en la mayor parte de su superficie y es delgada. La escasez de pilosidad en el hombre sugiere que la especie humana se originó en un ambiente cálido. Como en algunos mamíferos, la evaporación del sudor secretado por las glándulas sudoríparas ayuda a enfriar el cuerpo.

La epidermis externa se desprende periódicamente: de una pieza en los anfibios, serpientes y en algunos lacértidos, a fragmentos en otros lacértidos y gradualmente a costras en los cocodrilos, en la mayoría de las tortugas y en los mamíferos. Las plumas y los pelos mudan a intervalos y son reemplazados por nuevas cubiertas.

Sistemas esqueléticos

La mayoría de los animales poseen una armazón sólida, o **esqueleto** que suministra un soporte y protección física al cuerpo y que, a menudo, proporciona superficies para la inserción de los músculos. No obstante, el esqueleto no es completamente indispensable, ya que muchos invertebrados acuáticos y algunas formas terrestres carecen de él. En los artrópodos y en los vertebrados el esqueleto forma apéndices articulados que funcionan como palancas en la locomoción. En estos casos existe una estrecha relación entre la estructura y función de las piezas esqueléticas y los músculos, con lo cual su interacción es más eficaz.

El esqueleto puede ser un caparazón u otra cubierta **externa** (exoesqueleto), como en los corales, moluscos y artrópodos, o **interna** (endoesqueleto) como en los vertebrados (fig. 4-2). Es **rígido** en los corales, muchos moluscos y en otros animales, pero es **articulado** y móvil en los equinodermos, ar-

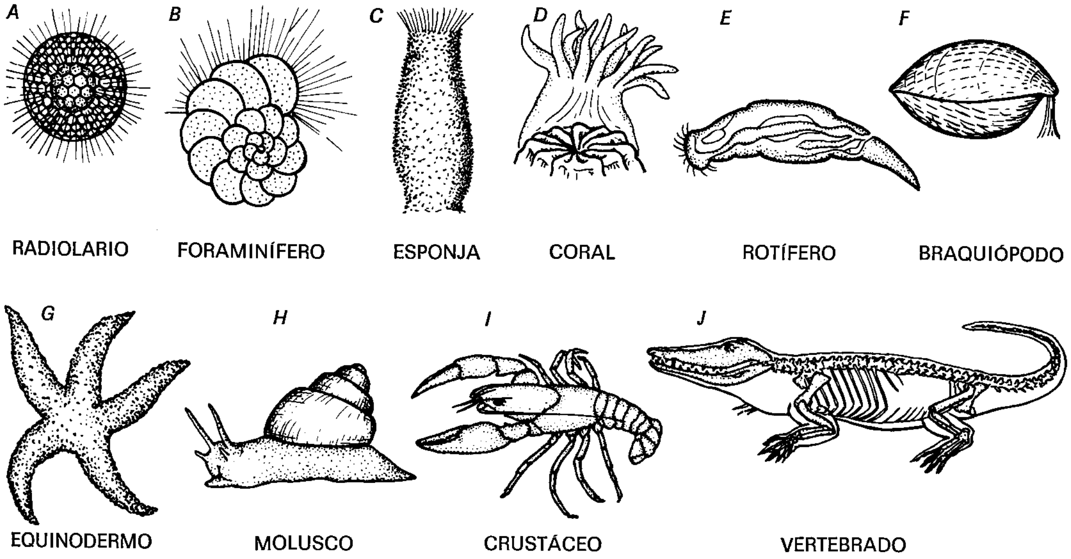

A
B
C
D
E
F
RADIOLARIO
FORAMINÍFERO
ESPONJA
CORAL
ROTÍFERO
BRAQUIÓPODO
G
H
I
J
EQUINODERMO
MOLUSCO
CRUSTÁCEO
VERTEBRADO

Fig. 4-2 Esqueletos de animales; esquemáticos. *A, B.* Protozoos. *A.* Radiolario, armazón silíceo. *B.* Foraminífero, caparazón calcáreo. *C.* Esponja, numerosas espículas calcáreas pequeñas. *D.* Coral, copa calcárea sólida (caliza) con particiones. *E.* Rotífero, cutícula «vítrea» resistente. *F.* Braquiópodo, dos conchas calizas. *G.* Equinodermo, esqueleto interno articulado, de placas calizas. *H.* Molusco, concha caliza. *I.* Crustáceo, exoesqueleto completo con quitina. *J.* Vertebrado, cráneo, vértebras, cinturas escapulares y esqueleto óseo de las extremidades.

trópodos y vertebrados. Algunos animales fósiles, como los trilobites, los peces primitivos llamados ostracodermos, los primeros anfibios (laberintodontos) y algunos reptiles antiguos (dinosaurios) poseían un exoesqueleto que les servía de armadura protectora; entre los animales vivientes se encuentran tales exoesqueletos en los braquiópodos, la mayor parte de los moluscos, las lapas, algunos peces, las tortugas y el armadillo.

El exoesqueleto limita el tamaño definitivo del animal y puede llegar a ser tan pesado que el organismo tenga que ser sedentario. Ello es debido a que los músculos internos no pueden ser suficientemente grandes y potentes para mover la pesada armazón. El esqueleto interno de los vertebrados determina menos limitaciones, por lo que algunos vertebrados han alcanzado tamaños enormes; entre ellos están los brontosauros y otros reptiles fósiles, y entre los vivientes, los elefantes y los rinocerontes. Algunos tiburones y ballenas, cuyo peso lo soporta en parte el agua, son todavía mayores (fig. 1-1).

4-3 Esqueleto de los invertebrados

Algunos protozoos (Sarcodarios, Mastigóforos) secretan, o forman de otra manera, esqueletos de substancias calcáreas, silíceas u orgánicas, a menudo de morfología complicada. Las esponjas secretan varillas internas microscópicas (espículas) o fibras de las mismas materias. Los esqueletos de los corales, braquiópodos, equinodermos y moluscos son principalmente calizos (CO_3Ca) y se conservan durante toda la vida del individuo, creciendo por los bordes y engrosando con la edad. Todos los artrópodos —crustáceos, insectos, etc.— están completamente cubiertos por exoesqueletos articulados de naturaleza orgánica que contienen **quitina** (pár. 23-3). Éstos son flexibles en las articulaciones, tanto del cuerpo como de los apéndices, pero más rígidos en las demás partes. En los cangrejos y otros crustáceos, la cubierta externa está reforzada por depósitos internos de sales calcáreas. Hay un par de apéndices por segmento (somito), o menos, y se desarrollan constituyendo antenas sensitivas, mandíbulas u otras piezas bucales y patas para andar o nadar. Debido a que el esqueleto de los artrópodos después de endurecido no puede crecer, estos animales experimentan mudas completas de las cubiertas viejas al final de determinados períodos, con lo cual pueden crecer; el cuerpo aumenta de tamaño inmediatamente después de la muda, antes de que se endurezca la nueva cubierta. Los tubos secretados en que viven algunos gusanos acuáticos, las cápsulas formadas con restos del fondo por algunos protozoos y ciertas larvas de insectos, y las conchas de caracol vacías que emplean los cangrejos ermitaños, tienen la función de exoesqueletos.

4-4 Esqueleto de los vertebrados

El esqueleto interno tiene una estructura básica común con las características fundamentales vistas en la rana (pár. 31-6). Puede establecerse una secuencia progresiva desde los ciclóstomos hasta los mamíferos, aunque existen muchas diferencias en el tamaño o en la forma de las partes compo-

TABLA 4-1

DIVISIÓN GENERAL DEL ESQUELETO EN UN VERTEBRADO TERRESTRE

Esqueleto axial (medio)			Esqueleto apendicular (lateral, par)	
Cráneo	**Columna vertebral**	**Caja torácica**	**Pectoral (anterior)**	**Pélvico (posterior)**
Cráneo *(caja encefálica)* Cápsulas sensoriales *(nariz, ojo, oído)* Arcos viscerales *(mandíbulas, hioides, laringe)*	Vértebras Cervicales *(cuello)* Torácicas *(pecho)* Lumbares *(espalda inferior)* Sacras *(caderas)* Caudal *(cola)*	Costillas *(pares; óseas o cartilaginosas)* Esternón	Cintura torácica Escápula *(dorsal)* Clavícula *(anterior)* Coracoides *(posterior)*	Cintura pélvica Ilion Pubis Isquion
			Miembro anterior Húmero *(brazo)* Cúbito y radio *(antebrazo)* Carpianos *(muñeca)* Metacarpianos *(palma)* Falanges *(dedos)*	Miembro posterior Fémur *(muslo)* Tibia y peroné *(pierna)* Tarsianos *(tobillo)* Metatarsianos *(planta)* Falanges *(dedos)*

---

nentes y en la
mentos. En la
racterísticas de
leto sostiene el
los músculos y
vioso. Excepto
mazón de las
bros pares. En
sos (tiburones
dos los verteb
formado por
los peces óseo
principalmente
articulares y o
Todos los h
de acuerdo con
su macroestru
Los que están
forzados inter
ción de múscu
cie es rugosa.
una misma ca
cuando tiene f
macizo. Tambi
sistencia que
contrachapado
llas de los hue
Los huesos
huesos planos
tilaginosas las
pero cesan de

Fig
se
olé
cá
un
gin
art

ndo con la edad. Todos
s, insectos, etc.— están
or exoesqueletos articu-
a que contienen **quitina**
bles en las articulacio-
de los apéndices, pero
partes. En los cangrejos
erta externa está refor-
de sales calcáreas. Hay
gmento (somito), o me-
tuyendo antenas sensiti-
zas bucales y patas pa-
a que el esqueleto de
endurecido no puede
imentan mudas comple-
l final de determinados
den crecer; el cuerpo
atamente después de la
rezca la nueva cubierta.
e viven algunos gusanos
adas con restos del fon-
ciertas larvas de insec-
col vacías que emplean
nen la función de exo-

ebrados

una estructura básica
cas fundamentales vis-
Puede establecerse una
los ciclóstomos hasta
ten muchas diferencias
a de las partes compo-

icular (lateral, par)

Pélvico (posterior)

Cintura pélvica
') Ilion
or) Pubis
ior) Isquion

Miembro posterior
Fémur *(muslo)*
Tibia y peroné *(pierna)*
Tarsianos *(tobillo)*
Metatarsianos *(planta)*
Falanges *(dedos)*

---

nentes y en la presencia o ausencia de ciertos elementos. En la tabla 4-1 se dan las principales características de un vertebrado terrestre. El esqueleto sostiene el cuerpo, proporciona inserción para los músculos y aloja el encéfalo y el cordón nervioso. Excepto en los ciclóstomos constituye la armazón de las mandíbulas y de las aletas o miembros pares. En los ciclóstomos y peces cartilaginosos (tiburones y rayas) y en los embriones de todos los vertebrados superiores el esqueleto está formado por **cartílago,** pero en los adultos desde los peces óseos hasta los mamíferos (fig. 4-5) es principalmente **óseo,** con cartílago en las superficies articulares y otros pocos sitios.

Todos los huesos del cuerpo están construidos de acuerdo con las leyes de la ingeniería, tanto en su macroestructura como en su microestructura. Los que están sujetos a fuerzas potentes están reforzados interiormente, y en los puntos de inserción de músculos o tendones potentes, la superficie es rugosa. Los huesos largos son tubos, ya que una misma cantidad de materia es más resistente cuando tiene forma de tubo que si forma un bastón macizo. También las capas delgadas dan mayor resistencia que una masa sólida (como ocurre con el contrachapado de madera), por lo cual las laminillas de los huesos (fig. 3-16) les dan mayor rigidez.

Los huesos de membrana o dérmicos, como los huesos planos del cráneo, crecen mientras son cartilaginosas las articulaciones que existen entre ellos, pero cesan de crecer cuando se forman las suturas óseas. Un **hueso largo** —extremidades, dedos y cuerpos vertebrales— está formado por una **diáfisis** central y una cabeza o **epífisis** en cada extremo; éstas se inician como tres centros de osificación en el embrión. Una capa de cartílago une cada epífisis con la porción central. El crecimiento en longitud (fig 4-3) se realiza por extensión del cartílago, que, en contacto con el hueso va convirtiéndose a su vez en tejido óseo. Por consiguiente, el aumento en longitud es posible mientras la articulación es cartilaginosa. Los huesos largos aumentan en grosor por depósito externo de tejido óseo; al mismo tiempo se destruye algo de substancia ósea de la cavidad interna. La soldadura de las fracturas de los huesos es en gran parte un proceso semejante. El hueso crece y es reestructurado por la acción de los osteoblastos y de los osteoclastos (células que construyen y reabsorben el hueso) bajo control hormonal. El crecimiento del hueso es promovido por la hormona estimulante del crecimiento (somatotropina) de la pituitaria anterior (pár. 8-12), que por una parte acelera la síntesis proteínica en las placas de la epífisis y por otra aumenta el ritmo de formación de osteoblastos. La hormona paratiroides promueve la reabsorción del hueso y la calcitonina del tiroides la inhibe (párs. 8-5, 8-6). Las dos hormonas interaccionan para mantener un nivel constante de calcio en la sangre. Las sales de calcio se absorben a partir de los alimentos. Cuando disminuye el calcio de la sangre, los huesos se descalcifican,

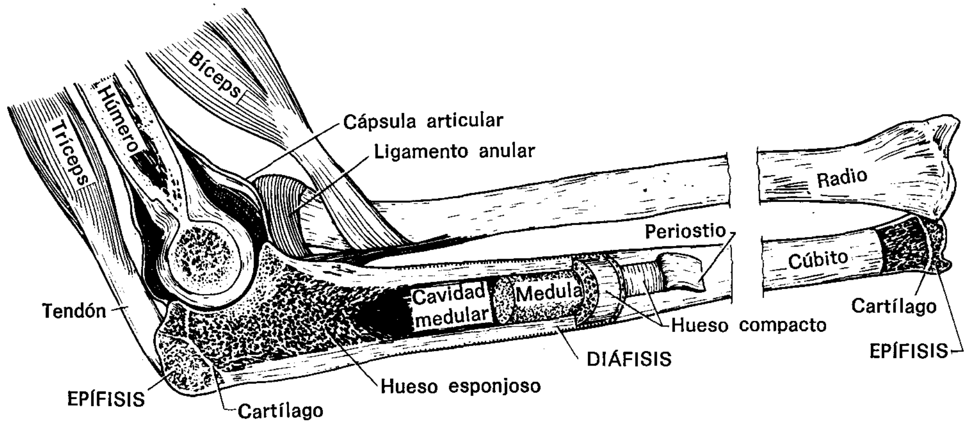


Fig. 4-3 Estructura de un hueso largo y articulación. La articulación del codo del hombre, en sección longitudinal. La tróclea redondeada del húmero encaja en la escotadura semilunar del olécranon (base del cúbito), constituyendo una articulación en bisagra, que queda incluida en la cápsula articular. El cúbito, un hueso largo típico, posee un cuerpo central tubular (diáfisis), con una cabeza (epífisis) en cada extremo. El crecimiento en longitud se realiza en las áreas cartilaginosas que existen entre la diáfisis y la epífisis. Los extremos están cubiertos por un cartílago articular blando.

como puede ocurrir durante el embarazo o con una dieta deficiente.

4-5 Columna vertebral

El primer elemento esquelético que aparece en el embrión de todos los cordados es una delgada varilla gelatinosa insegmentada, el **notocordio,** que se extiende a lo largo del eje del cuerpo entre el tubo digestivo y el cordón nervioso. Persiste en los ciclóstomos y en el anfioxo, pero en los peces y en los tipos superiores es rodeado y substituido posteriormente por la **columna vertebral,** formada por vértebras separadas (fig. 4-4). El **cuerpo** o centro de cada vértebra, que tiene forma de rodete, posee un **arco neural** dorsal que encierra el cordón nervioso. En la cola de los peces las vértebras poseen también un **arco hemático** ventral que rodea la arteria y la vena principales; en el cuerpo o región del tronco este arco es abierto y forma estructuras en forma de costillas que protegen los órganos internos. En los vertebrados terrestres el centro posee un par de **apófisis transversales** que sirven de puntos de inserción a las verdaderas costillas de estos animales (raras o ausentes en las ranas). A cada extremo del centro existen dos **apófisis articulares** mediante las cuales una vértebra puede girar ligeramente sobre las que tiene inmediatamente delante y detrás. La columna vertebral de los peces comprende sólo una región del **tronco** y otra de la **cola,** pero en las salamandras, reptiles y mamíferos hay cinco regiones: del cuello o **cervical,** del pecho o **torácica,** con costillas; inferior del dorso o **lumbar;** pélvica o **sacra,** que se articula con la cintura de las extremidades posteriores, y de la cola o **caudal.** Las vértebras caudales están en número reducido en el hombre y en las aves. Los vertebrados nadadores de cuerpo alargado tienen numerosas vértebras, muy parecidas entre sí, como se ve en las anguilas y otros peces parecidos, algunas salamandras *(Amphiuma),* algunos reptiles fósiles y las ballenas. Las serpientes vivientes, que literalmente nadan en la tierra, tienen muchas vértebras (fig. 32-9). Un grupo suplementario de procesos articulares en cada vértebra proporciona firmeza a las conexiones intervertebrales, reduce el movimiento rotacional en torno al largo eje del cuerpo y ayuda a controlar el cuerpo cuando éste se eleva. Las costillas de los vertebrados terrestres suelen unirse ventralmente al esternón, pero éste falta en las serpientes. El esternón de las aves tiene una gran quilla media para la inserción de los potentes músculos del vuelo (fig. 33-5).

4-6 Cráneo

Esta estructura, que constituye la armazón de la cabeza en los vertebrados, se inicia en el embrión como cartílago y está formada por: 1) el **neurocráneo,** o caja encefálica, que aloja y protege al encéfalo; 2) tres pares de **cápsulas sensoriales** para los órganos del olfato, la vista y el oído, y 3) el **esqueleto visceral,** constituido por una serie de arcos pares que forman las mandíbulas, el soporte para la lengua (aparato hioideo) y el soporte de la región branquial. En las rayas y tiburones los elementos craneales continúan siendo más o menos cartilaginosos y la mandíbula superior no está fusionada con el neurocráneo. En los peces óseos y en las formas superiores el cráneo cartilaginoso es reemplazado por numerosos huesos; también las cápsulas y la mandíbula superior se unen más ín-

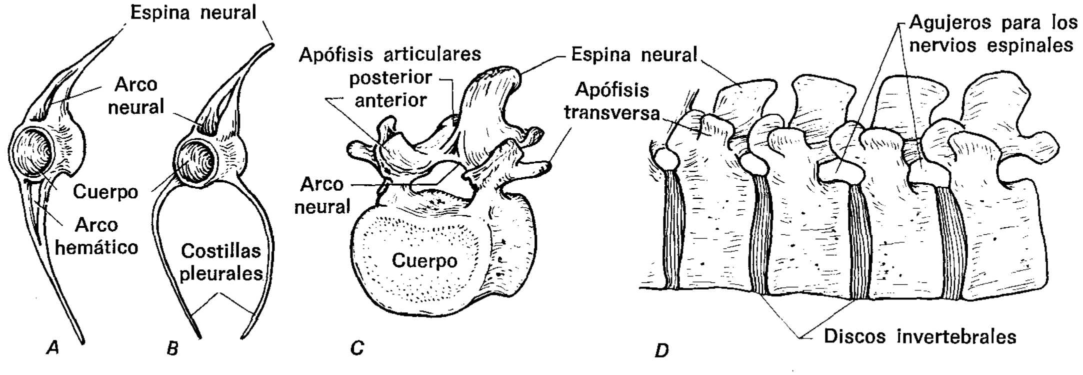


Fig. 4-4 Vértebras. *A.* Región caudal de un pez óseo, con los arcos hemático y neural. *B.* Región del tronco de un pez óseo. *C.* Vértebra lumbar humana. *D.* Parte de la columna vertebral (región lumbar del hombre) mostrando cómo se articulan las vértebras entre sí, los discos intervertebrales y las aberturas (forámenes) para los nervios espinales que salen de la medula espinal y se conectan con el cordón nervioso.

timamente
sos de men
las escalas
a partir de
dio transici
brana tamb
de los pece
el dentario
feros. En l
arcos visce
ra 14-7). T
de estructu
vertebrados
de los pece
diferencias,
sos; no ob
toda la seri

4-7 Extrem

Los ciclóst
ro los tibur

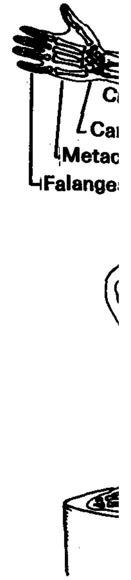
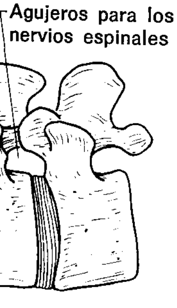


Fig. 4-5 El
véanse figs.

hombre y en las aves.
le cuerpo alargado tie-
ıuy parecidas entre sí,
' otros peces parecidos,
hiuma), algunos repti-
as serpientes vivientes,
ı tierra, tienen muchas
upo suplementario de
: vértebra proporciona
ntervertebrales, reduce
torno al largo eje del
el cuerpo cuando éste
vertebrados terrestres
al esternón, pero éste
ternón de las aves tie-
ra la inserción de los
(fig. 33-5).

ıye la armazón de la
inicia en el embrión
ıda por: 1) el **neuro-**
ue aloja y protege al
ápsulas sensoriales pa-
vista y el oído, y 3) el
por una serie de ar-
nandíbulas, el soporte
deo) y el soporte de
rayas y tiburones los
ı siendo más o menos
ı superior no está fu-
En los peces óseos y
ráneo cartilaginoso es
huesos; también las
rior se unen más ín-


Agujeros para los
nervios espinales
ıvertebrales

l. *B.* Región
bral (región
tervertebra-
spinal y se

timamente al cráneo. Estos son principalmente huesos de membrana que derivan originariamente de las escalas dérmicas y que se forman directamente a partir del mesénquima (pár. 3-14), sin un estadio transicional de cartílago. Los huesos de membrana también constituyen la mandíbula inferior de los peces, anfibios y reptiles. Un hueso como el dentario es un carácter diagnóstico de los mamíferos. En los vertebrados terrestres, parte de los arcos viscerales adquieren otras funciones (figura 14-7). Tanto la forma general como los detalles de estructura del cráneo son diversos en distintos vertebrados adultos; un estudio comparativo desde los peces hasta los mamíferos muestra muchas diferencias, incluso reducción en el número de huesos; no obstante, existe una homología básica en toda la serie.

4-7 Extremidades

Los ciclóstomos no tienen apéndices laterales, pero los tiburones y los peces óseos tienen dos pares,

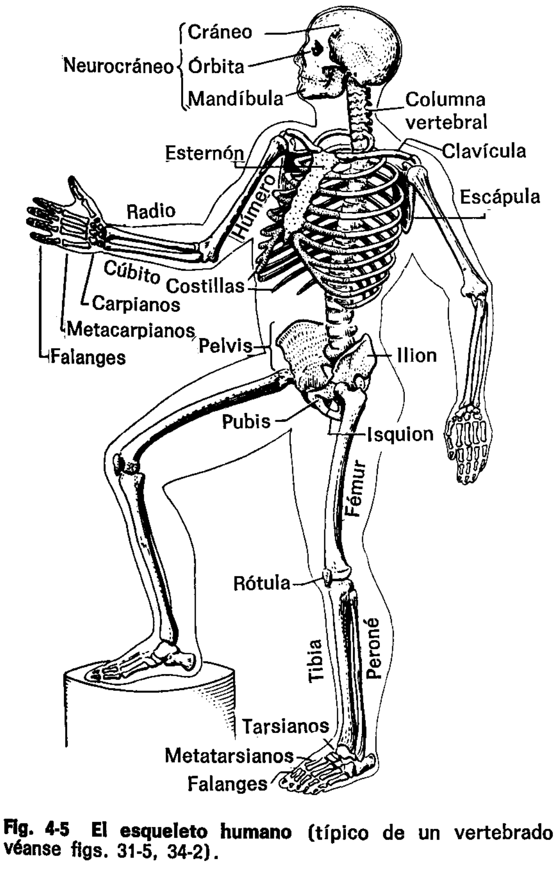

Neurocráneo
Cráneo
Órbita
Mandíbula
Columna vertebral
Esternón
Clavícula
Húmero
Escápula
Radio
Cúbito
Costillas
Carpianos
Metacarpianos
Pelvis
Falanges
Ilion
Pubis
Isquion
Fémur
Rótula
Tibia
Peroné
Tarsianos
Metatarsianos
Falanges

Fig. 4-5 El esqueleto humano (típico de un vertebrado; véanse figs. 31-5, 34-2).

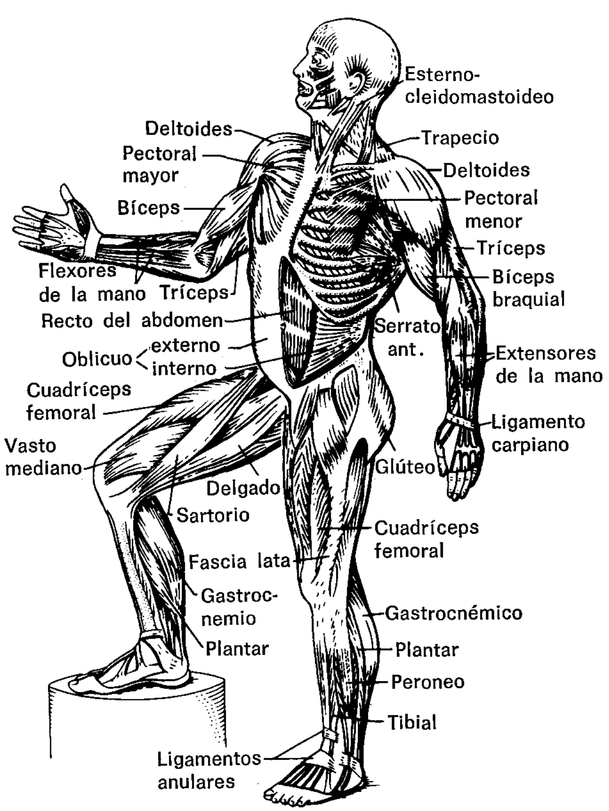

Esterno-
cleidomastoideo
Deltoides
Trapecio
Pectoral
mayor
Deltoides
Pectoral
menor
Bíceps
Tríceps
Flexores
de la mano
Tríceps
Bíceps
braquial
Recto del abdomen
Serrato
ant.
Oblicuo
externo
interno
Extensores
de la mano
Cuadríceps
femoral
Ligamento
carpiano
Vasto
mediano
Glúteo
Delgado
Sartorio
Cuadríceps
femoral
Fascia lata
Gastroc-
nemio
Gastrocnémico
Plantar
Plantar
Peroneo
Tibial
Ligamentos
anulares

Fig. 4-6 Los músculos superficiales del cuerpo humano (en el lado izquierdo se han separado el pectoral mayor y el oblicuo externo).

las **aletas pectorales** y las **aletas pélvicas,** con elementos esqueléticos formados por los **radios.** Cada par está sostenido por una armazón o cintura (párrafos 30-5 29-5). Los vertebrados terrestres tienen dos pares de **miembros** en lugar de las aletas, sostenidos por las **cinturas pélvica** y **escapular** o **pectoral** respectivamente. Cada miembro termina típicamente en cinco **dedos.** Los huesos de las cinturas y miembros son homólogos desde los anfibios hasta los mamíferos, aunque están diversamente modificados para la adaptación a distintos modos de vida (fig. 13-2). En varios vertebrados ha ocurrido la pérdida de dedos, la fusión de algunos huesos y la reducción o pérdida completa de aletas, miembros o cinturas. Algunas salamandras solamente tienen tres o cuatro dedos en cada pie, y ninguna ave viviente tiene más de tres «dedos» en la extremidad anterior o cuatro en las patas. En muchos mamíferos hay reducción en el número de dedos, constituyendo el caballo un caso extremo, pues sólo conserva un dedo funcional en cada pata (fig. 34-6). El radio y el cúbito y la tibia y el peroné se sueldan en muchas especies que tienen limitado el movimiento de rotación de los miembros. Estos y los dedos están notablemente reducidos en algunas salamandras y lagartos, y faltan en unos pocos lagartos y en todas las serpientes. Algunos escincos carecen de miembros anteriores *(Rhodona).* Las ballenas, los sirénidos y el anfisbénido *Bipes* carecen de miembros posteriores, y las anguilas, entre los peces, no poseen aletas pélvicas. La presencia de vestigios de miembros y cinturas en las ballenas, boas y otros vertebrados sin extremidades, indica que descienden de formas que las poseían.

Sistemas musculares

El movimiento en los animales se da en primer lugar gracias a unas proteínas intracelulares contráctiles dispuestas en filamentos o **fibrillas.** Muchas células contienen estos elementos contráctiles, pero en la mayoría de los animales las contracciones que determinan cambios en la forma y la locomoción son producidos por tejidos musculares, que constan de células especiales que contienen **haces** de fibrillas. La mayoría de los animales pluricelulares que poseen locomoción tienen conjuntos de músculos antagónicos para realizar los movimientos. Las proteínas contráctiles más importantes son la **actina** y la **miosina,** que se encuentran en todo el reino animal, desde los protozoos a los vertebrados. La energía necesaria para la contracción proviene del ATP (pár. 2-23).

4-8 Invertebrados

Los protozoos sencillos como *Amoeba* realizan **movimientos ameboides** y pueden contraer o extender su cuerpo unicelular en cualquier dirección (pár. 15-4). Otros protozoos se desplazan mediante las fibras contráctiles que contienen en sus cilios y flagelos (pár. 3-16), y, en algunos, estas fibrillas mueven partes de la boca *(Epidinium)* o los pedúnculos basales *(Vorticella).* Se cree que el mecanismo fibrilar es similar al del músculo estriado (pár. 4-11).

Tanto el músculo liso como el estriado están presentes; este último se encuentra desde en los cnidarios hasta en los artrópodos. La pared del cuerpo de los cnidarios posee células epiteliomusculares en forma de T invertida, con fibras contráctiles en su parte basal; estas células están dispuestas en conjuntos antagónicos en las paredes del cuerpo (fig. 18-3*B*), por lo que el cuerpo puede contraerse tanto longitudinal como transversalmente. Los gusanos planos suelen tener fibras musculares en tres planos: longitudinal, transversal y dorsoventral (fig. 18-3*B*); su contracción en cualquiera de los planos forzará al cuerpo, blando pero lleno de líquido, a dilatarse en los otros sentidos, de manera semejante a como se mueve la lengua del hombre. En los gusanos cilíndricos, las células musculares se parecen algo a las de los cnidarios, pero todas están dispuestas a lo largo de la pared del cuerpo y paralelamente al eje longitudinal del mismo (fig. 22-2). La contracción alternada de las fibras de lados opuestos permite al gusano curvarse y volverse a enderezar, pero no puede arrollarse *ni aumentar la longitud de su cuerpo.* En las lombrices de tierra la pared del cuerpo tiene dos estratos musculares: uno exterior circular y otro inte-

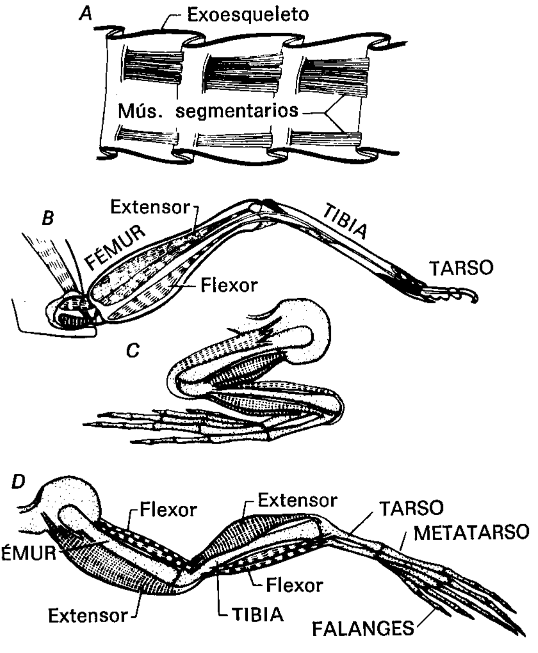


Fig. 4-7 *A.* Músculos segmentarios internos de un artrópodo insertos en piezas endurecidas y articuladas del exoesqueleto. *B.* Músculos internos de la pata de un insecto. *C, D.* Pata posterior de rana mostrando dos pares de músculos opuestos: extensores y flexores. En *C* la pata está plegada o *flexionada* por contracción (engrosamiento) mediante la cual el origen y la inserción de cada músculo se aproximan. En *D* la pata se halla *extendida* por contracción de los músculos opuestos. *(Adaptado parcialmente de Guyer, Animal biology, Harper & Brothers.)*

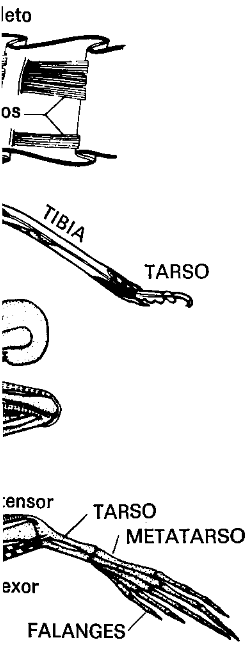
---

rior longitudinal (fi
trato externo detern
po, que está lleno
músculos longitudir
en longitud. Los m
otros artrópodos so
no poseen la dispo
tratos; tienen mucl
maño, disposición e
ven los segmentos
patas articuladas y
se insertan en las
queleto y actúan
entre partes adyace
de tener unos 200
dos con los 600 a
hombre.

4-9 Vertebrados

Los músculos que
terísticas claras de
no faltan en ellos
liar y flagelar, her
Los movimientos
citos son ameboid
los conductos resp
cretor, y un flagel
los vertebrados. L
se insertan en dife
de las especies pis
hasta los anfibios
de los reptiles ápo
mentarios (figura
y producen los mo
los cuales el anim
dos terrestres, desc
los músculos no s
tremidades y la ca
tantes (fig. 4-6). E
algunos músculos
y las costillas y e
men de la pared
par de músculos c
tividad alterna. Si
su acción present
delo primitivo, co
es una serie de
alternativamente
movimiento de la
rrestres es tambié
dos (fig. 4-8) com

da, con fibras contrácti-
células están dispuestas
n las paredes del cuer-
l cuerpo puede contraer-
transversalmente. Los
er fibras musculares en
transversal y dorsoven-
cción en cualquiera de
o, blando pero lleno de
otros sentidos, de ma-
mueve la lengua del
ndricos, las células mus-
s de los cnidarios, pero
largo de la pared del
je longitudinal del mis-
ión alternada de las fi-
mite al gusano curvarse
ro no puede arrollarse
su cuerpo. En las lom-
l cuerpo tiene dos estra-
or circular y otro inte-



os internos de un artrópodo
articuladas del exoesque-
pata de un insecto. *C, D.*
lo dos pares de músculos
En *C* la pata está plegada
ngrosamiento) mediante la
cada músculo se aproxi-
lida por contracción de los
arcialmente de Guyer, Ani-

rior longitudinal (fig. 22-4). La contracción del estrato externo determina un alargamiento del cuerpo, que está lleno de líquido, y la acción de los músculos longitudinales produce un acortamiento en longitud. Los moluscos, crustáceos, insectos y otros artrópodos son los únicos invertebrados que no poseen la disposición de los músculos en estratos; tienen muchos músculos separados, de tamaño, disposición e inserciones variadas, que mueven los segmentos del cuerpo y los artejos de las patas articuladas y otros apéndices. Estos músculos se insertan en las superficies internas del exoesqueleto y actúan sobre articulaciones en bisagra entre partes adyacentes (fig. 4-7). Una oruga puede tener unos 2000 músculos distintos, comparados con los 600 aproximadamente que hay en el hombre.

4-9 Vertebrados

Los músculos que mueven el esqueleto son características claras de los vertebrados. No obstante no faltan en ellos los movimientos ameboide, ciliar y flagelar, herencias del pasado invertebrado. Los movimientos del mesénquima y de los leucocitos son ameboides, los cilios tapizan partes de los conductos respiratorio, digestivo, genital y excretor, y un flagelo conduce el espermatozoide de los vertebrados. Los músculos de los vertebrados se insertan en diferentes partes del esqueleto. Los de las especies pisciformes —desde los ciclóstomos hasta los anfibios de branquias permanentes— y de los reptiles ápodos son predominantemente segmentarios (figura 32-3); alternan con las vértebras y producen los movimientos ondulatorios mediante los cuales el animal se desplaza. En los vertebrados terrestres, desde las ranas hasta los mamíferos, los músculos no segmentarios que mueven las extremidades y la cabeza son mayores y más importantes (fig. 4-6). En las formas superiores persisten algunos músculos segmentarios entre las vértebras y las costillas y en los músculos rectos del abdomen de la pared ventral. En la locomoción, cada par de músculos opuestos presenta un ritmo de actividad alterna. Si está implicado más de un par, su acción presenta una secuencia regular. El modelo primitivo, como en las anguilas y serpientes, es una serie de ondas de contracción que pasan alternativamente por cada lado del cuerpo. El movimiento de las extremidades en las formas terrestres es también alterno, tanto en los vertebrados (fig. 4-8) como en los insectos.

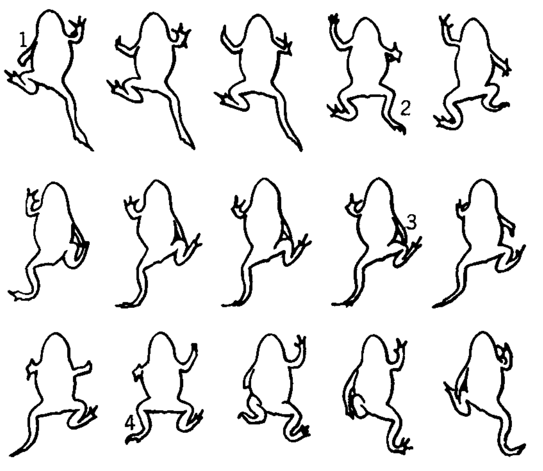


Fig. 4-8 Locomoción en el sapo, un animal de cuatro patas. Empezando por la parte superior izquierda, las quince figuras muestran el modelo típico de movimiento de las patas; 1 a 4, secuencia de la flexión de las patas. *(Según J. Gray, 1939.)*

4-10 Músculos y nervios

En los animales vivos la contracción (acortamiento) de un músculo es consecuencia de impulsos que llegan del sistema nervioso central a través de un nervio. Un nervio contiene numerosas fibras (neuronas), cada una de las cuales entra en contacto con varias células musculares. La contracción como respuesta a un impulso nervioso puede demostrarse con una preparación de nervio ciático y de músculo gastrocnémico extirpados a una rana (fig. 5-8*A*). Un extremo del músculo se fija y el otro se conecta con una palanca que aumentará o registrará cualquier cambio de la longitud del músculo. Se aplican al nervio impulsos consistentes en breves sacudidas eléctricas. Empezando con uno demasiado débil para producir efecto, y aumentando gradualmente la intensidad, se alcanzará un umbral del estímulo en que se produce una débil contracción. Un mayor aumento producirá una contracción también mayor, pero pronto se llegará a un punto en que estímulos más intensos no producen un efecto mayor. Si se cortan todas las fibras de un nervio, excepto una, que se excita con intensidades crecientes, no ocurre nada hasta que se alcanza el **umbral,** pero desde este momento la respuesta de las células musculares conectadas a la neurona ya es máxima. Este es un **efecto de todo o nada.** El aumento gradual en una preparación neuromuscular completa se debe a que las diferentes células musculares tienen umbrales di-

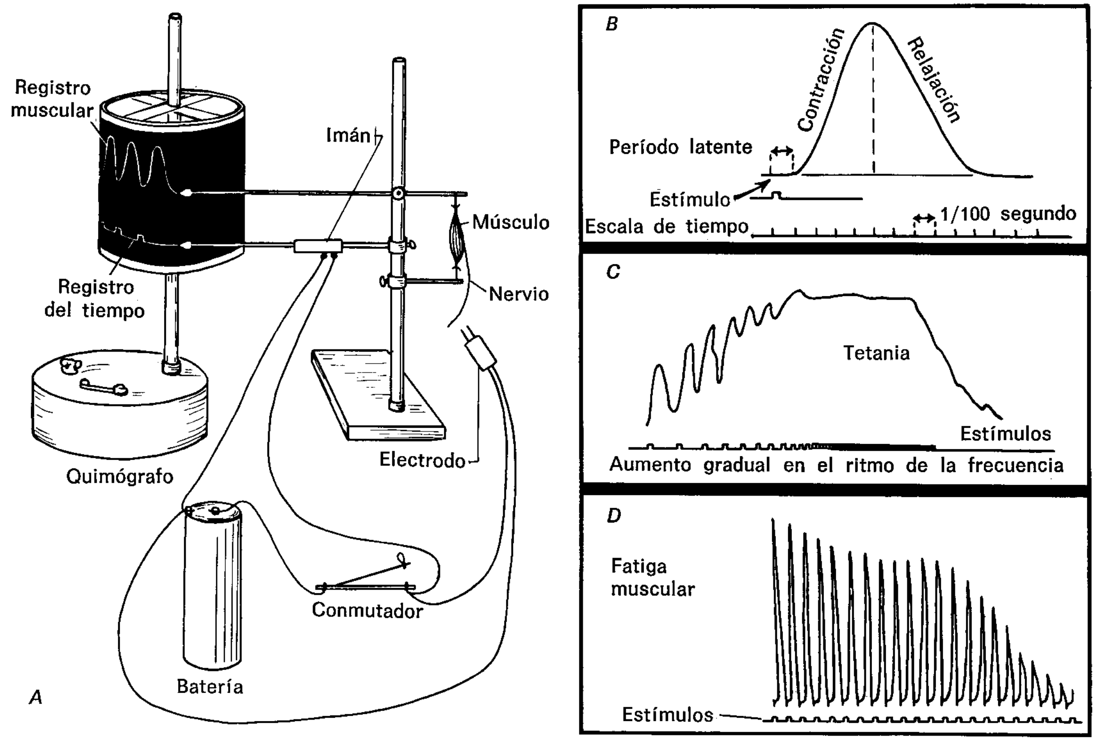

Registro muscular
Imán
Músculo
Nervio
Registro del tiempo
Quimógrafo
Electrodo
Conmutador
Batería
A
B
Contracción
Relajación
Período latente
Estímulo
Escala de tiempo
1/100 segundo
C
Tetania
Estímulos
Aumento gradual en el ritmo de la frecuencia
D
Fatiga muscular
Estímulos

Fig. 4-9 Contracción de un músculo voluntario (pár. 4-10) *A.* Preparación neuromuscular conectada con el quimógrafo para registrar la contracción cuando se estimula el nervio mediante un impulso eléctrico procedente de una batería. *B.* Esquema de la contracción y relajación normales después de un estímulo aislado. *C.* Tetania (contracción constante) con un ritmo creciente de la estimulación repetida durante un largo período. *(B-D registros obtenidos mediante el quimógrafo.)*

ferentes. La contracción máxima de todo el músculo tiene lugar cuando cada célula muscular ha sido estimulada por encima del umbral.

Una contracción muscular sigue un modelo característico (fig. 4-9*B*) que dura aproximadamente 0,1 de segundo. El intervalo entre el estímulo inicial y el acortamiento, aproximadamente 0,01 de segundo, se conoce por **período de latencia.** Aunque durante esta fase no ocurre ningún cambio mecánico aparente, dentro del músculo se desarrollan reacciones que liberan la energía necesaria para la contracción y se produce un cierto relajamiento. La segunda fase, el **período de contracción,** dura aproximadamente 0,04 de segundo. Finalmente, en el **período de relajamiento,** aproximadamente 0,05 de segundo, el músculo recobra su longitud y estado fisiológico originarios. Cuando las excitaciones se espacian convenientemente, el músculo se relaja hasta su longitud originaria durante los intervalos. Mas esto no ocurre si la excitación se repite a intervalos cortos. Si la frecuencia de la excitación es todavía mayor no hay relajamiento y se mantiene un estado de contracción continua denominado **tetánico.** Los movimientos normales de un animal resultan de contracciones tetánicas. En el hombre, por lo menos cuando está despierto, algunas fibras de cada músculo están en estado tetánico, por lo que los músculos mantienen su firmeza. Esta tensión continua o **tono,** o sea, una resistencia al alargamiento, mantiene al cuerpo en condiciones normales cuando se está sentado, de pie o trabajando. El tono se conserva sin producir fatiga porque mientras que están contraídas algunas fibras, otras están relajadas y descansan y se van turnando en ello. El tono muscular es un síntoma de salud; en algunas parálisis, como en la poliomielitis, los músculos quedan flácidos (atónicos), mientras que en otros casos quedan fuertemente contraídos (tetánicos).

Las fibras de los músculos esqueléticos forman grupos llamados **unidades motoras,** y cada grupo está regido por una neurona motora. Cada unidad

---

sigue la ley de tod
traen completament
culo se halla nun
algunas unidades (
están contraídas c
la relajación «comp
cansa o duerme;
Si se bloquea expe
impulsos nerviosos
les (mediante la dr
se relajan, el cuer
temperatura del a
no se produce calc
muscular.

4-11 Contracción

Muchos músculos
extraordinaria rapi
insectos) y hacerlo
to tiempo. En una
culos de la pierna
30 veces en 10 se

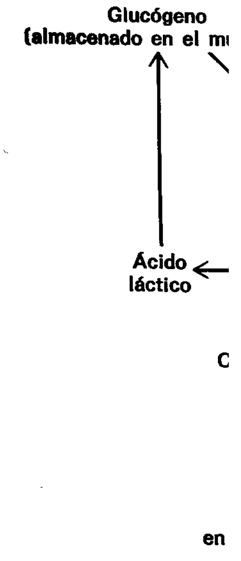
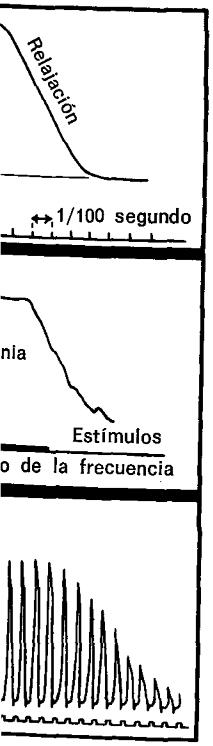

Glucógeno
(almacenado en el m
Ácido
láctico
C
en

Fig. 4-1
ATP. Est
de alta
derivada
Krebs (
obtenida
glucóge



ular conectada
nte un impulso
males después
de la estimula-
ógrafo.)

avía mayor no hay re-
estado de contracción
ico. Los movimientos
ultan de contracciones
r lo menos cuando es-
de cada músculo están
e los músculos mantie-
n continua o **tono,** o
gamiento, mantiene al
males cuando se está
. El tono se conserva
ientras que están con-
están relajadas y des-
ello. El tono muscu-
en algunas parálisis,
músculos quedan flác-
e en otros casos que-
tetánicos).
s esqueléticos forman
otoras, y cada grupo
motora. Cada unidad

---

sigue la **ley de todo o nada:** sus fibras, o se contraen completamente o no se contraen. Ningún músculo se halla nunca completamente en reposo; algunas unidades (más o menos el 5 por ciento) están contraídas constantemente, incluso durante la relajación «completa», cuando una persona descansa o duerme; por ello se genera algún calor. Si se bloquea experimentalmente la llegada de los impulsos nerviosos a las placas nerviosas terminales (mediante la droga curare), todos los músculos se relajan, el cuerpo se desmorona y adquiere la temperatura del ambiente, puesto que entonces no se produce calor internamente, por contración muscular.

4-11 Contracción muscular

Muchos músculos estriados pueden contraerse con extraordinaria rapidez (como en las alas de los insectos) y hacerlo repetidamente durante un cierto tiempo. En una carrera de 100 metros, los músculos de la pierna del corredor pueden contraerse 30 veces en 10 segundos; durante y al final tiene un déficit de oxígeno que se compensa mediante una aceleración de la respiración durante varios minutos. Cuando los músculos se contraen se consume oxígeno, se desprende anhídrido carbónico, se reduce el contenido en glucógeno y se produce calor (véase ciclo de Krebs, pár. 2-25, fig. 4-10), y si el músculo recibe un suministro insuficiente de oxígeno, se acumula ácido láctico y se produce la sensación de fatiga.

Los estudios especiales con difracción de rayos X y las micrografías electrónicas ayudan a representar de manera gráfica el proceso de contracción. Un músculo está compuesto de muchas fibras (células musculares). Las células tienen un diámetro de 10 a 100 µm y, en algunos músculos, pueden alcanzar longitudes de más de 30 cm. Cada célula muscular contiene un haz de **miofibrillas** de aproximadamente 2 µm de diámetro. A su vez, cada miofibrilla es un agregado de filamentos delgados y paralelos denominados **miofilamentos.** Una miofibrilla presenta un modelo repetido de bandas distintas (fig. 4-11). Las bandas A, anchas y oscuras, alternan con bandas I, más pálidas, lo cual da al músculo estriado su aspecto bandeado ca-

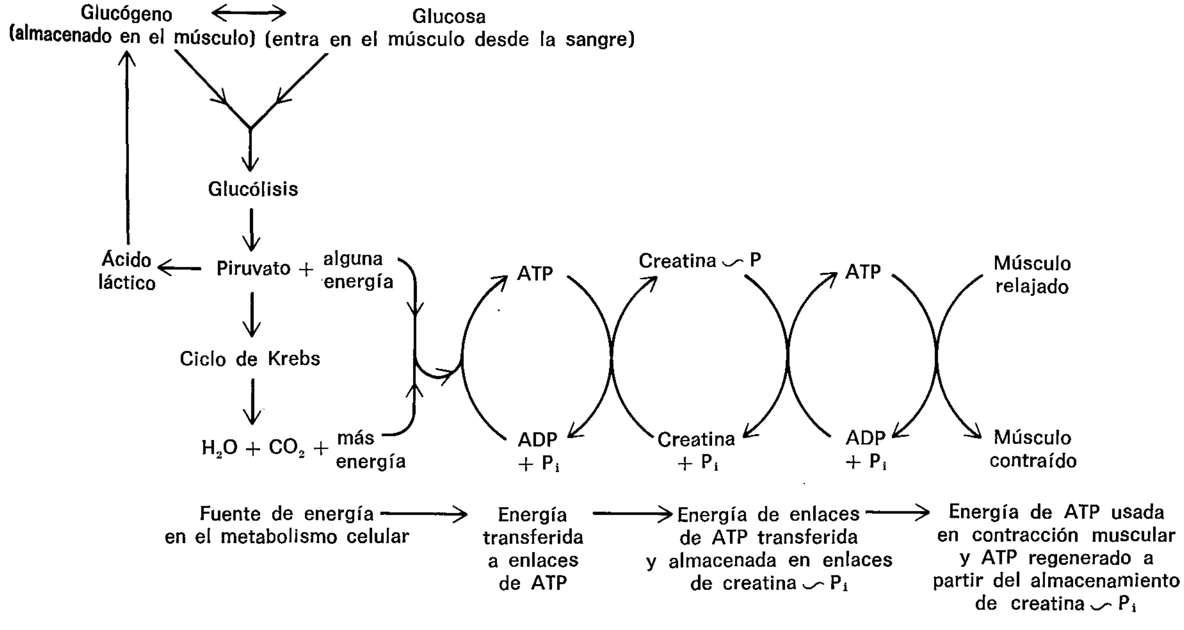

Glucógeno
(almacenado en el músculo)
Glucosa
(entra en el músculo desde la sangre)
Glucólisis
Ácido láctico
Piruvato + alguna energía
Ciclo de Krebs
$H_2O + CO_2 +$ más energía
ATP
ADP + Pᵢ
Creatina ⁓ P
Creatina + Pᵢ
ATP
ADP + Pᵢ
Músculo relajado
Músculo contraído
Fuente de energía en el metabolismo celular
Energía transferida a enlaces de ATP
Energía de enlaces de ATP transferida y almacenada en enlaces de creatina ⁓ Pᵢ
Energía de ATP usada en contracción muscular y ATP regenerado a partir del almacenamiento de creatina ⁓ Pᵢ

Fig. 4-10 Relaciones músculo-energía. La fuente inmediata de energía para los músculos es el ATP. Éste es resintetizado a partir de la fosfocreatina (creatina ⁓ Pi donde ⁓ representa un enlace de alta energía y Pi fosfato inorgánico). La fosfocreatina es a su vez resintetizada de la energía derivada en parte de la glucólisis (regeneración anaeróbica) pero principalmente del ciclo de Krebs (regeneración aeróbica). Esta energía es suministrada en forma de ATP. Parte de la energía obtenida en el ciclo de Krebs es utilizada para convertir el exceso de ácido láctico o piruvato en glucógeno.

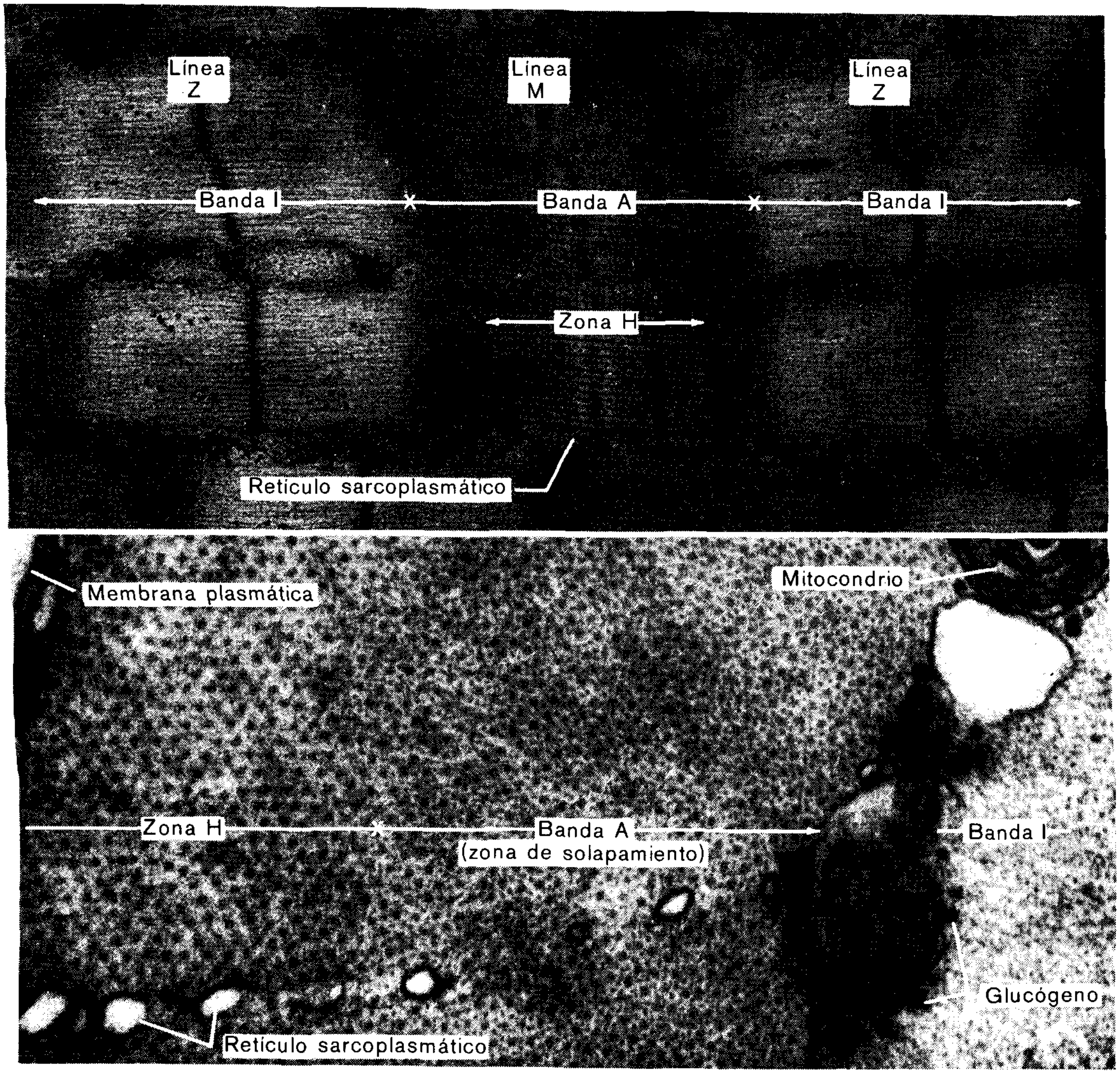
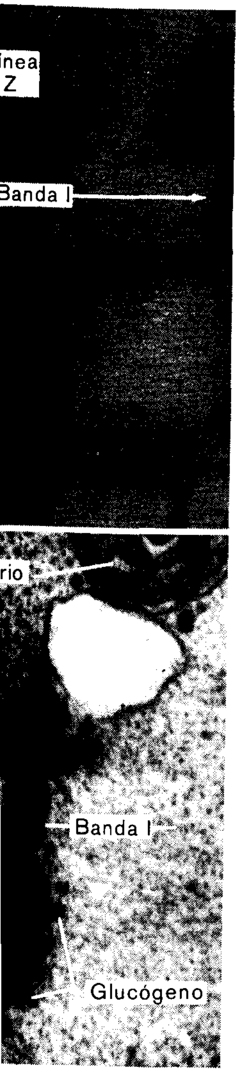


Fig. 4-11 Micrografías electrónicas de las fibras estriadas del músculo sartorio de la rana (véase pág. 4-11). *Arriba* Sección longitudinal, x 30 000. Banda I (pálida) compuesta sólo de filamentos delgados; banda A (oscura) compuesta de filamentos gruesos, todavía más oscura en los extremos, donde los filamentos gruesos y los delgados se solapan. La zona H, compuesta sólo de filamentos gruesos, se halla entre los extremos de los filamentos delgados. La región comprendida entre las dos líneas Z es un sarcómero. La línea M es una zona de ligamiento entre los filamentos gruesos que mantiene su disposición paralela. *Abajo:* Sección transversal, x 74 000. La banda I está a la derecha, los filamentos delgados se ven como puntos; la zona H está a la izquierda de los filamentos gruesos, visible como puntos más grandes; la región de solapamiento tiene filamentos de ambos tamaños. *(Micrografías originales del Dr. Lee D. Peachey, Columbia University.)*

racterístico. Cada banda I está atravesada por una línea Z oscura y estrecha, y cada banda A lo está por una zona pálida H. La zona entre dos líneas Z se denomina **sarcómero,** la unidad básica de contracción. Cuando se contrae un músculo, las bandas I y las zonas H se hacen más estrechas, pero la anchura de las bandas A permanece constante o se encoge sólo ligeramente. Las bandas y los cambios de aspecto se explican por la estructura, disposición y movimiento de los miofilamentos dentro de la miofibrilla (figs. 4-11, 4-12). Hay dos clases de miofilamentos: **gruesos** (110-150 Å) y **del-**

---

gados (50 Å),
las proteínas mi
disposición dent
tos gruesos, de
entre sí, forman
banda A, oscura
por los ligamien
filamentos finos,
se proyectan ha
tremo del sarcó
la banda A. La
da cuando el m
entre los extrem
plia. Durante la
muy juntas y los
tro de la band
zona H. Duran
mentos gruesos
pleto, hasta el
tro de la banda
las líneas Z. L
largo de la con
tos permanece
cambia es la
¿Qué hace q
de filamentos e
mento deslizan
puesta indepen
ses A. F. Hux
filamentos gru
paces de girar
de los filamen
ejercen una fu
finos, atrayénd
La situación d
que cada filam
de tres filamen
muchos puent
cada filamento
¿Cuáles son
los filamentos
miento muscu
nen moléculas
moléculas de
lar y una par
extremos post
nes opuestas e
so, y las cab
formando los
moléculas de
tas en dos ca
te de miosin
locus activo



la rana (véase
de filamentos
los extremos,
de filamentos
dida entre las
entos gruesos
da I está a la
da de los fila-
filamentos de
sity.)

permanece constante
. Las bandas y los cam-
por la estructura, dis-
los miofilamentos den-
11, 4-12). Hay dos cla-
sos (110-150 Å) y **del-**

gados (50 Å), compuestos, respectivamente, por las proteínas miosina y actina. Consideremos su disposición dentro de un sarcómero. Los filamentos gruesos, de longitud uniforme y equidistantes entre sí, forman un hacecillo en la zona de la banda A, oscura, y son mantenidos en su posición por los ligamientos de la línea M (fig. 4-11). Los filamentos finos, fijados en el plano de la línea Z, se proyectan hacia el interior a partir de cada extremo del sarcómero y penetran en el hacecillo de la banda A. La penetración es de ligera a moderada cuando el músculo está relajado. La zona H, entre los extremos de los filamentos finos, es amplia. Durante la contracción, las líneas Z quedan muy juntas y los filamentos finos penetran más dentro de la banda A, reduciendo la anchura de la zona H. Durante la contracción extrema, los filamentos gruesos y finos pueden solaparse por completo, hasta el punto de alcanzar los finos el centro de la banda A y de terminar los gruesos sobre las líneas Z. Las zonas I y H desaparecen. A lo largo de la contracción, la longitud de los filamentos permanece esencialmente constante; lo que cambia es la cantidad de solapamientos.

¿Qué hace que el movimiento de las dos clases de filamentos esté relacionado? La **teoría del filamento deslizante** de la contracción muscular, propuesta independientemente por los fisiólogos ingleses A. F. Huxley y H. E. Huxley, sostiene que los filamentos gruesos poseen puentes transversales capaces de girar y conectarse a los locus receptores de los filamentos finos. Los puentes se alargan y ejercen una fuerza de tracción sobre los filamentos finos, atrayéndolos hacia el centro de la banda A. La situación de las dos clases de filamentos es tal que cada filamento fino recibe puentes transversales de tres filamentos gruesos (fig. 4-12), de modo que muchos puentes pueden entrar en contacto con cada filamento fino.

¿Cuáles son las características moleculares de los filamentos y puentes que posibilitan el movimiento muscular? Los filamentos gruesos contienen moléculas de miosina y los finos de actina. Las moléculas de miosina tienen una «cabeza» globular y una parte posterior delgada (fig. 4-12). Los extremos posteriores están orientados en direcciones opuestas en las dos mitades del filamento grueso, y las cabezas están dirigidas hacia los lados, formando los puentes transversales (fig. 4-12). Las moléculas de actina son globulares y están dispuestas en dos cadenas entrelazadas. Cuando un puente de miosina entra en movimiento, se fija a un locus activo del filamento de miosina, arrastra al

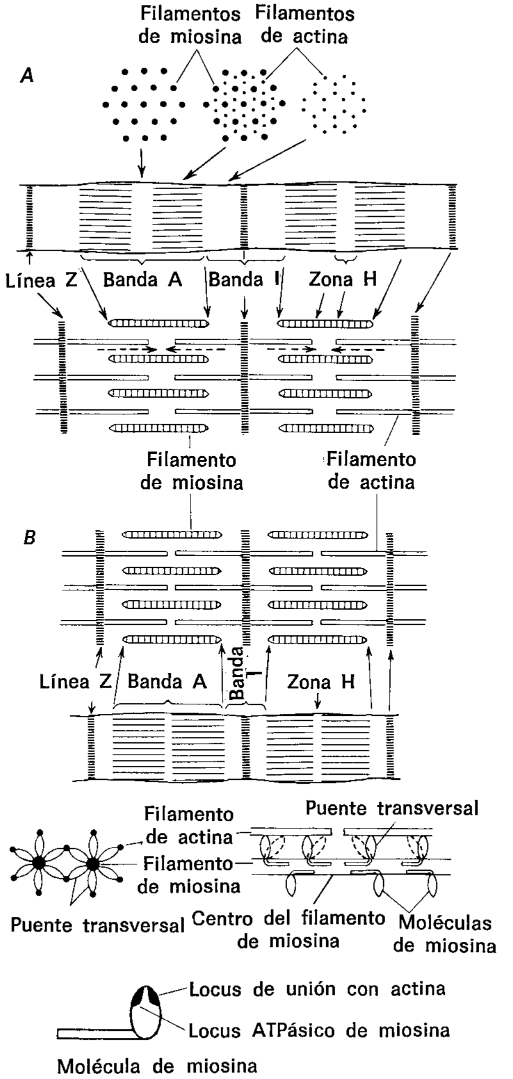


Fig. 4-12 Cambios en una miofibrilla al contraerse y cuando los filamentos de actina y miosina se deslizan unos sobre otros (véase también fig. 5-10). *A.* Miofibrilla en reposo. *Arriba:* Las flechas indican los filamentos de una miofibrilla, vistos en sección transversal, a tres niveles. *Abajo:* Representación esquemática de la posición de los filamentos. *B.* Miofibrilla contraída. *Arriba:* Los filamentos han cambiado de posición pero no de longitud. *Abajo:* Supuesto mecanismo de movimiento de los filamentos. *Izquierda:* Filamentos en sección transversal, donde se ven los puentes transversales formados por las cabezas globulares de las moléculas de miosina. *Derecha:* Vista lateral que muestra el movimiento de las cabezas de las moléculas de miosina, parecido a un trinquete; en las dos mitades de los filamentos de miosina las moléculas están orientadas en direcciones opuestas. Las flechas de trazos en *A* indican la dirección del movimiento de los filamentos de actina. *(Según H. E. Huxley.)*

filamento durante una corta distancia y luego lo suelta para fijarse sobre el siguiente locus activo. La escisión de ATP proporciona la energía necesaria para este movimiento. El fijamiento y la separación de los puentes de miosina tienen lugar del siguiente modo: la cabeza globular de la molécula de miosina contiene un locus de unión con la actina y un locus ATPásico de la miosina. El primero une el puente transversal con la molécula de actina y el segundo realiza la escisión del ATP necesario para el movimiento. Antes de entrar en contacto con la actina, el locus ATPásico escinde el ATP lentamente, pero una vez ha entrado en contacto su actividad se ve muy aumentada. La separación del puente se lleva a cabo mediante la unión de una molécula de ATP con miosina (en presencia de magnesio). Esta reacción hace volver al puente a su estado anterior y lo prepara para que pueda fijarse a un nuevo locus de actina.

¿Qué es lo que inicia y detiene la actividad muscular? Con el músculo en reposo, dos proteínas **reguladoras,** la **troponina** y la **tropomiosina,** asociadas a los filamentos gruesos, impiden que la actina se combine con la miosina y no tiene lugar ninguna contracción. Su efecto inhibidor es eliminado por el calcio. El calcio se une a la molécula de troponina, produciendo un cambio que se transmite por la molécula de tropomiosina y que permite que la actina se combine con la miosina. Los iones de calcio provienen de zonas de almacenamiento del **retículo sarcoplasmático** (fig. 4-13), que se extiende entre las miofibrillas y se comunica con el entorno extracelular, mediante unos pequeños túbulos. (El retículo es semejante al retículo endo-

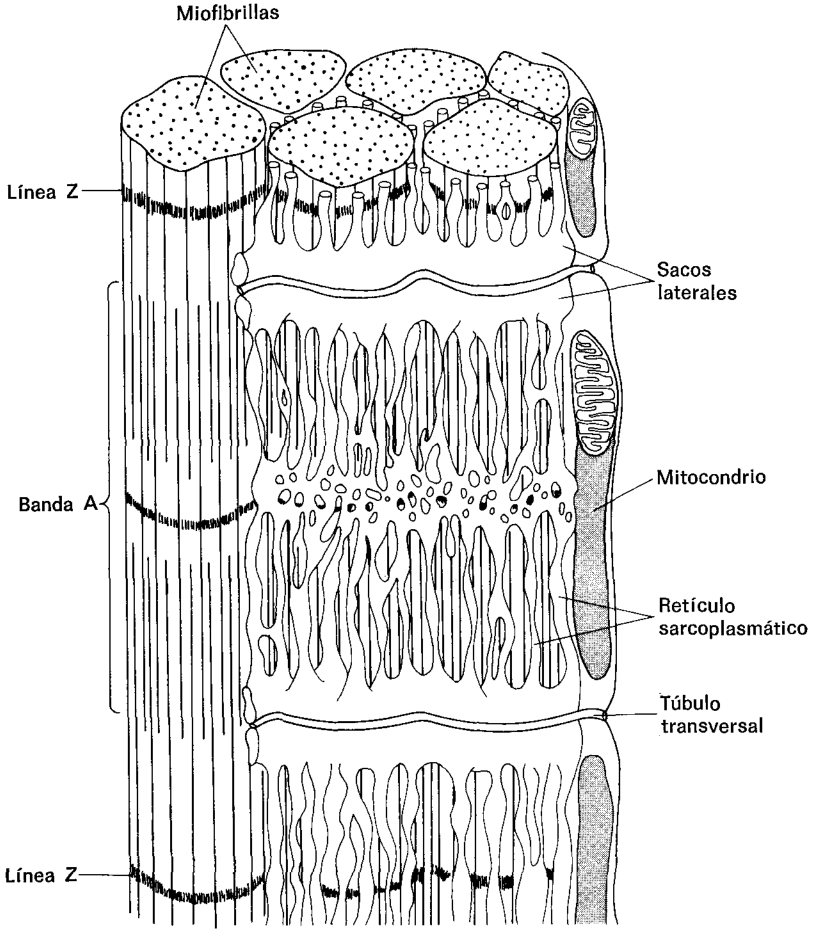


Fig. 4-13 El retículo sarcoplasmático del músculo esquelético. *(De Vander et al., Human physiology, McGraw-Hill, 1975).*

---

plasmático de otra
contracción muscul
gar a la despolariz
rápidamente dirige
cular, haciendo q
nados sean liberad
cese de la activida
ción de Ca y los
vamente a las zo
taurada la inhibic
ras. ¿Cuáles son l
acoplamiento entr
ción muscular? E
vado por neurona
res se hallan en el
En el locus del n
mifica extensamen
a una fibra musc
depresión sobre
denomina placa
el nervio y el mú
muscular. Cuand
esta unión, despol
nerviosa y se libe
entre las membr
beración de Ac
placa motora ter
tación de la mem
Una señal nervio
duran sólo unos
el enzima acetilc
brana muscular,
ve a estar en re
Las fibras mus
nen una serie de
tienen una mem
table en la que
de acción, caract
otras células del
del músculo esq
y función a la
fibras nerviosas (
rre un potencial
por la liberación
seguido de un fl
umbral de estím
responda (respue
ve período de re

4-12 Energía p

La energía pa
procesos biológi

erior y lo prepara para
evo locus de actina.
y detiene la actividad
en reposo, dos proteí-
ina y la **tropomiosina,**
gruesos, impiden que la
niosina y no tiene lugar
fecto inhibidor es elimi-
io se une a la molécula
un cambio que se trans-
ropomiosina y que per-
ine con la miosina. Los
de zonas de almacena-
asmático (fig. 4-13), que
rillas y se comunica con
ediante unos pequeños
ejante al retículo endo-

es

ndrio

lo
lasmático

rsal

nan physiolo-

plasmático de otras células.) En el momento de la contracción muscular un potencial de ación da lugar a la despolarización de los túbulos, a los que rápidamente dirige al interior de la célula muscular, haciendo que los iones de calcio almacenados sean liberados en el citoplasma. Durante el cese de la actividad eléctrica, se detiene la liberación de Ca y los iones son retransportados activamente a las zonas de almacenamiento. Es restaurada la inhibición por las proteínas reguladoras. ¿Cuáles son los mecanismos implicados en el acoplamiento entre la señal nerviosa y la contracción muscular? El músculo esquelético está inervado por neuronas motoras cuyos cuerpos celulares se hallan en el cerebro o en la medula espinal. En el locus del músculo, cada axón motor se ramifica extensamente, y cada rama hace funcionar a una fibra muscular. Una rama termina en una depresión sobre la membrana muscular que se denomina **placa motora terminal;** la unión entre el nervio y el músculo se denomina **unión neuromuscular.** Cuando un potencial de acción llega a esta unión, despolariza a la membrana de la célula nerviosa y se libera **acetilcolina** (Ac) en el espacio entre las membranas nerviosa y muscular. La liberación de Ac origina la despolarización de la placa motora terminal y la expansión de la excitación de la membrana, que inicia la contracción. Una señal nerviosa es breve. Las moléculas de Ac duran sólo unos 5 m antes de ser destruidas por el enzima **acetilcolinesterasa,** liberado por la membrana muscular, y la placa motora terminal vuelve a estar en reposo.

Las fibras musculares y las células nerviosas tienen una serie de características en común. Ambas tienen una membrana celular eléctricamente excitable en la que pueden propagarse los potenciales de acción, característica esta que no se encuentra en otras células del cuerpo. La unión neuromuscular del músculo esquelético se asemeja en estructura y función a la unión sináptica existente entre dos fibras nerviosas (pár. 9-2). En los dos casos, concurre un potencial de acción en la célula receptora por la liberación neural de un transmisor químico, seguido de un flujo de iones. Se debe alcanzar un umbral de estímulo antes de que la célula receptora responda (respuesta del todo o nada), y hay un breve período de resistencia después del estímulo.

4-12 Energía para la contracción muscular

La energía para la contracción muscular y otros procesos biológicos procede, en último término, de la glucosa ($C_6H_{12}O_6$) obtenida en la digestión de los alimentos y transportada por el torrente circulatorio. Cuando se almacena (en el hígado, en los músculos, etc.) se convierte en glucógeno $(C_6H_{12}O_6)_x$. En esencia, entonces el glucógeno se oxida y se transforma en anhídrido carbónico y agua:

$$C_6H_{10}O_5 + 6O_2 \qquad 6CO_2 + 5H_2O + \text{energía}$$

Se había supuesto que el glucógeno se empleaba directamente para liberar energía debido a que cuando un músculo se contrae con fuerza y repetidamente su cantidad disminuye. En realidad, su transformación requiere una serie de reacciones intermedias (véanse pár. 2-24 y figs. 2-18, 2-19).

Además, otras substancias existentes en los músculos intervienen en el ciclo energía-contracción, comprendida la recuperación. Un músculo en reposo contiene 1) trifosfato de adenosina (ATP); 2) fosfocreatina (CP), y 3) glucógeno. En la contracción cada una de estas substancias experimenta transformaciones químicas y *cada reacción desprende mucha energía.* El análisis químico demuestra que (fig. 4-10):

1 El ATP es convertido en difosfato de adenosina (ADP).
2 La fosfocreatina (CP) es descompuesta en creatina, dando su fosfato inorgánico (P_i) al ADP.
3 El glucógeno se convierte en ácido láctico.

La energía de las tres reacciones anteriores se utiliza como sigue:

1 La descomposición del ATP suministra la energía para la contracción muscular.
2 La escisión de la fosfocreatina suministra la energía necesaria para que vuelva a sintetizar el ATP.
3 Las varias reacciones que convierten el glucógeno en ácido láctico suministran la energía necesaria para volver a sintetizar ATP o CP a partir de C y P_i.
4 El oxígeno reacciona con un quinto aproximadamente del ácido láctico para producir la energía necesaria para reconvertir los cuatro quintos restantes en glucógeno.

La escisión de ATP y CP se produce por hidrólisis (adición de agua) y en ella no intervienen oxidaciones; por tanto, puede proseguir en condiciones anaeróbicas (ausencia de oxígeno). En cambio, la reconversión del ácido láctico en glucógeno es aeróbica y requiere el consumo de algo de oxígeno. El «déficit de oxígeno» se produce por la descomposición de la glucosa en ácido láctico cuando hay poco oxígeno. Éste se acumula y debe ser eliminado por oxidación, a través del ciclo del ácido cítrico (pár. 2-25; fig. 4-10), en último lugar, cuando haya oxígeno disponible.

Tanto el ATP como la CP se encuentran en actividad en la mayoría o en todas las células vivientes. Si se extrae ATP y se aplica a un músculo o a filamentos de actomiosina debidamente preparados, el músculo o los filamentos se contraen. La ATPasa actomiosínica es el enzima que cataliza la descomposición del ATP en ADP y fosfato inorgánico. Todas las reacciones —de descomposición y de síntesis— que se producen en los músculos se verifican gracias a enzimas específicos para cada reacción.

Los músculos se contraen para realizar trabajo; aproximadamente un 30 por ciento de la energía empleada sirve para este objeto; el resto produce calor. Unas cuatro quintas partes de todo el calor del organismo tienen este origen.

La fatiga —la incapacidad de continuar las contracciones— es una consecuencia de la acumulación de ácido láctico y del agotamiento del glucógeno y del ATP. Las placas motoras terminales existentes en los músculos se inactivan por el ácido láctico. (Si se impide la formación de ácido láctico por el empleo de un veneno, el ácido yodoacético, los músculos continúan contrayéndose.)

Bibliografía

Las siguientes obras, que estudian el cuerpo animal y el humano, son útiles como bibliografía para los capítulos 4 a 9. En la revista *Scientific American* aparecen numerosos artículos, excelentes y bien ilustrados, sobre temas especiales de este terreno. Estos artículos pueden obtenerse como reimpresiones. También debería consultarse la *Annual Review of Physiology* (Palo Alto, Calif., Annual Reviews, Inc.). Trata una gran variedad de temas sobre fisiología y también incluye información sobre los invertebrados y los vertebrados.

Chapman, C. B., y **J. H. Mitchell.** 1965. The physiology of exercise. *Sci. Am.*, vol. 212, núm. 5, pp. 88-96.

Cohen, C. 1975. The protein switch of muscle contraction. *Sci. Am.*, vol. 233, núm. 5, pp. 36-45. *La contracción del músculo tiene lugar cuando los iones de calcio entran en contacto con dos proteínas: la troponina y la tropomiosina.*

Ganong, W. F. 1977. Review of medical physiology. 8.ª ed. Los Altos, Calif., Lange Medical Publications.

Gordon, M. S. y otros. 1968. Animal function: principles and adaptations. Nueva York, The Macmillan Co. XVI + 560 pp. *Función animal en relación con la supervivencia y los ambientes naturales.*

———, **G. A. Bartholomew, A. D. Grinnell, C. B. Jorgensen,** y **F. N. White.** 1977. Animal physiology: Principles and adaptations. 3.ª ed. Nueva York, The MacMillan Co. XX + 699 pp.

Gray, J. 1968. Animal locomotion. Londres, Weidenfeld and Nicolson, Ltd. XI + 479 pp. *Técnicas de locomoción animal: vertebrados e invertebrados.*

Guyton, A. C. 1977. Basic human physiology: Normal function and mechanism of disease. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XI + 931 pp.

Hayashi, T. 1961. How cells move. *Sci. Am.*, vol. 205, núm. 3, pp. 184-204. *Tanto el batido de los cilios como el movimiento de una ameba y la contracción muscular parecen compartir una unidad molecular subyacente.*

Huddart, H. 1975. The comparative structure and function of muscle. Elmsford, N. Y., Pergamon Press, Inc. VIII + 397 pp. *Se estudia la estructura muscular y la actividad eléctrica y mecánica. Incluye información sobre los músculos viscerales, esqueléticos y cardiacos de los invertebrados y vertebrados.*

Huxley, H. E. 1965. The mechanism of muscular contraction. *Sci. Am.*, vol. 213, núm. 6, pp. 18-27. *La teoría del filamento deslizante de la contracción muscular.*

Katz, B. 1966. Nerve, muscle and synapse. Nueva York, McGraw-Hill Book Co. IX + 193 pp.

McLean, F. C. 1955. Bone. *Sci. Am.*, vol. 192, núm. 2, pp. 84-91. *El esqueleto crece y se renueva en tanto que proporciona un soporte rígido; funciona manteniendo el nivel de calcio en la sangre.*

Merton, P. A. 1972. How we control the contraction of our muscles. *Sci. Am.*, vol. 226, núm. 5, pp. 30-37. *Un servomecanismo semejante al que controla la dirección de un coche dirige los movimientos de los músculos voluntarios.*

Montagna, W. 1956. The structure and function of the skin. Nueva York, Academic Press, Inc. 356 pp. *Texto general que integra la anatomía y la función.*

———. 1959. Comparative anatomy. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. X + 397 pp. *Anatomía comparada de los vertebrados.*

———. 1965. The skin. *Sci. Am.*, vol. 212, núm. 2, pp. 56-66.

Porter, K. R. y **C. Franzini-Armstrong.** 1965. The sarcoplasmic reticulum. *Sci. Am.*, vol. 212, Núm. 3, pp. 72-80.

Prosser C. D. y **F. A. Brown, Jr.** 1973. Comparative animal physiology. 3.ª ed. Filadelfia, W. B. Saun-

ontacto con dos proteí-
miosina.
medical physiology. 8.ª
e Medical Publications.
Animal function: prin-
va York, The Macmillan
animal en relación con
ientes naturales.
. D. Grinnell, C. B. Jor-
77. Animal physiology:
3.ª ed. Nueva York, The
o.
tion. Londres, Weiden-
+ 479 pp. *Técnicas de*
ados e invertebrados.
nan physiology: Normal
disease. Filadelfia, W.
pp.
ove. *Sci. Am.*, vol. 205,
el batido de los cilios
ameba y la contracción
una unidad molecular

parative structure and
ord, N. Y., Pergamon
e estudia la estructura
trica y mecánica. Inclu-
músculos viscerales, es-
os invertebrados y ver-

anism of muscular con-
, núm. 6, pp. 18-27. *La*
ante de la contracción

e and synapse. Nueva
. IX + 193 pp.
. *Am.*, vol. 192, núm. 2,
y se renueva en tanto
rígido; funciona man-
en la sangre.
control the contraction
ol. 226, núm. 5, pp. 30-
nejante al que controla
ige los movimientos de

ure and function of the
ic Press, Inc. 356 pp.
anatomía y la función.
tomy. Nueva York, John
pp. *Anatomía compa-*

Am., vol. 212, núm. 2,

nstrong. 1965. The sar-
Am., vol. 212, Núm. 3,

Jr. 1973. Comparative
Filadelfia, W. B. Saun-

ders Co. XXII + 966 pp. *Incluye vertebrados e invertebrados.*

Romer, A. S. 1962. The vertebrate body. 3.ª ed. Filadelfia, W. B. Saunders Co. VIII + 627 pp., 407 figs. *Estructura y función.*

Satir, P. 1974. How cilia move. *Sci. Am.*, vol. 231, núm. 4, pp. 44-52. *Los cilios son máquinas moleculares accionadas por el ATP.*

Scheer, B. T. 1948. Comparative physiology. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. X + 563 pp., 73 figs. *Protozoos a vertebrados.*

———. 1963. Animal physiology Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XI + 409 pp., ilus. *Incluye material bioquímico.*

Smith, D. S. 1965. The flight muscles of insects. *Sci. Am.*, vol. 212, núm. 6, pp. 76-88. *Las alas de algunos insectos baten cientos de veces por segundo; sus músculos esclarecen la función general del músculo.*

Vander, A. J., J. H. Sherman y **Dorothy S. Luciano.** 1975. Human physiology: The mechanisms of body function. 2.ª ed. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. VII + 614 pp. *Numerosas y excelentes ilustraciones.*

Yapp, W. B. 1960. An introduction to animal physiology. 2.ª ed. Nueva York, Oxford University Press. XIX + 423 pp., 49 figs. *Incluye invertebrados y vertebrados.*

5

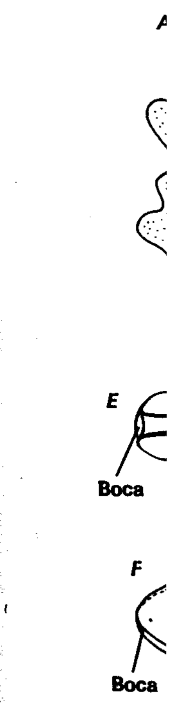
Sistemas digestivos y metabolismo

Las plantas verdes forman sus tejidos a partir de substancias inorgánicas mediante el proceso fotosintético, empleando la energía del sol (caps. 1 y 12). Los animales obtienen su alimento de las plantas u otros animales a los que se comen. El alimento sirve para dos fines: como combustible para suministrar energía al cuerpo y como fuente de substancias para el crecimiento y regeneración. Una vez obtenido (alimentación), se descompone en substancias químicas sencillas (digestión) y luego pasa a las células y tejidos del cuerpo (absorción), donde es utilizado (metabolismo).

5-1 Alimentación

Los animales difieren mucho en sus costumbres alimentarias. Algunos insectos se alimentan de los tejidos o líquidos de una sola especie de plantas o de la sangre de una especie animal determinada, pero la mayoría de los animales utilizan clases de alimento muy variadas. El ganado vacuno, los ciervos, los roedores y los insectos, que comen hojas y tallos de plantas, se denominan **herbívoros;** los gatos, los tiburones, las moscas de la carne y muchos animales marinos cuya alimentación consiste en gran parte, o exclusivamente, en otros animales, se llaman **carnívoros;** y los que, como el hombre, los osos, las ratas y otros, utilizan tanto alimentos de origen vegetal como animal, se denominan **omnívoros;** los buitres y algunos insectos que se alimentan de animales muertos se llaman **necrófagos;** algunas ranas, lacértidos, aves y mamíferos que se alimentan fundamentalmente de insectos se denominan **insectívoros.** Los paramecios, y algunos otros protozoos, algunas anémonas de mar, ciertos peces y los renacuajos que se alimentan de trozos pequeños, vivos o muertos, como el plancton, reciben el nombre de **micrófagos.** En cambio, la mayor parte de los animales superiores, comprendido el hombre, que ingieren materiales mayores, se denominan **macrófagos.** Otros animales se alimentan de líquidos, como los mosquitos y las garrapatas, que chupan la sangre, y los áfidos, que sorben los líquidos vegetales.

El sistema digestivo de los distintos animales (fig. 5-1) difiere en su forma general, en sus detalles anatómicos y en los procesos fisiológicos según la naturaleza del alimento, el modo de vida y otros factores. Todos los métodos para coger el alimento y emplearlo se parecen en el hecho de que las substancias del ambiente externo se ponen en contacto íntimo con las superficies membranosas in-



ternas en l
absorción.

5-2 Inverte

Muchos pr
nentes para
bas emiten
to de su c
cula de ali
tiva del ci
En el para
un surco
cilios, que
cia una «b
digestivas
ducción de
rriente de

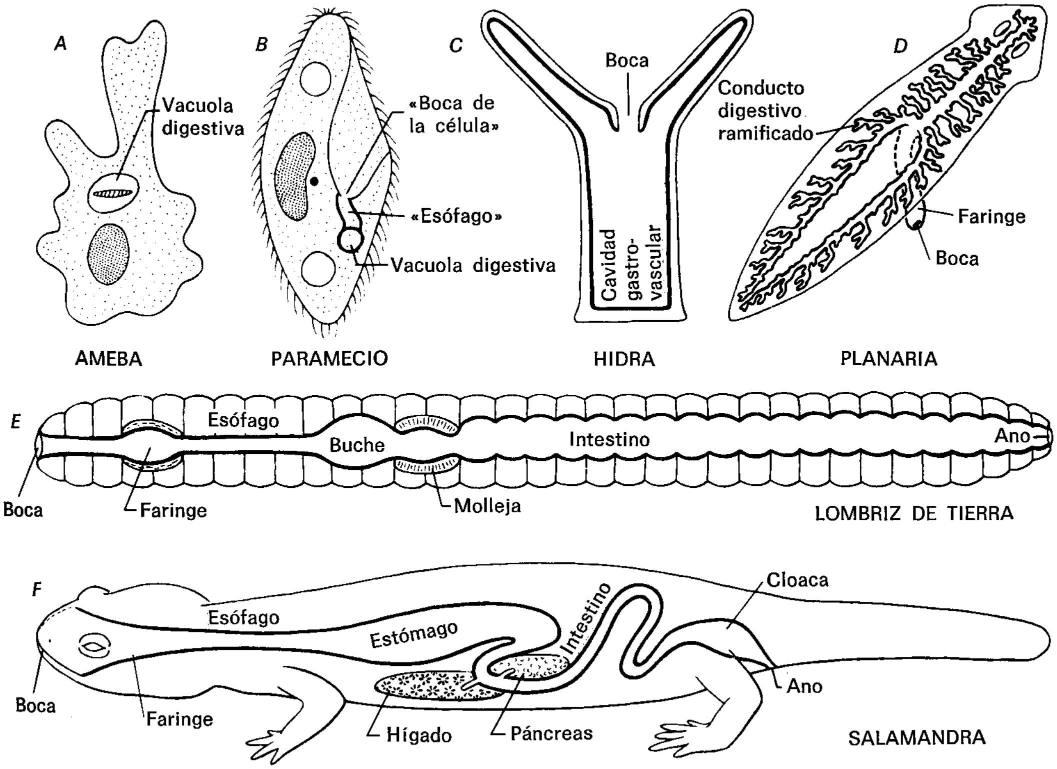

A
Vacuola digestiva
AMEBA
B
«Boca de la célula»
«Esófago»
Vacuola digestiva
PARAMECIO
C
Boca
Cavidad gastro- vascular
HIDRA
D
Conducto digestivo ramificado
Faringe
Boca
PLANARIA
E
Esófago
Buche
Intestino
Ano
Boca
Faringe
Molleja
LOMBRIZ DE TIERRA
F
Esófago
Estómago
Intestino
Cloaca
Ano
Boca
Faringe
Hígado
Páncreas
SALAMANDRA

Fig. 5-1 Tipos de sistemas digestivos en los animales; esquemáticos. *A.* Ameba, el alimento entra por cualquier punto de la célula. *B.* Paramecio, con una boca celular definida. *C.* Hidra, boca y cavidad digestiva en forma de saco. *D.* Planaria, boca y tubo digestivo ramificado, pero sin ano. *E.* Lombriz de tierra, tubo digestivo con secciones diferenciadas, completo, con boca y ano terminales, *F.* Vertebrado, tubo digestivo completo y parcialmente arrollado, con partes especializadas y glándulas digestivas, y ano en la base de la cola.

que, como el hombre,
tilizan tanto alimentos
mal, se denominan **om-**
os insectos que se ali-
s se llaman **necrófagos;**
aves y mamíferos que
ente de insectos se de-
paramecios, y algunos
émonas de mar, ciertos
se alimentan de trozos
como el plancton, re-
gos. En cambio, la ma-
periores, comprendido
eriales mayores, se de-
animales se alimentan
uitos y las garrapatas,
áfidos, que sorben los

los distintos animales
a general, en sus deta-
cesos fisiológicos según
l modo de vida y otros
para coger el alimento
el hecho de que las
erno se ponen en con-
icies membranosas internas en las cuales se verifica la digestión y la absorción.

5-2 Invertebrados

Muchos protozoos carecen de estructuras permanentes para coger y digerir el alimento. Las amebas emiten lóbulos (pseudópodos) en cualquier punto de su cuerpo unicelular para rodear una partícula de alimento; éste pasa a una **vacuola digestiva** del citoplasma para su digestión (fig. 15-4). En el paramecio y otros protozoos ciliados existe un **surco oral** externo y permanente, tapizado por cilios, que conduce las partículas alimenticias hacia una «boca celular», de donde pasan a vacuolas digestivas y son digeridos (figura 15-22). La conducción de alimento a la boca gracias a una corriente de agua producida por cilios es un método empleado por muchos animales, desde los protozoos a los cordados inferiores.

Las esponjas capturan y digieren su alimento microscópico mediante **coanocitos** flagelados que tapizan unos conductos interiores del animal; por ello la digestión es **intracelular,** como en los protozoos. En la digestión intracelular, las pequeñas partículas alimenticias, englobadas mediante **fagocitosis** en la superficie celular, son rodeadas por vacuolas en cuyo interior han sido liberados enzimas digestivos probablemente transportados sobre todo por los lisosomas. Los cnidarios tienen una **boca** que comunica con una **cavidad digestiva** (gastrovascular) en forma de saco, tapizada por una capa de células digestivas especiales (fig. 17-2). Los gusanos planos (excepto las tenias) poseen boca y un **tubo digestivo** (cavidad gastrovascular) ramificado que se extiende por todas partes del cuerpo (fig. 18-1). En los dos últimos grupos el tubo digestivo es **celenterónico** (incompleto) ya que los alimentos entran por el mismo orificio (la boca) por el que salen los residuos de la digestión. En los celentéreos y en los gusanos planos, sobre el alimento que entra en el tubo digestivo actúan enzimas secretados por células glandulares del revestimiento interno. Se trata de digestión **extracelular** en una cavidad digestiva, como en los animales superiores; no obstante, parte del alimento que no ha sido totalmente digerido pasa al interior de células que tapizan la cavidad para que se realice allí una digestión **intracelular.**

En la mayor parte de los demás invertebrados existe un tubo digestivo dentro del cuerpo. Es externo en el sentido de abrirse al exterior (boca, ano) y estar separado de los espacios internos del cuerpo por membranas semipermeables. Se denomina **enterónico** (completo) porque el alimento entra *por la boca, pasa por varios órganos para ser* almacenado, digerido y absorbido, y los residuos que quedan son expulsados por el ano en el extremo opuesto. Sus partes son diferentes en los animales pertenecientes a distintos grupos (caps. 19 a 26), pero los nombres con que se las designa indican algo de su función. La lombriz de tierra, por ejemplo, tiene una **boca** con labios carnosos para coger el alimento, una **faringe** muscular que lo succiona y lo lubrica mediante secreciones mucosas, un **esófago** delgado que conduce el alimento al dilatado **buche** para almacenarlo, una **molleja** de paredes musculosas donde el alimento es triturado entre partículas de arena, y un **intestino** largo con prolongaciones laterales ciegas que proporcionan una mayor superficie para la absorción de las substancias digeridas (fig. 22-3). Los residuos no digeridos salen al exterior por el ano, situado en el extremo posterior del cuerpo. En otros anélidos, los calamares, los pulpos, los erizos de mar y muchos artrópodos, existen mandíbulas con dientes. En la mayoría de los moluscos la boca tiene una rádula (fig. 21-16) provista de numerosos dientes córneos con los cuales raen las partículas alimenticias. Las piezas bucales de los artrópodos son apéndices *modificados; las de los insectos pueden estar adaptadas* a la masticación o a la succión (cap. 25, tabla 25-2).

5-3 Vertebrados [1]

El aparato digestivo de casi todos los vertebados está constituido por las siguientes partes esenciales (figs. 5-2 y 5-3): 1) la **boca** y la **cavidad bucal** suelen poseer **dientes** para coger, desgarrar o masticar el alimento, y la **lengua** (exceptuando a los peces) puede ayudar en la captura y manejo del mismo; en la mayoría de los vertebrados terrestres las **glándulas salivales** secretan saliva para lubricar el *alimento e iniciar la digestión;* 2) la **faringe** contiene aberturas branquiales en los peces y anfibios acuáticos, pero no tiene función digestiva directa; 3) el **esófago** (citofaringe) es un tubo elástico que transporta el alimento por la región del corazón y de los pulmones; 4) el **estómago** es un saco ancho donde se almacena el alimento y empieza la digestión; 5) el **intestino delgado,** que es un tubo estrecho, replegado o arrollado, constituye el tramo principal para la digestión y absorción del alimento; 6) el **intestino grueso (colon)** es la porción donde tiene lugar la absorción de la sal y el agua, la digestión parcial de algo de celulosa por las bacterias y la acumulación de los residuos no digeridos (heces) para ser expulsados mediante 7) la **cloaca,** que *termina en el* 8) **ano.** En los *tiburones,* anfibios, reptiles y aves la cloaca sirve también de

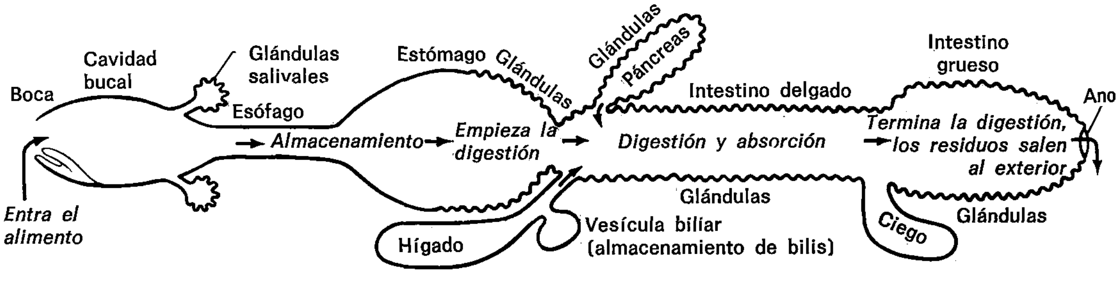


Fig. 5-2 Esquema de la estructura y actividades que tienen lugar en el tubo digestivo de un vertebrado. La línea ondulada indica las áreas glandulares.

---

[1] En las figuras sobre «estructura general» de los capítulos 28-34, puede compararse el sistema digestivo y otros sistemas de órganos de las varias clases de vertebrados.

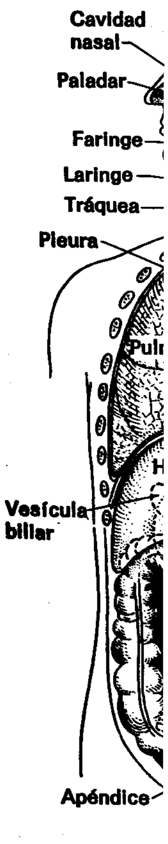


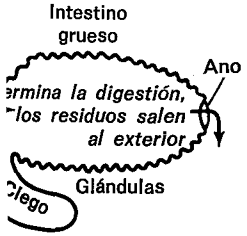
Fig. 5-3 El sist

salida para lo
xuales, pero
orificios sepa
falta en la m
vertebrados
tivas, el hígad
ductos a la p
Típicament
tes tanto en
ferior, except
unas pocas f
La mayoría
dientes sencil
las superficie
labios flexibl
mente para
tean o desga
muchas lo tr
embargo, los
mente de div

nerosos dientes córneos
tículas alimenticias. Las
odos son apéndices mo-
os pueden estar adapta-
succión (cap. 25, tabla

si todos los vertebados
ıientes partes esenciales
y la **cavidad bucal** sue-
er, desgarrar o masticar
xceptuando a los peces)
a y manejo del mismo;
rtebrados terrestres las
saliva para lubricar el
ión; 2) la **faringe** con-
en los peces y anfibios
nción digestiva directa;
es un tubo elástico que
la región del corazón y
mago es un saco ancho
nto y empieza la diges-
do, que es un tubo es-
do, constituye el tramo
y absorción del alimen-
(colon) es la porción
ión de la sal y el agua,
go de celulosa por las
de los residuos no di-
pulsados mediante 7) la
) **ano.** En los tiburones,
cloaca sirve también de

ctura general» de los ca-
se el sistema digestivo y
as varias clases de verte-


Intestino
grueso
Ano
rmina la digestión,
los residuos salen
al exterior
Glándulas
iego

vo de un ver-

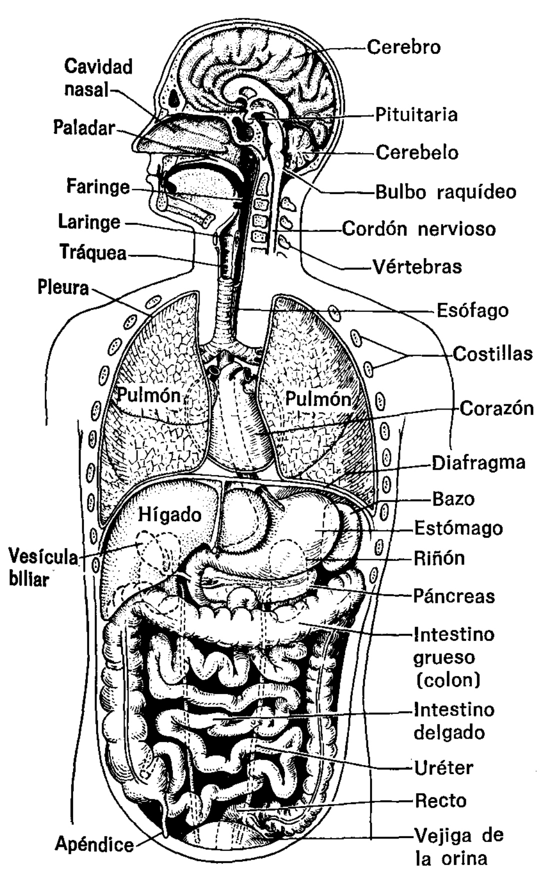

Cerebro
Cavidad nasal
Pituitaria
Paladar
Cerebelo
Faringe
Bulbo raquídeo
Laringe
Cordón nervioso
Tráquea
Vértebras
Pleura
Esófago
Costillas
Pulmón
Pulmón
Corazón
Diafragma
Bazo
Hígado
Estómago
Vesícula biliar
Riñón
Páncreas
Intestino grueso (colon)
Intestino delgado
Uréter
Recto
Vejiga de la orina
Apéndice

Fig. 5-3 El sistema digestivo del cuerpo humano.

salida para los desechos excreticios y las células sexuales, pero en la mayoría de mamíferos existen orificios separados para estas funciones; la cloaca falta en la mayoría de los mamíferos. En todos los vertebrados existen dos grandes glándulas digestivas, el **hígado** y el **páncreas,** unidas mediante conductos a la parte superior del intestino delgado.

Típicamente, todos los vertebrados tienen **dientes** tanto en la mandíbula superior como en la inferior, excepto las aves vivientes, las tortugas y unas pocas formas especializadas de otras clases. La mayoría de los peces, anfibios y reptiles tienen dientes sencillos, delgados y cónicos, adheridos a las superficies óseas (caps. 29-32). En ausencia de labios flexibles, estos dientes les sirven principalmente para coger el alimento. Algunas aves picotean o desgarran el alimento con sus picos, pero muchas lo tragan entero. Entre los mamíferos, sin embargo, los dientes de un individuo son generalmente de diversos tipos, diferenciados para cortar, desgarrar, desmenuzar o triturar, según el tipo de alimento que les es habitual (párs. 34-8, 34-19). Los dientes humanos son más uniformes en cuanto a forma y tamaño (pár. 36-5). Estructuralmente, un diente tiene una capa externa dura, de esmalte, un relleno de dentina, más blanda, y una parte central constituida por la pulpa viva regada por vasos sanguíneos e inervada (fig. 5-4). Los dientes de los mamíferos y de algunos reptiles tienen su raíz insertada en alvéolos de la mandíbula ósea.

5-4 Alimento y digestión

Los alimentos vegetales y animales que consumen los animales están constituidos de proteínas, hidratos de carbono y grasas, juntamente con vitaminas, minerales y agua. El agua y las sales inorgánicas pueden ser absorbidas del tubo digestivo sin experimentar ninguna transformación, pero las materias orgánicas deben transformarse antes de que puedan utilizarse. Algunos alimentos sólo están sujetos a la alteración química, como ocurre en los organismos microscópicos de que se alimentan los protozoos y otros pequeños animales, los líquidos de las plantas que chupan los áfidos y las abejas, la sangre que chupan los gusanos parásitos, sanguijuelas o insectos, y las mayores que capturan los celentéreos y las estrellas de mar. Otros muchos animales utilizan alimento que debe ser reducido físicamente antes de que la digestión química pueda producirse eficazmente. Esto se lleva a cabo mediante dientes existentes en la boca o en otras partes (faringe de algunos peces, estómago de los

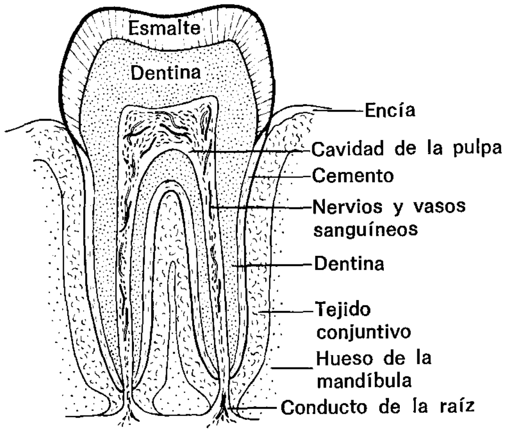

Esmalte
Dentina
Encía
Cavidad de la pulpa
Cemento
Nervios y vasos sanguíneos
Dentina
Tejido conjuntivo
Hueso de la mandíbula
Conducto de la raíz

Fig. 5-4 Sección aumentada de un diente humano en la mandíbula. Compárese con la figura 34-13.

cangrejos), o bien los alimentos son triturados en la molleja, como en las aves y las lombrices de tierra. Los carnívoros, como los tiburones, los grandes peces, las serpientes, los halcones, las lechuzas, los gatos y otros, tragan el alimento entero o en pedazos grandes y su desmenuzamiento físico se realiza en el estómago por acción muscular. Otros peces y los mamíferos herbívoros que se alimentan de materias vegetales mastican el alimento completamente antes de que puedan digerirlo. Los insectos y muchos vertebrados terrestres tienen glándulas salivales que secretan líquidos para humedecer el alimento cuando se mastica y engulle.

5-5 Enzimas digestivos

Los aspectos químicos de la digestión consisten en la reducción de complejas substancias orgánicas existentes en el alimento a moléculas más simples que puedan pasar a través de las células del epitelio digestivo para entrar en los líquidos y células del cuerpo. Las proteínas se reducen a aminoácidos, las grasas a ácidos grasos y glicerina, y los hidratos de carbono a azúcares sencillos *(monosacáridos)*, como la glucosa. Estos cambios son realizados todos ellos por los fermentos digestivos o enzimas (pár. 2-19).

Los enzimas los producen todos los animales, desde los protozoos hasta los mamíferos, pero no en todos los animales existe el mismo número y clases de enzimas. Puede observarse cómo el alimento contenido en una vacuola, dentro de un protozoo, cambia gradualmente de forma y tamaño a medida que los enzimas actúan sobre él. La reacción de la vacuola cambia de ácida a alcalina durante el proceso, lo que puede comprobarse mediante colorantes indicadores. Por consiguiente, el citoplasma tiene la propiedad de secretar enzimas y también substancias que cambian la reacción (pH) del líquido de la vacuola. En los invertebrados inferiores los enzimas son secretados por células presentes en algunas o en todas las partes del tubo digestivo, pero en los animales superiores sólo son secretados por glándulas o células existentes en ciertas partes de él. En los vertebrados, algunas se producen en las glándulas salivales o en el esófago, y otras regularmente en el estómago, el intestino delgado y la mayoría en el páncreas (fig. 5-2).

5-6 El proceso digestivo en el hombre

En la ingestión de alimento por la boca intervienen conjuntamente los labios, la lengua y los dientes. Los labios flexibles son muy sensibles a los caracteres físicos y a la temperatura del alimento, pero no al gusto. La lengua, que tiene músculos en tres planos, posee una gran facilidad de movimiento y de cambio de forma para manejar el alimento; en su superficie están concentrados los botones gustativos (fig. 9-12). Los dientes están especializados para cortar y triturar el alimento.

El alimento es lubricado por la **saliva** secretada por tres pares de **glándulas salivales;** las submaxilares, las sublinguales y las parótidas (fig. 5-5). Se producen aproximadamente unos 1000 cm^3 por día, principalmente a las horas de comer. La secreción es un acto reflejo (pár. 9-10) estimulado por las sensaciones gustativas del alimento o incluso por la vista o el olor del mismo que, literalmente, «nos hace la boca agua». La intensidad del estímulo está claramente relacionada con el contenido en agua del alimento: el pan seco en la boca estimula una secreción copiosa, el pan húmedo mucho menos y el agua en absoluto.

La saliva contiene una proteína, la mucina, que sirve de lubricante, y un enzima, la **ptialina (amilasa salival);** este último, en el medio alcalino normal de la boca, reduce los almidones primero a fragmentos polisacáridos y luego al disacárido maltosa (azúcar de malta). La acción es más rápida en el almidón cocido, pero en general es ligera porque el alimento está poco tiempo en la boca. La masticación contribuye a la digestión del almidón porque desmenuza el alimento, lo mezcla con el enzima y alarga el tiempo de exposición a la ptialina. El almidón requiere aproximadamente una hora para ser digerido. La acción de la ptialina continúa dentro de la masa de alimento, en el estómago, hasta que penetra en él el jugo gástrico ácido. Aproximadamente un 50 por ciento de la digestión del almidón es completada por la ptialina durante su paso por el estómago.

Después que un bocado de alimento ha sido masticado por los dientes y mezclado con la saliva, la lengua, por acción voluntaria, lo mueve hacia atrás, hacia la faringe, y allí forma con él un bolo compacto. El resto del proceso de la deglución es involuntario y consiste en una secuencia de movimientos reflejos. La respiración es inhibida, la laringe se eleva y la glotis se cierra. El paladar blando se eleva para cerrar la cavidad nasal. A medida que el bolo alimenticio va pasando hacia atrás, presiona la epiglotis hacia abajo de forma que cubra la glotis cerrada, y el esfínter hipofaríngeo se abre (fig. 5-5). El fallo de cualquiera de estos reflejos tiene por consecuencia «la deglución por el

Fig.
y la

camino falso»:
ringe, y el atr
vulsiva para el
de un bolo po
onda de cont
las paredes de
por el esfínter
el estómago.

Todos los m
to por el tub
verifican por u
micas de los
les y circulare
Este proceso
ción alternad
tubo se dilata
mo y luego
desciende por
ticio hasta el
tritura y mez
En el intestin
rante largo ti
dividir el con
te, para pone
pared intestin
tenido.

5-7 El estón

Este órgano e
recibe los ali
son tratados
poco a poco,
namiento tien

sensibles a los carac-
ıra del alimento, pero
tiene músculos en tres
idad de movimiento y
anejar el alimento; en
dos los botones gusta-
s están especializados
ıento.
ɔor la **saliva** secretada
salivales; las submaxi-
parótidas (fig. 5-5). Se
ınos 1000 cm³ por día,
le comer. La secreción
0) estimulado por las
limento o incluso por
que, literalmente, «nos
ıtensidad del estímulo
con el contenido en
eco en la boca estimu-
l pan húmedo mucho
).
ıteína, la mucina, que
zima, la **ptialina (ami-**
el medio alcalino nor-
almidones primero a
uego al disacárido mal-
cción es más rápida en
general es ligera por-
tiempo en la boca. La
digestión del almidón
nto, lo mezcla con el
le exposición a la ptia-
aproximadamente una
acción de la ptialina
de alimento, en el es-
en él el jugo gástrico
ı 50 por ciento de la
ıpletada por la ptialina
ıago.
de alimento ha sido
nezclado con la saliva,
ıtaria, lo mueve hacia
forma con él un bolo
eso de la deglución es
na secuencia de movi-
ión es inhibida, la la-
ierra. El paladar blan-
vidad nasal. A medida
pasando hacia atrás,
bajo de forma que cu-
sfínter hipofaríngeo se
cualquiera de estos re-
ı «la deglución por el

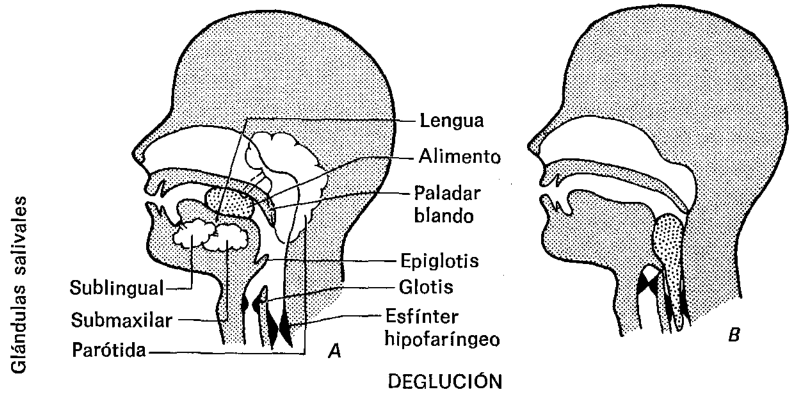


Fig. 5-5 *A.* El alimento en la boca antes de la deglución; vía respiratoria con la epiglotis elevada y la glotis cerrada. *B.* Cierre del conducto nasal y la tráquea durante la deglución.

camino falso»: el bolo alimenticio entra en la laringe, y el atragantamiento va seguido de tos convulsiva para eliminar el obstáculo. El paso normal de un bolo por el esófago es consecuencia de una onda de contracción muscular que desciende por las paredes del esófago hasta que el alimento pasa por el esfínter gastroesofágico (cardias) y entra en el estómago.

Todos los movimientos que desplazan el alimento por el tubo digestivo debajo de la faringe, se verifican por una lenta contracción y relajación rítmicas de los músculos involuntarios, longitudinales y circulares, existentes en las paredes del tubo. Este proceso se denomina **peristalsis.** Por una acción alternada de los músculos, el diámetro del tubo se dilata primero en cualquier punto del mismo y luego se reduce. Una onda contráctil que desciende por el esófago conduce el bolo alimenticio hasta el estómago. En éste la acción alternada tritura y mezcla el alimento con las secreciones. En el intestino, este movimiento, que continúa durante largo tiempo, sirve para dividir y volver a dividir el contenido, para mezclarlo completamente, para poner nuevas partes en contacto con la pared intestinal y para desplazar lentamente el contenido.

5-7 El estómago

Este órgano es una cámara de almacenamiento que recibe los alimentos de una comida. En ella éstos son tratados física y químicamente, y luego pasan, poco a poco, hacia el intestino delgado. El almacenamiento tiene lugar principalmente en la parte superior (fondo) del estómago y la acción muscular principalmente en la central (cardíaca) y en la inferior (pilórica). La parte inferior termina con la válvula pilórica, un músculo circular situado en la unión con el intestino. El estómago es importante porque su secreción tiene un efecto antiséptico sobre las bacterias que existen en el alimento y porque el jugo gástrico realiza una digestión parcial de las proteínas. No obstante, la extirpación quirúrgica del estómago no es necesariamente mortal para el hombre, puesto que los alimentos pueden ser digeridos completamente en el intestino.

Las paredes del estómago contienen glándulas gástricas (se estima que hay unos 35 millones) que secretan el jugo gástrico. Los primeros estudios sobre el jugo gástrico fueron realizados por William Beaumont (1785-1853) en un hombre —Alexis St. Martin— cuyo estómago había sido parcialmente destruido por un balazo en 1822. La herida se curó dejando una fístula permanente (una abertura hacia el exterior). Durante varios años, Beaumont recogió y analizó muestras de jugo gástrico y probó su acción sobre distintos alimentos; de esta manera se adquirieron los primeros conocimientos de los procesos digestivos.

En las secreciones gástricas hay **mucina,** que lubrica el bolo alimenticio, **ácido clorhídrico** (aproximadamente 0,2 por ciento), liberado por las **células parietales** del estómago y enzimas. La reacción ácida del jugo gástrico (pH de 1 aproximadamente) es bien conocida gracias a la desagradable experiencia del vómito. Para producir esta acidez, el jugo gástrico debe secretar iones de hidrógeno contra un amplio gradiente de concentración. La concentración iónica en el estómago puede ser 3 millones de veces la de la sangre. El mecanismo se desconoce, pero las células parietales poseen una extensa superficie secretora de numerosos canales intracelulares asociados con muchos mitocondrios grandes que proporcionan la energía para el transporte iónico.

De entre los enzimas gástricos, la **pepsina,** liberada por las **células principales** del estómago, escinde parcialmente las proteínas (dando polipéptidos como las proteosas y las peptonas) y la **renina** determina la coagulación de la caseína de la leche. Ocurre principalmente en animales jóvenes. (La renina extraída del estómago de vaca se emplea para formar el cuajo en la fabricación de queso.) Por término medio el hombre secreta de 2000 a 3000 cm^3 de jugo gástrico cada día. La mezcla de partículas alimenticias parcialmente digeridas y de los fluidos secretados que se acumulan en el estómago se denomina **quimo.** Puesto que el estómago secreta enzimas proteolíticos y ácidos, ¿por qué no se autodigiere? Los siguientes factores parecen ser los responsables de la protección del epitelio gástrico: 1) un moco ligeramente alcalino, 2) una baja permeabilidad a la absorción de iones de hidrógeno, 3) las densas uniones intercelulares «a prueba de escapes» y 4) el rápido reemplazamiento celular.

5-8 El intestino

El intestino delgado es un tubo estrecho de unos 7,6 metros de longitud. Los primeros 25 centímetros aproximadamente constituyen el duodeno, la larga parte central es el yeyuno, y el resto, de 120-150 cm, es el íleon. Cuando el alimento semilíquido (quimo) ha pasado por la válvula pilórica al duodeno, estimula la secreción del jugo pancreático y de líquidos por parte de las glándulas tubulares

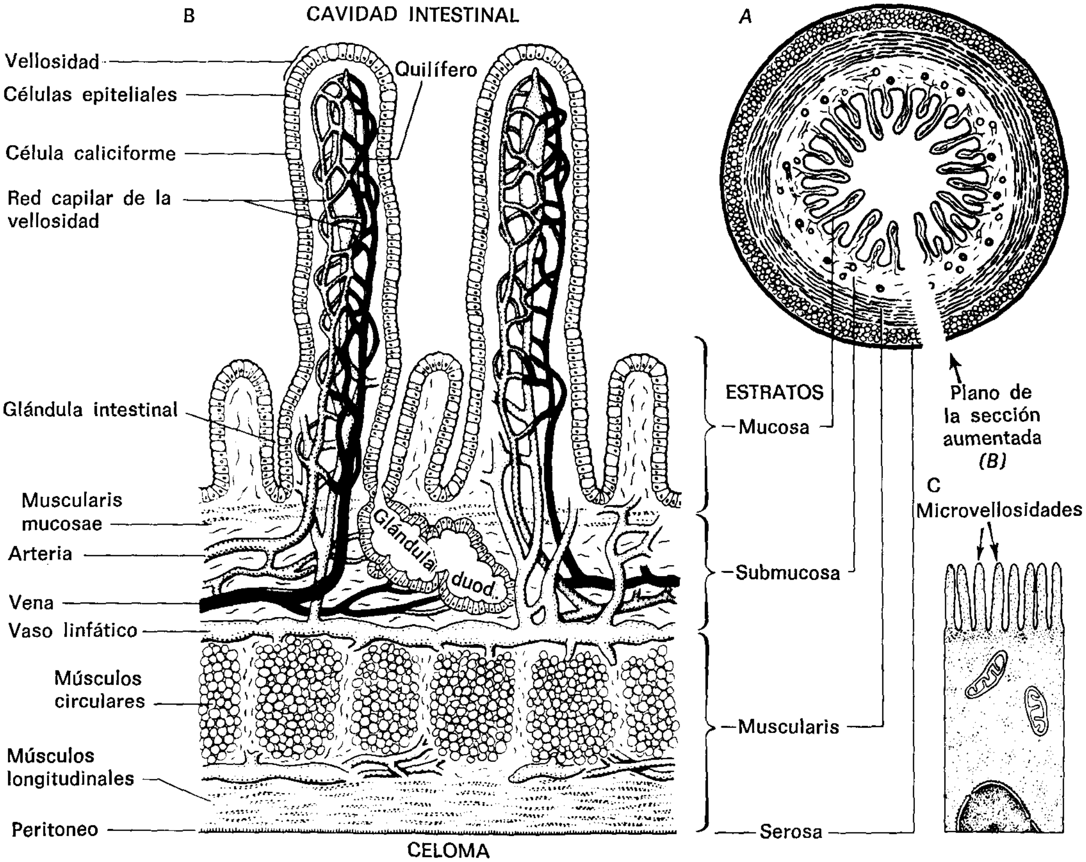

B
CAVIDAD INTESTINAL
Vellosidad
Células epiteliales
Célula caliciforme
Red capilar de la vellosidad
Quilífero
Glándula intestinal
Muscularis mucosae
Arteria
Vena
Vaso linfático
Músculos circulares
Músculos longitudinales
Peritoneo
Glándula duod.
CELOMA
A
ESTRATOS
Mucosa
Submucosa
Muscularis
Serosa
Plano de la sección aumentada (B)
C
Microvellosidades

Fig. 5-6 Estructura del intestino delgado (duodeno): *A.* Sección transversal. *B.* Sección longitudinal esquemática, aumentada. *C.* Microvellosidades sobre la superficie de una célula epitelial intestinal, x 7000.

---

existentes e
del intestir
contiene va
quimotripsi
ponen las
ácidos; la
ridos en u
pletando la
la **lipasa** p
en glicerin
descompon
bonatos, se
pancreático
ciendo que
mente alcal
intestino y
tuar los en
es de 500 a
este líquid
quimo, hac
alcalino.

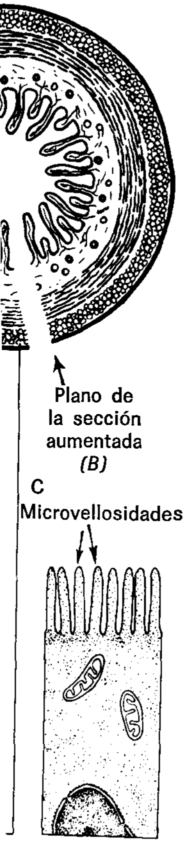
Un terce
se añade
biliar. Este
tiene sales
grasas, al r
(emulsión).
de 250 a 1
cerca o en
ducto panc
(unos 33 r
se interrun
por ejempl
fección de
liares pasa
cen la icte
de la piel.

El **híga**
más de se
relacionad
del cuerp
glucosa (e
ministro r
2) intervi
la concen
interviene
productos
amoníaco

[1] De he
tripsinóge
do en el
proteasa
teroquina

¿por qué no se auto-
res parecen ser los res-
del epitelio gástrico:
llino, 2) una baja per-
le iones de hidrógeno,
elulares «a prueba de
emplazamiento celular.

ubo estrecho de unos
primeros 25 centíme-
ituyen el duodeno, la
ino, y el resto, de 120-
el alimento semilíqui-
la válvula pilórica al
n del jugo pancreático
as *glándulas tubulares*



ón longitudi-
itelial intes-

---

existentes en la replegada pared y en otras partes del intestino (fig. 5-6). La secreción pancreática contiene varios enzimas, entre ellos la **tripsina**[1], la **quimotripsina** y la **carboxipeptidasa,** que descomponen las proteínas y los polipéptidos en aminoácidos; la **amilasa,** que descompone los polisacáridos en una mezcla de glucosa y maltosa, completando la acción comenzada por la ptialina; y la **lipasa** pancreática, que descompone las grasas en glicerina y ácidos grasos, etc.; otros enzimas descomponen los ácidos nucleicos, etc. Los bicarbonatos, secretados por las células del conducto pancreático, neutralizan al ácido clorhídrico, haciendo que el contenido del intestino sea débilmente alcalino. Esto evita que se pueda ulcerar el intestino y crea un ambiente en el que pueden actuar los enzimas pancreáticos. La secreción diaria es de 500 a 1000 cm^3. Los carbonatos existentes en este líquido neutralizan el ácido clorhídrico del quimo, haciendo el contenido intestinal débilmente alcalino.

Un tercer líquido, la **bilis** (que no es un enzima), se añade procedente del hígado por el conducto biliar. Este líquido, que es amarillo verdoso, contiene sales biliares que facilitan la digestión de las grasas, al reducirlas físicamente a pequeñas gotitas (emulsión). El hígado secreta la bilis a un ritmo de 250 a 1000 ml por día y se vierte en el duodeno, cerca o en el lugar mismo donde se halla el conducto pancreático. Una pequeña cantidad de bilis (unos 33 ml) se almacena en la vesícula biliar. Si se interrumpe mecánicamente la salida de la bilis, por ejemplo por la presencia de cálculos o por infección del conducto biliar, ciertos pigmentos biliares pasan hacia el torrente circulatorio y producen la ictericia, con el característico tono amarillo de la piel.

El **hígado,** la mayor glándula del cuerpo, además de secretar bilis, realiza otras varias funciones relacionadas con el tubo digestivo y otras partes del cuerpo (fig. 5-10). En resumen: 1) almacena glucosa (en forma de glucógeno) y verifica un suministro regular al cuerpo cuando éste la necesita; 2) interviene en la síntesis de proteínas, regulando la concentración de aminoácidos en la sangre; 3) interviene en la destrucción y eliminación de los productos nitrogenados de desecho, convierte el amoníaco (producto tóxico del metabolismo proteínico) en urea y contribuye a la eliminación de venenos, y 4) forma una substancia (factor antipernicioso) que contribuye a la formación de nuevos glóbulos rojos viejos 5) produce heparina, un anticoagulante sanguíneo; 6) almacena vitaminas; y 7) está implicado en el metabolismo hormonal.

Las glándulas de la mucosa del intestino delgado secretan un bicarbonato neutralizador de los ácidos y grandes cantidades de moco, pero, en esencial, ningún enzima. Existe una gran actividad celular, con el consiguiente reemplazamiento de todo el epitelio intestinal cada 36 horas aproximadamente.

El **intestino grueso, o colon,** sirve principalmente para almacenar y concentrar los residuos no digeridos o indigeribles y expulsarlos a través del recto y del ano. Conserva el agua al absorberla de la masa que la contiene y capta activamente el sodio y las *pequeñas cantidades de vitamina* (H y K) sintetizadas por las bacterias intestinales. Los restos de alimento, juntamente con bacterias, moco y células muertas de la pared intestinal, forman las **heces** que de vez en cuando son expulsadas. El alimento suele pasar de la boca al extremo del intestino delgado en unas 4,5 horas; pero los residuos pueden retenerse durante más tiempo, incluso durante 24 horas, en el colon. Durante este tiempo hay una intensa acción bacteriana. Las bacterias que sobreviven a la acidez estomacal se multiplican rápidamente, y algunas producen una putrefacción más o menos intensa, especialmente en el colon, donde se forman diversos gases (nitrógeno, H_2S, CO_2). Aproximadamente el 50 por ciento del peso seco de las heces son bacterias.

5-9 Control de la digestión

Las actividades musculares y secretoras del tubo gastrointestinal están influidas por 1) nervios autónomos (principalmente fibras simpáticas y del vago), 2) plexos nerviosos internos que se encuentran en el interior del mismo tubo y 3) hormonas secretadas por las glándulas gastrointestinales. El control es principalmente automático e implica respuestas reflejas a las características físicas y químicas del alimento. Los receptores del tubo inician los reflejos cortos y se sirven de los plexos neurales de las paredes del tubo. Muchos de los movimientos peristálticos son de este tipo. Los receptores de dentro y de fuera del tubo pueden ser los causantes de los reflejos más largos; pueden estar implicados el sistema nervioso central y otros cen-

---

[1] De hecho secretada por el páncreas en forma de tripsinógeno inactivo; sólo después de haber penetrado en el intestino delgado se convierte en una tripsina proteasa activa y es activada en él por la proteína enteroquinasa de las células de la pared intestinal.

tros más elevados. De este modo, el alimento que entra por la boca estimula la secreción salival al activar las células gustativas, las cuales emiten impulsos nerviosos que, a través de nervios sensitivos, pasan al «centro salival» del bulbo raquídeo. Desde aquí, fibras motoras del sistema nervioso autónomo (en especial fibras parasimpáticas) llevan impulsos a las glándulas salivales (fig. 9-9). Simultáneamente se secreta jugo gástrico en el estómago, como demostró Ivan Pavlov (1849-1936). Se cortó el esófago de un perro y los dos extremos seccionados se hicieron aflorar al exterior, a nivel del cuello. Al poner alimento en la boca del animal, su estómago secretaba jugo gástrico a pesar de no haber llegado a él el bolo alimenticio. La secreción exocrina del páncreas y la secreción de bilis son también estimuladas por la presencia de alimento en la boca. Las emociones pueden tener una gran *influencia en las actividades del tubo digestivo. Por* ejemplo, la tristeza y el miedo tienden a inhibir la *movilidad gástrica y la cólera tiende a aumentarla.*

Las glándulas gastrointestinales endocrinas son estimuladas por indicadores neurales y hormonales y directamente por la química del contenido intestinal. En un animal normal, cuando la comida entra en el estómago, estimula la secreción de **gastrina** (una hormona) por parte de las células del estómago, y ésta determina a su vez la secreción de *más jugo gástrico. El flujo de jugo pancreático* también se encuentra bajo control hormonal (figura 5-7). El quimo, cuando entra en el duodeno, estimula la secreción de hormonas (cap. 8) a partir de las células de la pared intestinal. Éstas son transportadas por el torrente circulatorio hasta el páncreas. El ácido del quimo origina la secreción de **secretina,** que fomenta la secreción del bicarbonato pancreático, alcalino, en el páncreas. (La *producción de bicarbonato es estimulada también* por la secreción de gastrina.) Los fragmentos de

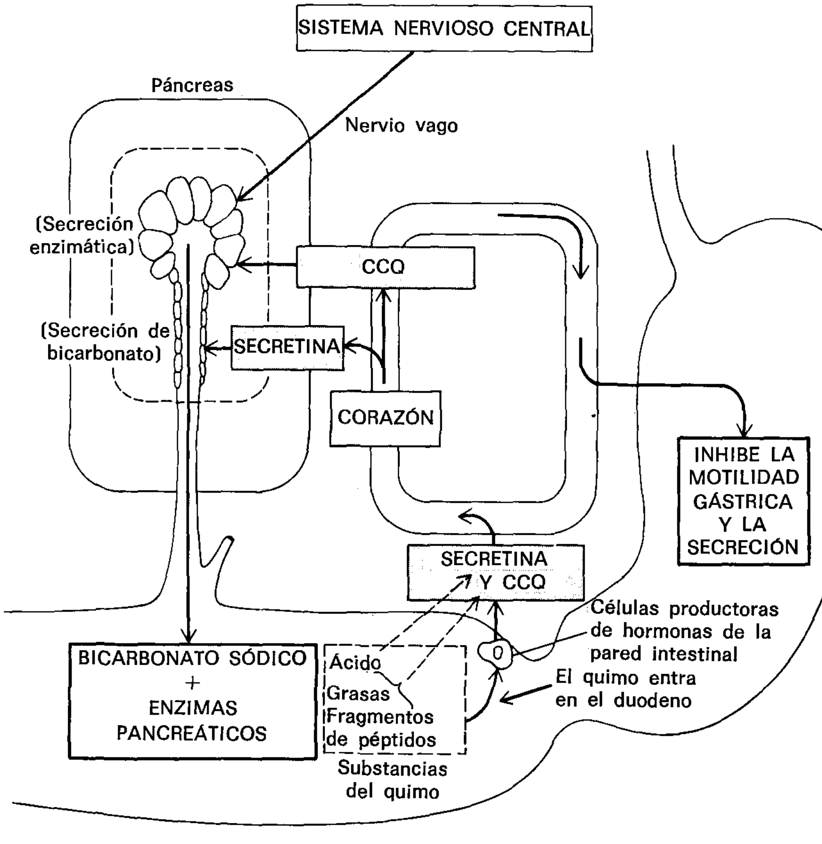

SISTEMA NERVIOSO CENTRAL
Páncreas
Nervio vago
(Secreción enzimática)
CCQ
(Secreción de bicarbonato)
SECRETINA
CORAZÓN
INHIBE LA MOTILIDAD GÁSTRICA Y LA SECRECIÓN
SECRETINA Y CCQ
Células productoras de hormonas de la pared intestinal
El quimo entra en el duodeno
BICARBONATO SÓDICO + ENZIMAS PANCREÁTICOS
Ácido
Grasas
Fragmentos de péptidos
Substancias del quimo

Fig. 5-7 Vías implicadas en la secreción del jugo pancreático. *(Según Vander et al., Human physiology, McGraw-Hill, 1975.)*

---

grasas y pépti
de **colecistoqui**
timula el flujo
gastrina tambi
enzimas.) El ju
la vesícula bili
El jugo pancre
jugo gástrico,
su propia secr
con los reflejos
trica y la sec
realice la dige
más en el duo
gestivo influye
cia un proces

5-10 Absorci

El intestino d
ción, proceso
gestión. A tr
tancias químic
el torrente cir
po para ser t
ra emplearse
perficie absor
la de un tub
mucosa intest
minutas proy
proyecciones
des, en la su
ra 5-6). Cada
neos y un **vas**
células del e
Los produc
teínas y de lo
azúcares sin
(contra el gr
las células d
palmente a l
con la vena
dos al hígado
de las grasas
nectan con e
del intestino
po para forn
que a su vez
corazón (cap

5-11 Metab

Cuando los
último dest

lera tiende a aumen-

inales endocrinas son
neurales y hormona-
uímica del contenido
rmal, cuando la comi-
imula la secreción de
arte de las células del
su vez la secreción de
de jugo pancreático
ontrol hormonal (figu-
entra en el duodeno,
monas (cap. 8) a par-
d intestinal. Éstas son
circulatorio hasta el
o origina la secreción
a secreción del bicar-
, en el páncreas. (La
s estimulada también
.) Los fragmentos de

Human phy-

grasas y péptidos promueven el desprendimiento de **colecistoquinina** (CCQ, pancreomicina), que estimula el flujo de los enzimas pancreáticos. (La gastrina también promueve la secreción de estos enzimas.) El jugo pancreático y la CCQ hacen que la vesícula biliar se contraiga y descargue la bilis. El jugo pancreático, por ser alcalino, neutraliza al jugo gástrico, ácido, eliminando así el estímulo de su propia secreción. La secretina y la CCQ, junto con los reflejos neurales, inhiben la movilidad gástrica y la secreción, con lo que permiten que se realice la digestión del quimo antes de que entre más en el duodeno. Así, cada fase del proceso digestivo influye en las demás y tiene por consecuencia un proceso coordinado.

5-10 Absorción

El intestino delgado es la principal área de absorción, proceso que completa la finalidad de la digestión. A través de la pared intestinal las substancias químicas derivadas del alimento entran en el torrente circulatorio y se distribuyen por el cuerpo para ser transformadas en tejidos vivos o para emplearse en la producción de energía. Su superficie absorbente es unas 600 veces mayor que la de un tubo liso, debido a los repliegues de la mucosa intestinal y a los 4 millones o más de diminutas proyecciones o **vellosidades,** provistas de proyecciones aún más pequeñas, o **microvellosidades**, en la superficie de sus células epiteliales (figura 5-6). Cada vellosidad contiene capilares sanguíneos y un **vaso quilífero** central. Las paredes de las células del epitelio intestinal son semipermeables.

Los productos finales de la digestión de las proteínas y de los hidratos de carbono (aminoácidos y azúcares simples) son activamente transportados (contra el gradiente de concentración) a través de las células de la mucosa intestinal, y van principalmente a los capilares sanguíneos que conectan con la vena porta hepática, desde donde son llevados al hígado. Los productos finales de la digestión de las grasas entran en los vasos quilíferos, que conectan con el sistema linfático. Los vasos linfáticos del intestino se unen a los de otras partes del cuerpo para formar un ancho tronco, el tronco torácico, que a su vez penetra en el sistema venoso cerca del corazón (cap. 6; fig. 6-7).

5-11 Metabolismo

Cuando los productos de la digestión llegan a su último destino transportados por la sangre, pueden ser: 1) descompuestos químicamente para suministrar energía (catabolismo), almacenada como ATP y liberada cuando es necesaria para las células, 2) almacenados en forma de glucógeno —almidón animal— o de grasa de reserva, o 3) convertidos en nuevas estructuras celulares (anabolismo). La síntesis y la descomposición transcurren simultáneamente en todas las células vivas. Los dos procesos se hallan en equilibrio dinámico, dominando uno u otro en diferentes momentos y lugares (figuras 5-9 y 5-10). Los procesos catabólicos que utilizan la glucosa para suministrar energía se estudian en el párrafo 2-24.

El hígado desempeña un papel central en este proceso, pues recibe la glucosa procedente del intestino y transportada por la sangre, y la convierte en glucógeno. Éste es: 1) almacenado en el hígado para ser empleado entre las comidas reconvertido en glucosa; 2) llevado gradualmente al torrente circulatorio para mantener un nivel bastante constante de glucosa (azúcar en sangre), que es de 0,1 por ciento aproximadamente. El nivel de azúcar en la sangre está regulado en gran parte por las hormonas insulina y glucagón, producidas por los islotes de Langerhans, en el páncreas (pár. 8-9). La mayor parte del ácido láctico producido en los músculos es también transportado por la sangre al hígado, donde se convierte en glucógeno hepático. Existe, pues, una circulación constante de los hidratos de carbono dentro del cuerpo (fig. 5-10).

Cuando se toman hidratos de carbono en exceso, pueden convertirse en grasas por la conversión a 2 unidades de carbono mediante glucólisis y un proceso similar al curso inverso de oxidación β para formar ácidos grasos (fig. 2-9). Las grasas se almacenan en las células adiposas existentes entre los músculos, debajo de la piel y en todas las partes del cuerpo. En los vertebrados no mamíferos y en algunos invertebrados pueden almacenarse en estructuras especiales, los **cuerpos grasos,** comúnmente localizados en la cavidad abdominal. Las grasas se forman también a partir de ácidos grasos y glicerina absorbidos por los quilíferos y transportados en el sistema linfático.

5-12 Utilización

Las alteraciones metabólicas que experimenta el alimento dentro del cuerpo para proporcionar energía son un proceso oxidativo análogo a la combustión pero mucho más complejo (pár. 2-24). El calor de la combustión de cualquier compuesto se

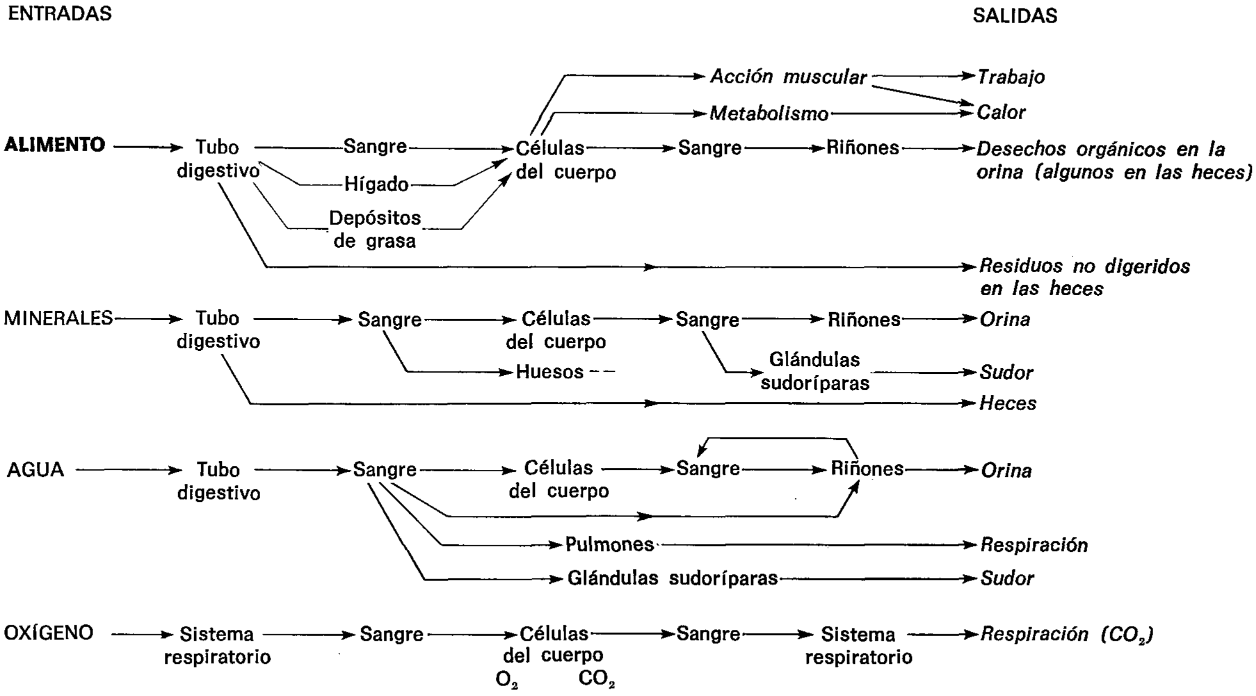

ENTRADAS
SALIDAS
ALIMENTO
Tubo digestivo
Sangre
Hígado
Depósitos de grasa
Células del cuerpo
Acción muscular
Metabolismo
Sangre
Riñones
Trabajo
Calor
Desechos orgánicos en la orina (algunos en las heces)
Residuos no digeridos en las heces
MINERALES
Tubo digestivo
Sangre
Células del cuerpo
Huesos
Sangre
Riñones
Glándulas sudoríparas
Orina
Sudor
Heces
AGUA
Tubo digestivo
Sangre
Células del cuerpo
Sangre
Riñones
Orina
Pulmones
Respiración
Glándulas sudoríparas
Sudor
OXÍGENO
Sistema respiratorio
Sangre
Células del cuerpo
O_2
CO_2
Sangre
Sistema respiratorio
Respiración (CO_2)

Fig. 5-8 Esquema de las entradas y salidas del cuerpo.

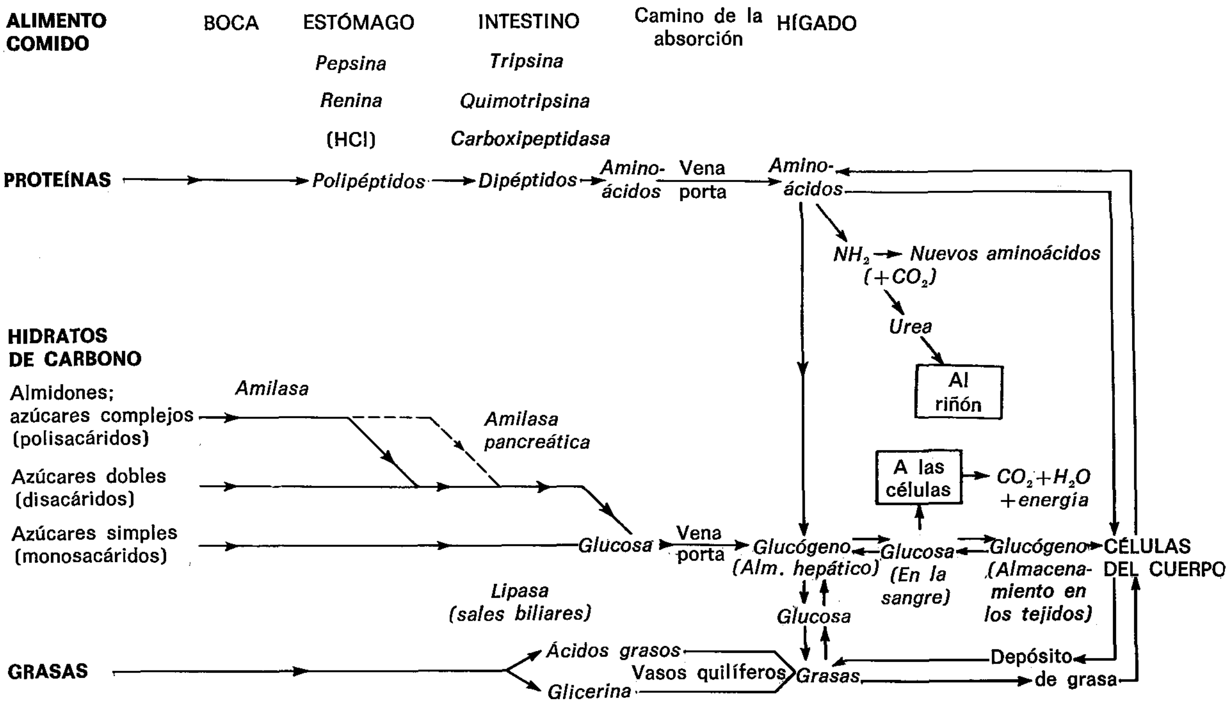

ALIMENTO COMIDO
BOCA
ESTÓMAGO
INTESTINO
Camino de la absorción
HÍGADO
Pepsina
Renina
(HCl)
Tripsina
Quimotripsina
Carboxipeptidasa
PROTEÍNAS
Polipéptidos
Dipéptidos
Amino-ácidos
Vena porta
Amino-ácidos
NH_2 → Nuevos aminoácidos
(+CO_2)
Urea
Al riñón
HIDRATOS DE CARBONO
Almidones; azúcares complejos (polisacáridos)
Amilasa
Amilasa pancreática
Azúcares dobles (disacáridos)
Azúcares simples (monosacáridos)
Glucosa
Vena porta
Glucógeno (Alm. hepático)
Glucosa (En la sangre)
A las células
CO_2+H_2O +energía
Glucógeno (Almacenamiento en los tejidos)
CÉLULAS DEL CUERPO
Glucosa
Lipasa (sales biliares)
GRASAS
Ácidos grasos
Glicerina
Vasos quilíferos
Grasas
Depósito de grasa

Fig. 5-9 Historia del alimento en el cuerpo, desde la boca y a través de los procesos de digestión y distribución, comprendiendo algunas funciones del hígado. *(Adaptado de Weisz,* **1954.)**

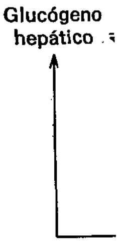

Glucógeno hepático

Fig. 5-10 Esq carbono.

registra en
necesario pa
a 15° C. En
grande o kil
experimento
lor energétic
tancias alim
grasas, 9,3;
les el valor
urea y algu
de las prot
la grasa es
en el cuerp

La cantid
las funcione
do no está
denomina r
humano va
es aproxima
día (70 × 2
rimientos d
edad de 25
bajo norma
mujer; para
bre y 1700
liza trabajo
para la mu
valor calór
ción del al
debería ten
de calorías
diferencias
tiroides (p
ciones del

El tanto

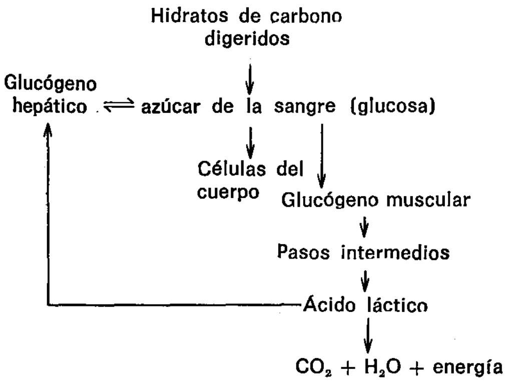


Fig. 5-10 Esquema de la utilización de los hidratos de carbono.

registra en calorías (cal). Una caloría es el calor necesario para elevar en 1° C un gramo de agua, a 15° C. En el metabolismo la unidad es la caloría grande o kilocaloría (kcal): 1 kcal = 1000 cal. Los experimentos de laboratorio demuestran que el valor energético de las tres clases principales de substancias alimenticias es: hidratos de carbono, 4,1; grasas, 9,3; proteínas, 5,5 (aunque en los animales el valor de las proteínas es de 4,1 porque la urea y algunos otros productos del metabolismo de las proteínas no son oxidados). Por lo tanto, la grasa es un combustible de alto valor energético en el cuerpo animal.

La cantidad de energía necesaria para mantener las funciones vitales de un animal en reposo, cuando no está digiriendo o absorbiendo alimento, se denomina **ritmo metabólico basal.** Para un adulto humano varón, de 25 años y 70 kg de peso, a 37° C es aproximadamente de 1 kcal/kg/h, o 1700 kcal/día (70 × 24 = 1680). En la vida activa, los requerimientos de energía diaria en kilocalorías, a la edad de 25 años, son: para un obrero con un trabajo normal, 3200 para el hombre y 2300 para la mujer; para un obrero sedentario, 2400 para el hombre y 1700 para la mujer; para un obrero que realiza trabajos pesados, 4000 para el hombre y 2800 para la mujer. Se estima que un 10 por ciento del valor calórico se pierde en la preparación y cocción del alimento, o no es absorbido, pérdida que debería tenerse en cuenta al determinar el número de calorías. Otras variables son consecuencia de diferencias en el funcionamiento de la glándula tiroides (párrafo 8-4), de la edad, de las proporciones del cuerpo y de la temperatura ambiental.

El tanto por ciento de alimento realmente absorbido de la cantidad total ingerida indica el grado o la eficacia de la utilización. Éste varía mucho según la composición de los alimentos y las necesidades específicas de cada animal. La carne y otras substancias de origen animal se utilizan casi completamente (se absorbe el 95 por ciento o más), mientras que los alimentos de origen vegetal se utilizan menos; su eficacia depende de la cantidad de material indigerible. Las semillas suelen producir porcentajes más elevados de alimento utilizable que las hojas o tallos.

Un recuento diario de la entrada y salida de cada grupo de substancias demuestra que el cuerpo animal se halla en un estado de equilibrio. Las demandas son mayores en los individuos en crecimiento o en los que realizan trabajos físicos pesados, en comparación con los individuos sedentarios. Este equilibrio se mantiene gracias a la utilización selectiva de las diversas substancias que componen la dieta. Se rompe si falta algún elemento esencial o irreemplazable y también si la cantidad total de alimento no es suficiente para los requerimientos mínimos del organismo. Por consiguiente, la dieta debe ser adecuada tanto cualitativa como cuantitativamente.

5-13 Clases de alimento

Lo que se acaba de decir demuestra que la cantidad de alimento no es el único criterio para determinar si una dieta es adecuada. Una «dieta equilibrada» es una mezcla de alimentos que contienen todas las substancias esenciales para el desarrollo, crecimiento y conservación del individuo. Las más importantes de éstas son los hidratos de carbono, las grasas y las proteínas. Además, las proteínas deben contener la mayor parte de los aminoácidos que suministran al cuerpo los materiales de construcción necesarios para sintetizar sus propias proteínas.

Ciertas substancias adicionales, los **elementos inorgánicos** (minerales) y las **vitaminas,** son esenciales en una dieta equilibrada. La mayor parte de las dietas contienen cantidades adecuadas de estas substancias, por lo que su necesidad no se sospechó hasta hace poco. Mediante experimentos se ha demostrado que pequeñas cantidades de hierro, cobre, cinc, manganeso, cobalto y yodo son **oligoelementos** necesarios para los animales; y varias vitaminas son vitales para la salud normal, el crecimiento y la reproducción.

El yodo constituye un ejemplo de oligoelemento necesario. Desde hace cientos de años se sabe que la deficiencia de yodo produce una enfermedad llamada bocio, que se manifiesta por la aparición de una especie de tumor en la región del cuello (párrafo 8-4). El bocio resulta del mal funcionamiento de la glándula tiroides, la cual, en ausencia de yodo, no puede producir la hormona tiroxina necesaria para la regulación del metabolismo. El yodo constituye el 65 por ciento del peso de la molécula de tiroxina, pero no se necesita más que una parte por un millón en el torrente circulatorio ya que la glándula tiroides puede acumular y almacenar yodo hasta que se alcanza el nivel necesario. Las pequeñas cantidades de yodo que se requieren se suministran actualmente, en las áreas en donde no se halla naturalmente, en el alimento o en el agua mediante el empleo de «sales yodadas».

Otra enfermedad debida a una deficiencia alimenticia es la anemia, determinada por insuficiencia de hierro. La mayor parte (el 66 por ciento) de este elemento se halla en la hemoglobina de la sangre; se halla hierro adicional en el hígado, el bazo y la medula ósea, donde se forman los glóbulos rojos.

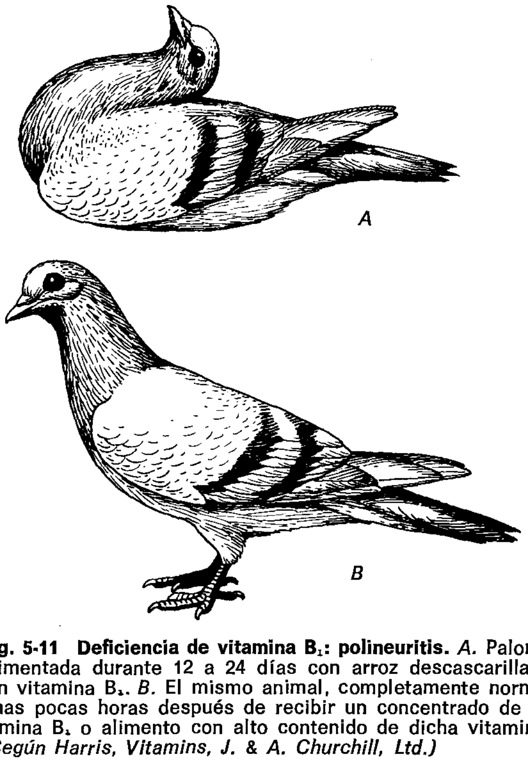


Fig. 5-11 Deficiencia de vitamina B_1: polineuritis. *A.* Paloma alimentada durante 12 a 24 días con arroz descascarillado sin vitamina B_1. *B.* El mismo animal, completamente normal unas pocas horas después de recibir un concentrado de vitamina B_1 o alimento con alto contenido de dicha vitamina. *(Según Harris, Vitamins, J. & A. Churchill, Ltd.)*

La adición de pequeñas cantidades de ciertos antibióticos al alimento de las gallinas y de los mamíferos domésticos se ha comprobado que aumenta marcadamente el ritmo del crecimiento, por disminuir la cantidad de organismos patógenos en el tubo digestivo. No obstante, esta ventaja puede perderse si organismos patógenos resistentes invaden a los animales.

5-14 Vitaminas (tabla 5-1)

Estas son substancias orgánicas, generalmente de origen vegetal, necesarias para el crecimiento de los animales. Se sospechó su existencia a fines del siglo XIX, cuando se descubrió que una dieta de hidratos de carbono puros, grasas y proteínas no es suficiente para mantener la vida. Eijkman (1858-1930) fue el primero en provocar una enfermedad originada por la dieta: la polineuritis en las gallinas (fig. 5-11) alimentadas exclusivamente con arroz descascarillado. La semejanza entre esta enfermedad y la enfermedad humana del beriberi le indujo a curar numerosos casos de esta enfermedad, en Java, con extracto de cascarilla de arroz. Éste y otros factores nutricios se denominaron posteriormente vitaminas; el factor de la polineuritis se denominó vitamina B_1. En los últimos cincuenta años la mayor parte de vitaminas han sido aisladas, cristalizadas, determinadas químicamente y sintetizadas. Bastan pequeñas cantidades de las vitaminas para que sus efectos se manifiesten. Un hombre medio necesita sólo de 1 a 2 mg diarios de vitamina B_1, de ordinario suministrada por el pan integral o los cereales. Las dietas bien equilibradas suelen contener una cantidad suficiente de todas las vitaminas para mantener normal la salud. Algunas propagandas modernas son falsas al decir que las personas sometidas a una dieta normal necesitan tomar regularmente concentrados de vitaminas.

Los hábitos alimentarios y los métodos de preparación del alimento pueden tener por consecuencia deficiencias vitamínicas. El pan blanco y los alimentos en conserva suelen ser deficientes; el calor de la cocción destruye algunas vitaminas y otras se pierden al tirar el agua después de la cocción. Los frutos y verduras crudos son interesantes en la dieta porque conservan sus vitaminas. No obstante, el almacenamiento prolongado puede originar la pérdida de las vitaminas.

Las dietas restringidas de algunos pueblos tienen por consecuencia enfermedades por carencia

TABLA 5-1
LAS VITAMINA

Nombre, fórn y efecto princ
Vitaminas liposolubles
A $(C_{20}H_{30}O)$ antixeroftálr
D $(C_{28}H_{44}O)$ antirraquític
E o tocoferol $(C_{29}H_{50}O_2)$ antiestéril
K $(C_{31}H_{46}O_2)$ antihemorrá
Vitaminas hidrosolubles
B *«complejo»*
Tiamina (B_1) $(C_{12}O_{17}ON_4$ antineurític
Riboflavina (E $(C_{17}H_{20}O_6N$
Ácido nicotín o niacina $(C_6H_5NO_2)$ antipelágric

TABLA 5-1

LAS VITAMINAS Y SUS CARACTERÍSTICAS

Nombre, fórmula y efecto principal	Fuentes importantes	Funciones fisiológicas	Resultado de la deficiencia o ausencia (en el hombre, salvo indicación contraria)
Vitaminas liposolubles			
A ($C_{20}H_{30}O$) antixeroftálmica	La *forma vegetal* (caroteno, $C_{40}H_{56}$) en las hojas verdes, zanahorias, etc.; se transforma en el hígado en la *forma animal* ($C_{20}H_{30}O$), presente en el aceite de hígado de pescado (tiburones); ambas formas se hallan en la yema de huevo, mantequilla y en la leche.	Conserva la integridad de los tejidos epiteliales, especialmente las mucosas. Es necesaria para regenerar la púrpura retiniana del ojo.	Xeroftalmía (córnea seca, falta la secreción de lágrimas), frinodermia (piel de sapo). Ceguera nocturna. Retraso del crecimiento. Desnutrición en las aves.
D ($C_{28}H_{44}O$) antirraquítica	Aceite de hígado de pescado, especialmente en el atún, y menos en el bacalao; también se produce por exposición de la piel a las radiaciones ultravioletas.	Regula el metabolismo del calcio y el fósforo; promueve la absorción de calcio en el intestino necesaria para el crecimiento normal y mineralización de los huesos.	Raquitismo en los jóvenes (huesos blandos, débiles, a menudo deformados). Osteomalacia (huesos blandos), especialmente en las mujeres de Oriente.
E o tocoferol ($C_{29}H_{50}O_2$) antiestéril	Hojas verdes, aceite de germen de trigo y otras grasas vegetales.	Antioxidativa; mantiene la integridad de las membranas.	Esterilidad en los machos de gallos y ratas; degeneración de los testículos, con pérdida de la espermatogénesis. Muerte de los embriones. «Parálisis mamaria» y distrofia muscular en los animales jóvenes.
K ($C_{31}H_{46}O_2$) antihemorrágica	Hojas verdes; también en ciertas bacterias como las de la flora intestinal.	Esencial para la formación de protrombina en el hígado, necesaria para la coagulación de la sangre.	La sangre no coagula.
Vitaminas hidrosolubles			
B *«complejo»* Tiamina (B_1) ($C_{12}O_{17}ON_4S$) antineurítica	Levadura, germen de los cereales, especialmente trigo, cacahuetes, otras semillas de leguminosa, yema de huevo, hígado y carne de cerdo.	Necesaria para el metabolismo de los hidratos de carbono. El pirofosfato de tiamina es un coenzima esencial en el metabolismo del piruvato. (Estimula el crecimiento de las raíces de las plantas.)	Beriberi (en dieta predominante de arroz descascarillado). Pérdida de apetito, con disminución de «tono» y motilidad del tubo digestivo disminuida. Cese del crecimiento. Polineuritis en las aves.
Riboflavina (B_2) ($C_{17}H_{20}O_6N_4$)	Hojas verdes, leche, huevos, hígado, levadura.	Esencial para el crecimiento; forma el grupo prostético de enzimas FAD relacionados con el metabolismo intermedio de los alimentos y con el sistema de transporte de electrones.	Queilosis (inflamación y agrietamiento de los ángulos de la boca). Molestias digestivas. «Hígado amarillo» de los perros. «Dedos curvados» por parálisis en el pollo. Cataratas.
Ácido nicotínico o niacina ($C_6H_5NO_2$) antipelágrica	Hojas verdes, germen del trigo, yema de huevo, carne, hígado, levadura.	Forma el grupo activo del nicotinamidadenín-dinucleótido, que funciona en las reacciones de deshidrogenación.	Pelagra (fig. 5-12) en el hombre y en los monos. Pelagra del cerdo. Lengua negra de los perros. Perosis en las aves.

TABLA 5-1 *(Continuación)*

Nombre, fórmula y efecto principal	**Fuentes importantes**	**Funciones fisiológicas**	**Resultado de la deficiencia o ausencia (en el hombre, salvo indicación contraria)**
Ácido fólico ($C_{19}H_{19}O_6N_7$)	Hojas verdes, hígado, soja, levadura, yema de huevo.	Esencial para el crecimiento y formación de las células sanguíneas; coenzima relacionado con la transferencia de unidades de un carbono en el metabolismo.	Anemia, hemorragia de los riñones y esprue (absorción intestinal defectuosa) en el hombre. Citopenia nutritiva de los monos. Crecimiento lento y anemia en el pollo y las ratas.
Piridoxina (B_6) ($C_8H_{12}O_3N$)	Levadura, granos de cereales, carne, huevos, leche, hígado.	Presente en los tejidos como fosfato del piridoxal que interviene en la transaminación y descarboxilación de los aminoácidos.	Anemia en el perro y en el cerdo. Dermatitis en las ratas. Parálisis (y muerte) en el pollo. Retraso del crecimiento.
Ácido pantoténico ($C_9H_{17}O_5N$)	Levadura, melazas de caña, cacahuetes, yema de huevo, leche, hígado.	Forma el coenzima A, que cataliza la transferencia de diversos grupos carboxilados y actúa en el metabolismo de los lípidos e hidratos de carbono.	Dermatitis en el pollo y en las ratas. Pelaje gris en las ratas negras y degeneración nerviosa en el cerdo.
Biotina (vitamina H) ($C_{10}H_{16}O_3N_2S$)	Levadura, granos de cereales, melazas de caña, yema de huevo, verduras, frutas frescas.	Esencial para el crecimiento. Actúa en la fijación de CO_2 y en la síntesis y oxidación de ácidos grasos.	Dermatitis con espesamiento de la piel en las ratas y pollos. Perosis en las aves.
Cianocobalamina (B_{12}) ($C_{63}H_{90}N_{14}PCo$)	Hígado, pescado, carne, leche, yema de huevo, ostras, bacterias y fermentaciones de *Streptomyces;* sintetizada sólo por bacterias.	Formación de glóbulos sanguíneos, crecimiento, coenzima que interviene en la transferencia de grupos metilo y en el metabolismo del ácido nucleico.	Anemia perniciosa. Crecimiento lento en los animales jóvenes. Atrofia muscular progresiva en los rumiantes.
C o ácido ascórbico ($C_6H_8O_6$)	Agrios, tomates, verduras; los animales (excepto primates y conejos de Indias) producen vitamina C.	Conserva la integridad de las paredes de los capilares; interviene en la formación del «cemento intercelular».	Escorbuto (hemorragias en las mucosas, debajo de la piel y en las articulaciones) en el hombre y el conejo de Indias.

(fig. 5-12). El escorbuto (déficit de vitamina C) era frecuente en los largos viajes marinos de los pasados siglos; los capitanes de barco ingleses acostumbraban a llevar limones como alimento complementario para impedir el escorbuto. El beriberi es frecuente entre los pueblos orientales que viven sobre todo de arroz descascarillado, y la pelagra lo es entre las personas cuya alimentación es a base de maíz, que no contiene niacina.

Las vitaminas no están relacionadas químicamente, pero es evidente que cada una de ellas regula uno o más procesos corporales. La mayoría actúan como partes de los enzimas o como coenzimas, o influyen sobre los sistemas enzimáticos de las células. La tiamina (B_1), por ejemplo, puede unirse al ácido fosfórico para formar pirofosfato, que actúa como un coenzima en la descomposición del ácido pirúvico, con pérdida de CO_2. La deficiencia de tiamina tiene por consecuencia una acumulación de ácido pirúvico en los tejidos, con dolores musculares y nerviosos a consecuencia de ello (beriberi).

La vitamina D es en realidad una hormona, el **calciferol**, sintetizada en muchos vertebrados por la acción de la radiación ultravioleta de la luz solar sobre el 7-dehidrocolesterol de la piel. La hormona es transportada en la sangre hasta los lugares de formación de los huesos, donde promueve

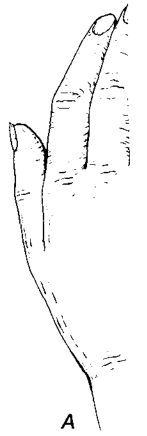


Fig. 5-12 Pela
en cuya dieta
engrosada, re
está anormalm
J. & A. Church

la calcificaci
por resultad
calcificación
y su capacic
riamente da
piernas torc
huesos, nód
las aves y
calciferol er
cual es filtr
de pescado,
mina D, es
raquitismo
ble. El raqu
ños y anim
exposición
la polución
altos edifici
de las casas

5-15 Otros

Los mecani
muchos det
gunas aves
fago está c
almacena t
parte de la
dos partes,
una mollej
tapizada p

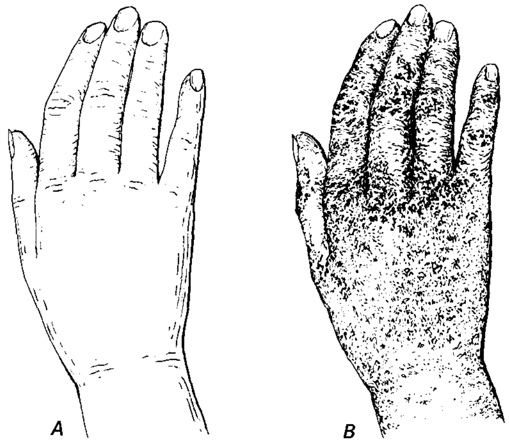


Fig. 5-12 Pelagra. *A.* Mano normal. *B.* Mano de una persona en cuya dieta falta la niacina del complejo B: la piel está engrosada, resquebrajada, tiene el aspecto de costra y está anormalmente pigmentada. *(Según Harris, Vitamins, J. & A. Churchill, Ltd.)*

la calcificación. La carencia de esta vitamina da por resultado el raquitismo. Cuando no existe una calcificación normal, los huesos se hacen flexibles y su capacidad para sostener el cuerpo resulta seriamente dañada. Síntomas característicos son las piernas torcidas, zambas, reblandecimiento de los huesos, nódulos en las costillas. A diferencia de las aves y los mamíferos, los peces sintetizan el calciferol enzimáticamente, sin luz ultravioleta, la cual es filtrada por el agua. El aceite de hígado de pescado, que tiene un alto contenido de vitamina D, es un excelente medicamento contra el raquitismo ya que en él el calciferol es muy estable. El raquitismo afecta principalmente a los niños y animales que viven en ciudades donde la exposición a la radiación solar está reducida por la polución del aire, la sombra que producen los altos edificios y la vida continuada en el interior de las casas.

5-15 Otros procesos digestivos

Los mecanismos y procesos digestivos varían en muchos detalles en los diferentes animales. En algunas aves e insectos, el extremo inferior del esófago está dilatado formando un buche donde se almacena temporalmente el alimento. La mayor parte de las aves tienen un estómago dividido en dos partes, un proventrículo glanduloso blando y una molleja mayor, muscular y de paredes gruesas, tapizada por una secreción endurecida, donde se tritura el alimento mediante granitos de arena engullidos con este objeto. Las vacas, los ciervos y otros rumiantes tienen un estómago de cuatro compartimientos; los tres primeros son especializaciones del esófago y poseen un revestimiento rugoso cornificado con el cual el alimento es raído y atacado por bacterias (fig. 34-14). Los roedores, caballos y algunos otros herbívoros poseen un largo ciego de paredes delgadas en la unión de los intestinos grueso y delgado; en esta cámara se produce alguna digestión bacterial de la celulosa. El hombre tiene un ciego corto (fig. 5-3), al cual está unido el apéndice vermiforme (éste no posee ninguna función conocida útil y puede infectarse, requiriendo la extirpación quirúrgica).

Los microorganismos son esenciales para la digestión de la celulosa en ciertos termes y algunos otros invertebrados que comen madera. Si se eliminan las bacterias y los protozoos que normalmente se hallan en el sistema digestivo de los termes (por temperatura alta), el insecto se muere de hambre debido a que no puede producir enzimas para digerir la celulosa tan abundante en su dieta de madera. Los animales chupadores de sangre suelen tener un anticoagulante especial en la saliva que conserva la sangre en estado líquido durante la ingestión. En las cochinillas y formas afines, que chupan jugos vegetales, la parte terminal del intestino está curvada hacia atrás formando un asa que se adapta a una bolsa dilatada del esófago; esta «cámara filtrante» elimina el exceso de agua de las substancias alimenticias que están muy diluidas.

Algunos animales digieren parcialmente su alimento fuera del cuerpo. El protozoo *Vampyrella* secreta un enzima, la celulasa, para disolver las paredes celulares de un alga, *Spirogyra,* de la cual se alimenta. Una estrella de mar saca su estómago al exterior para envolver y digerir grandes presas. Las larvas de algunos escarabajos (*Dytiscus, Lampyris,* etc.) inyectan una proteasa en su presa —renacuajos, babosas y caracoles— que inicia la digestión de partes de estos animales, ingiriendo luego el alimento reblandecido.

El agua y las sales inorgánicas son también necesarias en la dieta, puesto que son elementos esenciales de estructuras biológicas (pár. 2-13). Las especies acuáticas obtienen ambas cosas del ambiente. Los animales terrestres pueden obtenerlos, en parte o totalmente, del alimento que comen; pero muchos de ellos beben para recibir una cantidad suficiente de agua. Algunas especies del desierto dependen exclusivamente del agua contenida en el alimento, y no beben aunque haya agua disponible. En todos los animales, la oxidación normal del alimento produce «agua metabólica» u oxidativa (fig. 2-16). Esta es la fuente principal de agua para los insectos que viven en la madera seca o en los cereales.

Bibliografía

Brooks, F. P. 1970. Control of gastrointestinal function. Nueva York, The Macmillan Co. X + 222 pp. *Fisiología gastrointestinal de importancia para la medicina clínica. Ilustrado.*

Davenport, H. W. 1977. Physiology of the digestive tract. 4.ª ed. Chicago, Year Book Medical Publishers, Inc. X + 263 pp.

———. 1972. Why the stomach does not digest itself. *Sci. Am.*, vol. 226, núm. 1, pp. 86-93.

Jennings, J. B. 1972. Feeding, digestion and assimilation in animals. 2.ª ed. Londres, Macmillan & Co., Ltd. VI + 244 pp. *Introducción general al estudio de la nutrición animal; un enfoque comparativo.*

Kretchmer, N. 1972. Lactose and lactase. *Sci. Am.*, vol. 227, núm. 4, pp. 70-78. *La lactasa es el enzima que descompone la lactosa (el azúcar de la sangre). Por carencia de lactasa muchos adultos no pueden digerir la leche.*

Levine, R., y **M. S. Goldstein.** 1958. The action of insulin. *Sci. Am.*, vol. 198, núm. 5, pp. 99-106. *Información de cómo la insulina favorece el metabolismo del azúcar.*

Loomis, W. F. 1970. Rickets. *Sci. Am.*, vol. 223, núm. 6, pp. 76-91. *La insuficiente exposición a la luz solar es la causa de esta primera enfermedad debida a la contaminación del aire en las ciudades.*

McDonald, P., R. A. Edwards y **J. F. D. Greenhalg.** 1973. Animal nutrition. 2.ª ed. Edimburgo, Oliver & Boyd Ltd. VIII + 479 pp. *Introducción al estudio de la nutrición de los animales de granja.*

Neurath, Hans. 1964. Protein-digesting enzymes. *Sci. Am.*, vol. 211, núm. 6, pp. 67-79.

Trowell, H. C. 1954. Kwashiorkor. *Sci. Am.*, vol. 191, núm. 6, pp. 46-50. *La enfermedad nutricional más grave y común, causada por una deficiencia de proteína en la dieta.*

6

Sister

ión general al estudio
enfoque comparativo.
and lactase. *Sci. Am.*,
a lactasa es el enzima
(el azúcar de la san-
sa muchos adultos no

1958. The action of in-
m. 5, pp. 99-106. *Infor-
favorece el metabolis-*

ci. Am., vol. 223, núm.
*xposición a la luz solar
enfermedad debida a
las ciudades.*
y **J. F. D. Greenhalg.**
ed. Edimburgo, Oliver
*ntroducción al estudio
les de granja.*
igesting enzymes. *Sci.*
79.
or. *Sci. Am.*, vol. 191,
*nedad nutricional más
or una deficiencia de*

6

Sistemas circulatorios

Los procesos vitales de un animal requieren que el alimento y el oxígeno estén disponibles continuamente para el metabolismo en todas las partes de su cuerpo y que los productos de desecho se eliminen rápidamente. En los protozoos, estos intercambios se realizan mediante corrientes del citoplasma (ciclosis) dentro del cuerpo unicelular; en los animales pluricelulares sencillos los intercambios se producen por difusión entre las células epidérmicas y las partes del cuerpo adyacentes. En los animales de organización más compleja, con órganos y tejidos que no están en contacto con el exterior ni con el intestino, existe un **sistema circulatorio** para el transporte interno (fig. 6-1). Sus partes esenciales son: 1) la **sangre,** formada por el plasma líquido y por células libres o glóbulos sanguíneos; 2) el **corazón** (o un órgano equivalente), con paredes musculares que se contraen periódicamente para impeler la sangre por todo el cuerpo, y 3) un sistema de **vasos sanguíneos** tubulares por los que circula el líquido. El sistema **cerrado** en los nemertinos, holoturioideos, cefalópodos, anélidos y vertebrados, donde los vasos llevan la sangre desde el corazón, formando varios circuitos, a los tejidos, y de allí otra vez al corazón. Los moluscos y los artrópodos tienen un sistema **abierto,** lagunar, en cuyo caso la sangre sale del corazón por vasos sanguíneos, pasando a los diversos órganos, para volver total o parcialmente al corazón a través de espacios lagunares, el **hemocele.**

6-1 Invertebrados

Las esponjas, los cnidarios y los gusanos planos no tienen sistema circulatorio. El alimento digerido se transporta por simple difusión entre las diversas partes del cuerpo, así como los gases respiratorios y los productos de desecho. En los nematodos, rotíferos y entoproctos el líquido del cuerpo circula por un pseudocele. La mayoría de los equinodermos tienen un celoma complejo dividido en sistemas llenos de líquidos que les sirven de sistema circulatorio. El líquido celómico y el de los espacios intercelulares están diferentemente conectados entre sí, pero el líquido ambulacral queda separado. Los nemertinos sólo tienen dos vasos sanguíneos laterales y uno dorsal, con numerosas conexiones transversales. Las pulsaciones de las paredes de éstos sirven para la circulación de la sangre, la cual, cosa sorprendente, contiene glóbulos rojos parecidos a los de los vertebrados.

La sangre de la mayoría de los invertebrados

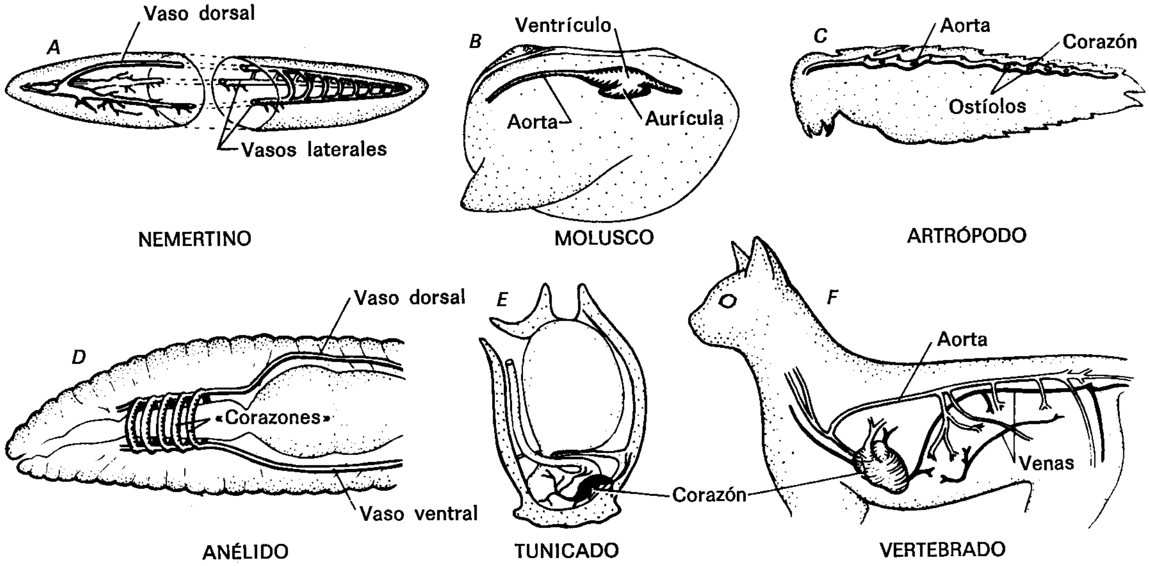

A
Vaso dorsal
Vasos laterales
NEMERTINO
B
Ventrículo
Aorta
Aurícula
MOLUSCO
C
Aorta
Corazón
Ostíolos
ARTRÓPODO
D
Vaso dorsal
«Corazones»
Vaso ventral
ANÉLIDO
E
Corazón
TUNICADO
F
Aorta
Venas
VERTEBRADO

Fig. 6-1 Tipos de sistema circulatorio en los animales. *A.* Nemertino, vasos simples longitudinales, uno dorsal y dos laterales, con conexiones transversales. *B.* Molusco (bivalvo), corazón dorsal con aurícula (1 ó 2) y ventrículo, aortas anterior y posterior; la sangre vuelve por los espacios orgánicos (hemocele); sistema abierto *C.* Artrópodo (insecto), corazón dorsal tubular y aorta, la sangre regresa por los espacios orgánicos (hemocele); sistema abierto. *D.* Anélido (lombriz de tierra), vasos ventral y dorsal (y otros) con conectivos transversales; sistema cerrado. *E.* Tunicado (patata de mar), corazón y aortas, vasos poco definidos; la circulación sanguínea se invierte. *F.* Vertebrado (mamífero), corazón con cámaras, aorta definida, arterias y venas con conexiones a los órganos respiratorios; sistema cerrado.

tiene relativamente pocas células en el plasma en comparación con la de los vertebrados. Suele haber corpúsculos ameboides parecidos a los glóbulos blancos, algunos de los cuales fagocitan (pár. 6-4) y otros contribuyen al transporte del alimento o de otras substancias. En los insectos, muchas de las células sanguíneas están fijadas en los órganos y sólo son comunes en el plasma después de una herida o durante las mudas (entonces se hallan hasta de 30 000 a 70 000 por mm³ en algunas especies). Si existe un pigmento respiratorio para transportar el oxígeno (pár. 7-9), suele estar disuelto en el plasma.

El corazón de los invertebrados es siempre dor-

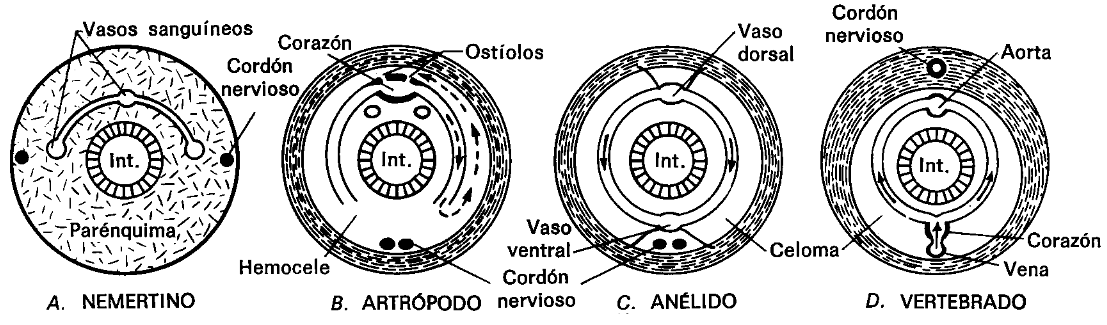

Vasos sanguíneos
Cordón nervioso
Int.
Parénquima
A. NEMERTINO
Corazón
Ostíolos
Int.
Hemocele
Cordón nervioso
B. ARTRÓPODO
Vaso dorsal
Int.
Vaso ventral
Celoma
C. ANÉLIDO
Cordón nervioso
Aorta
Int.
Corazón
Vena
D. VERTEBRADO

Fig. 6-2 Secciones transversales esquemáticas para mostrar las relaciones entre el sistema circulatorio y los espacios interorgánicos. Las flechas indican la dirección del flujo sanguíneo. *A.* Nemertino. Simple sistema de vasos, sin corazón, cuerpo lleno de tejido compacto (parénquima). *B.* Artrópodo o molusco. Un sistema abierto. Corazón dorsal (y aortas) del que sale la sangre a los espacios interorgánicos —el hemocele— y vuelve al corazón (algunos moluscos recogen la sangre del hemocele en venas). Celoma reducido a pequeñas cavidades (en el saco pericárdico, en las gónadas, etc.). *C.* Anélido. Sistema cerrado de vasos que contienen la sangre; la cavidad del cuerpo (entre el intestino y la pared del cuerpo) es un verdadero celoma. *D.* Vertebrado. Sistema cerrado; corazón ventral; celoma verdadero.

---

sal respecto al
moluscos es co
pericárdico, y
delgadas pared
y la pasan a u
culares. Este ú
sangre a salir
tribuyen por l
En los insecto
corazón es un
aberturas later
ciben la sangre
(hemocele) y l
mediante una
chos insectos
pelen la sangr

La lombriz
con varios vas
cuerpo, comu
sales pares e
cuerpo. La ci
nes del vaso
corazones late
riores del cue
tunicados, el c
do en el peri
vierte su sent

Los corazor
miogénicos o
músculo card
crustáceos y
dose el latido
nerviosos.

6-2 Vertebra

Las caracterí
los vertebrad
fig. 6-6 se d
ces, anfibios

En todos l
ta por 1) el

---

¹ Las divers
estructura gen
vasos de los v
critos para la
humana están
tabla 6-1 se d
ción del coraz
los principale
en la figura 6-
lares y venas
progresivas e
hallan en la f

sal respecto al tubo digestivo (fig. 6-2). En los moluscos es corto, está dentro de un delgado saco pericárdico, y consiste en una o dos aurículas de delgadas paredes que reciben la sangre del cuerpo y la pasan a un **ventrículo** único de paredes musculares. Este último se contrae para obligar a la sangre a salir por los vasos o arterias, que la distribuyen por los diferentes órganos (figura 21-20). En los insectos y en otros muchos artrópodos el corazón es un tubo dorsal largo y delgado con aberturas laterales segmentarias (ostíolos) que reciben la sangre de los espacios lagunares del cuerpo (hemocele) y la impelen hacia los órganos y tejidos mediante una aorta media (figs. 24-3 y 25-5). Muchos insectos poseen corazones accesorios que impelen la sangre hacia las antenas, alas y patas.

La lombriz de tierra tiene un sistema cerrado con varios vasos que recorren longitudinalmente su cuerpo, comunicados entre sí por vasos transversales pares en la mayoría de los segmentos del cuerpo. La circulación se verifica por contracciones del vaso dorsal medio y por cinco pares de corazones laterales situados en los segmentos anteriores del cuerpo (fig. 22-3 y tabla 22-1). En los tunicados, el corazón es un tubo sin válvulas situado en el pericardio, y el torrente circulatorio invierte su sentido a intervalos cortos.

Los corazones de los vertebrados y moluscos son miogénicos originándose el latido en el mismo músculo cardíaco, mientras que el corazón de los crustáceos y de *Limulus* es neurogénico, originándose el latido mediante las células de los ganglios nerviosos.

6-2 Vertebrados [1]

Las características generales de la circulación en los vertebrados se representan en la fig. 6-3. En la fig. 6-6 se describen las diferencias entre los peces, anfibios y aves.

En todos los vertebrados la **sangre** está compuesta por 1) el plasma, casi incoloro; 2) glóbulos blancos (leucocitos) de varias clases; 3) glóbulos rojos (eritrocitos) que deben su color a la hemoglobina que contienen, la cual sirve para transportar el oxígeno, y 4) células menores, los trombocitos o plaquetas. El **plasma** contiene alimentos disueltos, substancias de desecho, algunos gases y secreciones internas. El plasma humano está constituido por un 92 por ciento de agua, proteínas y otros compuestos orgánicos, y aproximadamente un 0,9 por ciento de sales minerales, principalmente cloruro sódico; en individuos sanos, este porcentaje varía muy poco. Para diluir la sangre sin perjudicar a los glóbulos puede emplearse una solución fisiológica de estas sales con idénticas proporciones de las mismas. Una persona normal contiene unos 6300 cm^3 de sangre; aproximadamente el 60 por ciento es plasma.

6-3 Eritrocitos

Los **glóbulos rojos** poseen núcleo y son ovales en todos los vertebrados excepto los mamíferos, en los cuales son anucleados, bicóncavos y circulares (ovalados en los camellos). Sin embargo, los glóbulos rojos de los mamíferos poseen núcleo durante su desarrollo. El número de glóbulos rojos por milímetro cúbico es, por término medio, de 4,5 millones en la mujer y de 5 millones en el hombre. El número total en el ser humano es de unos 30 billones (3×10^{13}); cada uno puede vivir hasta 120 días y realizar unos 17 000 circuitos en el torrente circulatorio. Los glóbulos rojos son más abundantes en los niños y en las personas que viven en grandes altitudes; en algunas enfermedades su número se altera; en la anemia se reduce. Los glóbulos rojos se producen principalmente en la medula ósea roja, y en el bazo se almacena a menudo el exceso de producción. Los glóbulos viejos se destruyen principalmente en el bazo, de donde gran parte de la hemoglobina pasa al hígado; su pigmento es excretado con la bilis, mientras que su contenido en hierro vuelve, en gran parte, a la medula.

6-4 Leucocitos

Las distintas clases de **glóbulos blancos** tienen su principal actividad en los tejidos, y los que se encuentran en la sangre no son sino una parte de los que, a través de la circulación sanguínea, se dirigen desde el punto donde se forman, la medula,

---

[1] Las diversas funciones del sistema circulatorio y la estructura general de la sangre, del corazón y de los vasos de los vertebrados son muy parecidos a los descritos para la rana (pár. 31-8). Las células de la sangre humana están representadas en la figura 3-17, y en la tabla 6-1 se dan sus características; la estructura y función del corazón humano se ilustran en la figura 6-4 y los principales vasos del sistema circulatorio humano en la figura 6-7; la microanatomía de las arterias, capilares y venas se indica en la figura 6-5; las diferencias progresivas en el corazón y en los arcos aórticos se hallan en la figura 13-4.

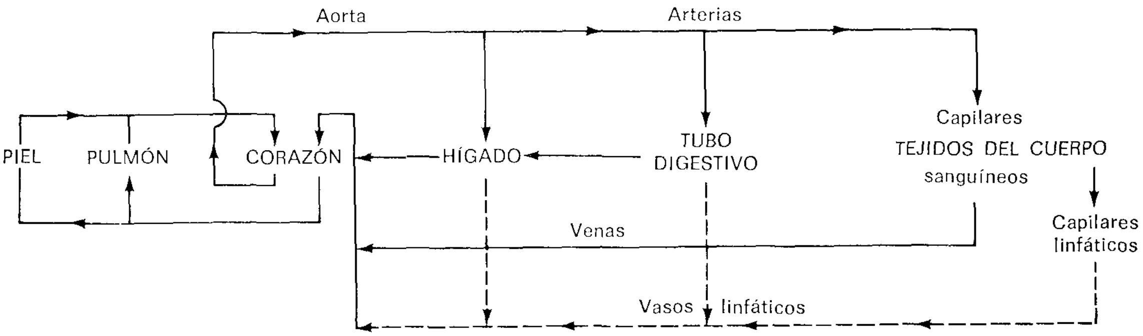


Fig. 6-3 Plan de la circulación en la rana u otro vertebrado, con los vasos sanguíneos (línea continua) y los vasos linfáticos (línea de trazos); las flechas indican la dirección de la corriente.

TABLA 6-1

CARACTERÍSTICAS MEDIAS DE LAS CÉLULAS DE LA SANGRE HUMANA

Clases de células y número medio por milímetro cúbico de sangre	Estructura; color en el colorante de Wright;[1] diámetro	Origen	Función
Eritrocitos (glóbulos rojos): 5 000 000 (en los machos) 4 500 000 (en las hembras)	*Sin núcleo, circulares, bicóncavos;* anaranjados; 7,5 a 7,7 μm (8,6 μm en la sangre fresca).	*Endotelio de los capilares, en la medula ósea.*	Transporte de oxígeno; permanecen en los vasos sanguíneos.
Leucocitos (glóbulos blancos): 5000 a 9000	Incoloros cuando son vivos.		
1. GRANULOCITOS	Núcleo lobulado unido por filamentos, se tiñe de morado oscuro; citoplasma granular azul pálido; 10 a 12 μm.	Células reticuloendoteliales, fuera de los capilares de la medula.	Ameboide; pueden salir de los vasos sanguíneos y entrar en los tejidos; defienden contra las infecciones.
a) *Neutrófilos,* 65 a 75 %	Los gránulos se tiñen débilmente.		Protegen de la invasión bacteriana.
b) *Eosinófilos,* 2 a 5 %	Pocos gránulos, eosina (rojos).		Responden a la inflamación.
c) *Basófilos,* 0,5 %	Gránulos grandes, azul oscuro.		Función desconocida.
2. LINFOCITOS, 20 a 25 %	Un solo núcleo, grande, redondo, azul oscuro; citoplasma escaso, azul claro; 6 a 10 μm.	Tejido linfoideo, bazo y glándulas linfáticas.	Inmóviles; producen anticuerpos.
3. MONOCITOS, 2 a 6 %	Un solo núcleo, grande, redondo, azul oscuro; mucho citoplasma, azul sucio; 12 a 15 μm.	Bazo y medula ósea.	Móviles; fagocitos.
Plaquetas: Unas 250 000	Pequeñas, refringentes, sin núcleo; azul oscuro a morado; 2 a 4 μm.	Fragmentos citoplasmáticos de megacariocitos, en la medula ósea.	Suministran substancias necesarias para la coagulación.

---

[1] Colorante que contiene 2 clases de substancias tintóreas, azul de metileno y eosina, juntamente con bicarbonato sódico y alcohol metílico.

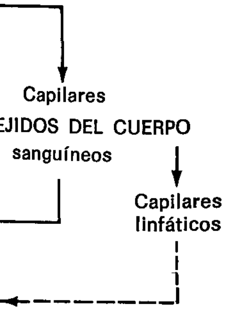
el bazo y los ór
su muerte. Los
cleo redondeadc
linfáticos y en l
sos; los granul
hallan tanto en
vida media de
12 o 13 días. L
pueden realizar
tre las células e
res, pasar a los
dos. Allí muchc
gocitos (gr. *phc*
devorando las l
Otros están im
cuerpos para la
nes agudas, con
neutrófilos y los
tablemente; el
la cantidad no
30 000 por milí
fección. El pus
mado por leuc
dos y suero sa

Las **plaqueta**
mento esencial
forma de disco
bulos rojos y
puestas a un a
co, no sobrevi
billón de plaqu
8 a 10 días. C
do, se acumula
boplastina, la
(párrafo 6-6).
durante la coa
energía.

6-5 Funcione

La sangre tien
tes del cuerpo
algunas, pero
con el objeto
que tiene este
portar:

1 Oxígeno y
respiratorio
2 Agua y ali
otros órgar
3 Alimentos
tejido a ot



(línea con-
rriente.

Función

orte de oxígeno; perma-
n en los vasos sanguí-

lde; pueden salir de los
s sanguíneos y entrar
s tejidos; defienden con-
as infecciones.

n de la invasión bacte-

den a la inflamación.

desconocida.

es; producen anticuer-

; fagocitos.

tran substancias nece-
para la coagulación.

con bicarbonato sódico

el bazo y los órganos linfoideos, a los tejidos o a su muerte. Los linfocitos, que poseen un solo núcleo redondeado, son más comunes en los vasos linfáticos y en los ganglios linfáticos de estos vasos; los granulocitos, con núcleos lobulados, se hallan tanto en la sangre como en los tejidos. La vida media de los glóbulos blancos se estima en 12 o 13 días. La mayor parte de glóbulos blancos pueden realizar movimientos ameboides y, por entre las células endoteliales que tapizan los capilares, pasar a los espacios intercelulares de los tejidos. Allí muchos de ellos pueden actuar como **fagocitos** (gr. *phagos,* comer) y proteger el cuerpo devorando las bacterias que infectan las heridas. Otros están implicados en el desarrollo de anticuerpos para la defensa inmune. En las infecciones agudas, como la apendicitis y la neumonía, los neutrófilos y los linfocitos pequeños aumentan notablemente; el número total de leucocitos sube de la cantidad normal, de 5000 a 9000, a 20 000 o 30 000 por milímetro cúbico, para combatir la infección. El pus blanco de las infecciones está formado por leucocitos muertos, células de los tejidos y suero sanguíneo.

Las **plaquetas** o **trombocitos** constituyen un elemento esencial de la sangre. Tienen más o menos forma de disco, son mucho menores que los glóbulos rojos y no tienen núcleo. Las plaquetas expuestas a un anticoagulante y colocadas en un frasco, no sobreviven. En el hombre hay más de un billón de plaquetas y cada una tiene una vida de 8 a 10 días. Cuando un vaso sanguíneo es lesionado, se acumulan y se desintegran, liberando tromboplastina, la cual inicia el proceso de coagulación (párrafo 6-6). Las plaquetas son ricas en ATP pero durante la coagulación pierden este fosfato rico en energía.

6-5 Funciones de la sangre

La sangre tiene varias funciones para diversas partes del cuerpo. Ya anteriormente hemos indicado algunas, pero aquí las vamos a mencionar todas con el objeto de demostrar la enorme importancia que tiene este líquido circulatorio. Sirve para transportar:

1 Oxígeno y anhídrido carbónico entre los órganos respiratorios y los tejidos (párs. 7-9 y 7-10).
2 Agua y alimentos digeridos del tubo digestivo a otros órganos (pár. 5-10).
3 Alimentos almacenados de un órgano o de un tejido a otro, según convenga (pár. 5-11).
4 Productos orgánicos de desecho, exceso de minerales en solución y agua a los órganos excretores (pár. 7-14).
5 Hormonas de las glándulas en que son producidas a los lugares de empleo (cap. 8).
6 Anticuerpos para la defensa inmune.

Además de esta variedad de funciones de transporte, la sangre actúa para regular el pH de los tejidos dentro de estrechos límites mediante substancias tope tales como los fosfatos y los bicarbonatos; la sangre es ligeramente alcalina, con un pH relativamente constante de 7,4. Su papel en el equilibrio del agua entre los tejidos y los órganos excretores tiene gran importancia, y lo hace de manera que el contenido de agua en la sangre no varíe sensiblemente en un individuo normal. En las aves y mamíferos, de sangre caliente, la sangre, distribuyéndose diferencialmente en los órganos internos y en la superficie del cuerpo, sirve para conservar la constancia de la temperatura del cuerpo dentro de estrechos límites. Finalmente, la sangre es el mecanismo de defensa contra los organismos extraños, por lo que tiene un importante papel en la conservación de la salud y para combatir los efectos de la infección.

6-6 Coagulación

Cuando se corta un vaso sanguíneo, pronto para de manar sangre, debido a la formación de un **coágulo** protector. En unos segundos, las plaquetas se adhieren a los bordes de la herida y forman un tapón. Los tejidos heridos y las plaquetas de la sangre en desintegración liberan **tromboplastina** (trombocinasa), que se forma a partir de factores presentes en el plasma sanguíneo. En combinación con los iones de calcio siempre existentes en el plasma, actúan sobre la **protrombina,** también presente en la sangre, para producir **trombina.** (La protrombina se produce en el hígado cuando existe vitamina K.) La trombina convierte una proteína soluble de la sangre, el **fibrinógeno,** en **fibrina,** la cual forma una masa de finas fibras que aprisionan los glóbulos y forman el coágulo. Esquemáticamente el proceso es como sigue:

$$\begin{array}{c}\text{Tromboplastina}\\ \downarrow\\ \text{Protrombina} + \text{calcio} \rightarrow \text{trombina}\\ \text{Trombina} + \text{fibrinógeno} \rightarrow \text{fibrina}\\ \text{Fibrina} + \text{glóbulos rojos} \rightarrow \text{coágulo de sangre}\end{array}$$

El residuo líquido de un coágulo es el suero sanguíneo. Otra substancia, la **heparina,** impide la formación de trombina en la sangre circulante por los vasos. La disminución del número de plaquetas alarga el tiempo de coagulación que, en el hombre, es de tres minutos. La sangre extraída para transfusión o para emplearla en el laboratorio no se coagula porque se le añade citrato sódico, que elimina los iones de calcio. Las sanguijuelas y algunos artrópodos chupadores de sangre secretan anticoagulantes para conseguir mantener líquida la sangre que chupan de otros animales para su alimentación.

En determinados individuos masculinos, llamados hemofílicos, la coagulación es muy lenta o no se produce; un pequeño corte o la extracción de una muela puede provocar la muerte debido a pérdida de sangre (hemorragia). Es una enfermedad hereditaria (hemofilia) ligada al sexo, transmitida por las hembras pero que se manifiesta principalmente en los machos; en éstas sólo las homozigóticas sufren dicha enfermedad. El flujo excesivo de sangre es debido a la ausencia de uno de los varios factores tromboplásticos necesario para convertir la protrombina en trombina.

6-7 Anticuerpos

Cuando una substancia «extraña» (antígeno), por ejemplo, una bacteria, penetra en la sangre de un animal, se suele formar una proteína específica, o **anticuerpo,** que se forma generalmente en el tejido linfoideo. Es capaz de combinarse con el antígeno específico que originó su producción. Así, si una dosis pequeña (subletal) de veneno de serpiente de cascabel se inyecta en un palomo, el plasma de ave, después de varios días, contendrá anticuerpos capaces de neutralizar una dosis mucho mayor de veneno. El veneno ha servido de **antígeno,** que ha estimulado algunos tejidos a producir un anticuerpo que es transportado principalmente en el plasma sanguíneo. Las bacterias y otros organismos pueden servir de antígenos. Los anticuerpos pueden inactivar ciertos virus, neutralizar toxinas bacterianas y ayudar en la fagocitosis. Con la ayuda de proteínas plasmáticas activadas se exterminan los organismos invasores. Cuando se sana de una enfermedad infecciosa, ello es consecuencia de la producción de anticuerpos, que confieren a menudo cierto grado de **inmunidad,** transitoria o permanente, a un ulterior ataque por el organismo en cuestión. El hombre y los animales domésticos se inmunizan actualmente contra ciertas enfermedades mediante la inyección de organismos muertos o atenuados **(vacunas)** de una enfermedad determinada o inyectando suero inmune **(antitoxina)** de caballo u otro animal que ha sido inmunizado previamente. Constituyen ejemplos las vacunas de la viruela y el tifus, y las antitoxinas para la difteria, el tétanos y las picaduras de serpiente. En la fracción globulínica del plasma sanguíneo existen anticuerpos. La inyección de gamma globulina, obtenida de la sangre completa de los donantes, puede aumentar la inmunidad de los receptores a varias enfermedades, entre ellas el sarampión.

6-8 Grupos sanguíneos en el hombre

Si se mezclan glóbulos sanguíneos de una persona con suero sanguíneo de otro individuo, en algunos casos las células permanecen separadas y en otros se agrupan o aglutinan. Esto tiene gran importancia práctica cuando se busca sangre de un donante sano para realizar una transfusión a una persona enferma o herida; si se produjera la aglutinación, el paciente podría morir en vez de sanar. La sangre del donador y la del receptor deben ser «compatibles». Numerosas pruebas demuestran que en los glóbulos rojos humanos pueden existir dos clases de **antígenos** (aglutinógenos). Se trata de dos polisacáridos denominados A y B, que revisten la superficie de los glóbulos rojos. El plasma contiene dos clases de **anticuerpos** (aglutininas) llamadas *a* (*anti*-A) y *b* (*anti*-B). En el hombre existen cuatro **grupos sanguíneos:** grupo O, que posee los anticuerpos *a* y *b*, pero carece de antígenos; grupo A, anticuerpo *b* y antígeno A; grupo B, anticuerpo *a* y antígeno B, y grupo AB, antígenos A y B, pero sin anticuerpos. En la tabla 6-2 se resumen los resultados obtenidos al mezclar sangre de un grupo con cada uno de los demás. Una persona del grupo O no posee antígenos en los glóbulos rojos y, por lo tanto, puede dar sangre a personas de cualquier grupo (donador universal) pero sólo puede recibir sangre de un donador del grupo O. Una persona del grupo AB, que no posee anticuerpos en el suero, puede recibir sangre de cualquier grupo (receptor universal) pero sólo puede dar sangre a otras personas de su mismo grupo. Las características de los grupos sanguíneos son hereditarias y no varían en el transcurso de la vida.

La sangre de los monos antropomorfos pertenece a los mismos grupos que la humana; los demás monos y los mamíferos inferiores también poseen

---

TABLA 6-2
COMPATIBIL
DEL HOMBR

—, compatib
+, incompat

Grupo sanguíneo donador	O
	A
	B
	AE

grupos sa
manos.

Otros a
glóbulos r
sultado tr
nen sólo
y las que
ción de c
te una tr
los tipos
son muy
en cambi
lianos, mi
Los tipos
grupos *A*
dad dudo
ejemplo,
po *N*.

6-9 El fa

Aproxima
blancos p
y su sang
positiva);
se denom
se debe a
carbono
tor Rh p

ntra ciertas enferme-
de organismos muer-
una enfermedad de-
inmune **(antitoxina)**
ha sido *inmunizado*
nplos las vacunas de
titoxinas para la dif-
ıs de serpiente. En la
na sanguíneo existen
jamma globulina, ob-
de los donantes, pue-
los receptores a va-
el sarampión.

el hombre

ineos de una persona
ndividuo, en algunos
separadas y en otros
tiene gran importan-
sangre de un donante
usión a una persona
ujera la aglutinación,
ez de sanar. La san-
ptor deben ser «com-
demuestran que en
ıeden existir dos cla-
os). Se trata de dos
y B, que revisten la
s. El plasma contiene
lutininas) llamadas *a*
ombre existen cuatro
que posee los anti-
antígenos; grupo A,
rupo B, anticuerpo *a*
ıtígenos A y B, pero
·2 se resumen los re-
sangre de un grupo
ıa persona del grupo
glóbulos rojos y, por
ersonas de cualquier
o sólo puede recibir
ıpo O. Una persona
nticuerpos en el sue-
ılquier grupo (recep-
dar sangre a otras
. Las características
hereditarias y no va-
da.
ropomorfos pertene-
humana; los demás
ores también poseen

TABLA 6-2
COMPATIBILIDAD DE LOS GRUPOS SANGUÍNEOS DEL HOMBRE

–, compatible; no hay aglutinación
+, incompatible; aglutina

				Grupo sanguíneo donador			
				O	A	B	AB
				Antíg. en los glóbulos rojos			
				Ninguno	A	B	AB
Grupo sanguíneo donador	O	Anticuerpos en el suero	a, b	–	+	+	+
	A		b	–	–	+	+
	B		a	–	+	–	+
	AB		Ninguno	–	–	–	–

grupos sanguíneos, pero son distintos de los humanos.

Otros antígenos *(M, N)* están presentes en los glóbulos rojos humanos, y su presencia da por resultado *tres tipos de sangre:* las personas que tienen sólo el antígeno *M;* las que sólo tienen el *N,* y las que tienen el *M* y el *N.* No se da aglutinación de células cuando se unen estos tipos mediante una transfusión sanguínea. Las frecuencias de los *tipos varían con las poblaciones;* los *tipos M* son muy numerosos entre los indios americanos y en cambio son escasos entre los aborígenes australianos, mientras que es a la inversa para el tipo *N.* Los tipos *M-N* proporcionan pruebas, junto con los grupos *A-B-O, para determinar casos de paternidad* dudosa. Un hombre con sangre del tipo *M,* por ejemplo, no podría ser padre de un niño con tipo *N.*

6-9 El factor Rh

Aproximadamente el 85 por ciento de los hombres blancos poseen otro antígeno en los glóbulos rojos, y su sangre se conoce con el nombre de Rh+ (Rh positiva); la de los que carecen de esta substancia se denomina Rh– (Rh negativa), y la diferencia se debe a la presencia o ausencia de un hidrato de carbono en los glóbulos rojos. El nombre de factor Rh proviene del mono Rhesus, donde se encontró por primera vez. Si se inyecta repetidamente sangre Rh+ a una persona Rh–, el antígeno estimula la producción de una aglutinina anti-Rh. Este fenómeno se denomina isoinmunización, ya que *tanto el antígeno* (Rh) *como el anticuerpo (anti-Rh)* se hallan en la misma especie.

Cuando un individuo Rh– recibe sangre Rh+ por primera vez, no presenta reacción al principio pero después queda isoinmunizado; si luego vuelve a inyectársele sangre Rh+, *se produce una intensa reacción* que puede resultar fatal. Las aglutininas anti-Rh determinan la hemolisis de la sangre Rh+ inyectada.

Una madre Rh– que lleve un feto Rh+ (que haya recibido el factor Rh del padre), puede inmunizarse por la entrada de eritrocitos fetales Rh+ en la circulación materna. Entonces, en el segundo embarazo o los posteriores, las aglutininas anti-Rh de la madre atraviesan la placenta, entran en la circulación fetal y hemolizan los glóbulos rojos del feto, generalmente con resultado fatal. Esta enfermedad (eritroblastosis) del feto o del recién nacido da lugar a la pérdida de un embarazo de cada 50 entre las mujeres blancas. Una madre, después de inmunizada así, no es probable que tenga hijos vivos de un padre Rh +, a menos que sea cambiada la sangre del feto o del recién nacido inmediatamente después del nacimiento.

6-10 Los capilares y el sistema linfático

La sangre de los capilares realiza la función última del sistema circulatorio: el intercambio de nutrientes y de productos finales del metabolismo. Este intercambio tiene lugar en el tejido linfático o linfa que se recoge en diminutos conductos intersticiales existentes entre los capilares y las células. La linfa es esencialmente un filtrado plasmático, un líquido que se origina por exudación, o percolación, de agua y substancias disueltas, a través de las paredes capilares. Las proteínas plasmáticas permanecen en la sangre porque su elevado peso molecular *impide que se difundan al exterior.* ¿Por qué no hay una pérdida continua de plasma en la sangre? Porque lo impiden dos fuerzas opuestas: la presión osmótica y la presión hidrostática. La presión osmótica hace penetrar el agua en los capilares. La *concentración de agua en la linfa* es mayor que en la sangre debido a las proteínas presentes en los capilares. En respuesta a la presión osmótica, el agua penetra en los capilares siguiendo su gradiente de concentración y llevando consigo solutos en disolución *a los cuales es permeable* la pared capilar. No obstante, esta fuerza es dominada en el extremo arterial del capilar por la fuerza hidrostática procedente de la acción del corazón. El líquido sale porque la presión en la linfa está cerca de cero. Hacia el extremo venoso del capilar la situación es inversa. La presión hidrostática puede ser la mitad de la del extremo arterial y es menor que la presión osmótica. Por consiguiente, hay un movimiento claro hacia dentro, de agua y solutos. Estos (sodio, cloruro, glucosa, etc.) tienen concentraciones casi idénticas en el plasma y en el tejido linfático. La pared del capilar es altamente permeable a ellas y los ligeros cambios en las concentraciones producidos por la actividad celular tienen muy poco efecto en el capilar.

Los solutos, además de ser transportados por el movimiento osmótico del agua, se desplazan también por difusión pasiva en direcciones determinadas por sus gradientes de concentración. Por ejemplo, a medida que la glucosa es utilizada por las células musculares en actividad, su concentración en la linfa se hace más baja que en la sangre. Entonces la glucosa de la sangre se difunde a la linfa. También hay difusión entre las células y la linfa, pero las células se diferencian de los capilares en su capacidad para realizar el transporte activo.

La linfa tiene pues un papel vital en el transporte entre las células. Primariamente es extracelular, pero es devuelta a la sangre en la forma que *hemos descrito y a través del sistema linfático.* Los conductos intersticiales entre las células y los capilares convergen para formar finos **vasos linfáticos** de paredes delgadas y con válvulas. La mayoría de los vasos linfáticos son tan delicados que no pueden verse en las preparaciones anatómicas. Se hacen más grandes en el tórax, y allí se reúnen para formar el **conducto torácico** que desemboca en el sistema venoso, cerca del corazón (fig. 6-7). El sistema linfático sólo lleva líquido en una dirección: de los tejidos a la sangre y al corazón (fig. 6-3). El líquido se desplaza gracias a la acción de los músculos, que ejercen un masaje sobre los vasos linfáticos, y por los cambios de presión torácica debidos a la respiración. Las válvulas linfáticas impiden el retroceso del líquido. Más de la mitad de las proteínas que circulan en la sangre se pierden en los capilares en el curso de un día y son devueltas al torrente circulatorio por medio del sistema linfático. El sistema linfático es esencial para el mantenimiento del volumen sanguíneo. Además, el sistema linfático es el camino principal por el que las grasas absorbidas por los vasos quilíferos del intestino son transportadas al torrente circulatorio a través del conducto torácico. El colesterol llega del mismo modo a la sangre desde los tejidos, a través de este sistema. En él están esparcidos muchos **ganglios linfáticos.** Además de producir linfocitos, los ganglios defienden el cuerpo de las infecciones porque interceptan los organismos patógenos. Las infecciones de la garganta, por ejemplo, pueden ir acompañadas de hinchazón de los ganglios linfáticos del cuello.

El **bazo** es una parte de los sistemas linfático y circulatorio, capaz de actuar como depósito y contener entre un tercio y un quinto de todas las células de la sangre; sirve para regular el volumen de los mismos en cualquier punto del sistema circulatorio y, por otra parte, elabora glóbulos blancos (linfocitos) y destruye los glóbulos rojos viejos.

El **timo** proporciona linfocitos con capacidad inmunológica y contribuye de este modo a combatir las infecciones del cuerpo (pár. 8-7).

6-11 Corazón

El sistema circulatorio de todos los vertebrados está formado por el corazón, los vasos sanguíneos (arterias, arteriolas, capilares y venas) y los conductos y ganglios linfáticos. El corazón posee una serie de cámaras con paredes musculares delgadas o gruesas, que reciben la sangre por las venas y la *expulsan por las arterias. En el corazón de dos* cámaras de los peces (una aurícula y un ventrículo), la sangre que pasa por el corazón no está oxigenada; los anfibios y la mayoría de los reptiles tienen dos aurículas que reciben sangre del cuerpo y de los pulmones, respectivamente, y un solo ventrículo; en las aves y en los mamíferos, el corazón de cuatro cámaras (dos aurículas y dos ventrículos) es una verdadera estructura doble: la parte derecha sólo envía sangre procedente del cuerpo a los pulmones (circuito pulmonar), y el lado izquierdo de los pulmones al cuerpo (circuito sistemático) (figs. 6-4 y 13-4).

El músculo cardíaco tiene una facultad innata de contraerse rítmicamente desde que se forma en el embrión. Esta notable independencia se puede ver fácilmente en la rana. El corazón, separado del cuerpo, se contraerá durante algunos minutos; y si se sumerge en una solución salina fisiológica que le suministre los principales elementos y substancias nutritivas (NaCl, Kcl, $CaCl_2$, etc., y glucosa) puede continuar latiendo durante varios días. La principal regulación del latido del corazón se debe a grupos de células musculares cardíacas especializadas. El nı
tuado en la parte
cula derecha) inic
Después de un br
centro (nudo aur
separación de las
afecta a una ban
existente en las
iniciar la contrac
cardíaco vivo cor
separan unas de
vas en un medio
ximadamente 1 d
dientemente y de
rios días de creci
tacto y baten al
pues, en el cora
que constituyen
las que generan e
do está también
La estimulación
fibras parasimpát
cación local de
corazón, pero la
simpáticas o la a
lera.

La secuencia
la siguiente: las
llenan con la s
venas, luego se
cia los ventrícul
ción, las válvula
por el aumento
vulas semilunar
que la sangre q
nes y su presión
ventrículos es s
vulas semilunar
el sistema arteri
rante toda la vi
cuales se llenar
reposo para los

En una perso
corazón late ur
unos 60 cm^3 d
tal de sangre e
toda por el cora
de una vida de
se tres mil mi
cientos millone
queñas aves y
a 400 veces pc

La sangre sa

orácico. El colesterol
gre desde los tejidos,
están esparcidos mu-
más de producir lin-
n el cuerpo de las
los organismos pa-
garganta, por ejem-
de hinchazón de los

sistemas linfático y
omo depósito y con-
to de todas las célu-
gular el volumen de
to del sistema circu-
ora glóbulos blancos
bulos rojos viejos.
os con capacidad in-
ste modo a comba-
pár. 8-7).

dos los vertebrados
los vasos sanguíneos
y venas) y los con-
l corazón posee una
musculares delgadas
e por las venas y la
el corazón de dos
ícula y un ventrícu-
corazón no está oxi-
oría de los reptiles
n sangre del cuerpo
ente, y un solo ven-
mamíferos, el cora-
rículas y dos ventrí-
tura doble: la parte
edente del cuerpo a
r), y el lado izquier-
circuito sistemático)

na facultad innata
de que se forma en
pendencia se puede
razón, separado del
lgunos minutos; y
n salina fisiológica
s elementos y subs-
aCl$_2$, etc., y gluco-
lurante varios días.
ido del corazón se
ulares cardíacas es-

pecializadas. El **nudo sinoauricular** (marcapaso) (situado en la parte superior de la pared de la aurícula derecha) inicia la contracción de las aurículas. Después de un breve descanso estimula un segundo centro (nudo auriculoventricular, en el tabique de separación de las dos aurículas), el cual, a su vez, afecta a una banda de fibras, el **fascículo de His,** existente en las paredes de los ventrículos, para iniciar la contracción ventricular. Si se trata tejido cardíaco vivo con el enzima tripsina, las células se separan unas de otras y pueden ser mantenidas vivas en un medio nutriente (cultivo de tejido). Aproximadamente 1 de entre 100 células bate independientemente y de manera continua. Después de varios días de crecimiento, las células entran en contacto y baten al mismo ritmo y al unísono. Así, pues, en el corazón hay dos tipos de células: las que constituyen la masa del músculo cardíaco y las que generan el latir rítmico del corazón. El latido está también regulado por el sistema nervioso. La estimulación del nudo sinoauricular a través de fibras parasimpáticas (en el nervio vago), o la aplicación local de acetilcolina retarda los latidos del corazón, pero la estimulación a través de las fibras simpáticas o la aplicación de norepinefrina los acelera.

La secuencia de los movimientos cardíacos es la siguiente: las aurículas de delgadas paredes se llenan con la sangre procedente de las grandes venas, luego se contraen impeliendo la sangre hacia los ventrículos. Cuando éstos inician la contracción, las válvulas bicúspide y tricúspide se cierran por el aumento de la presión de la sangre. Las válvulas semilunares están todavía cerradas, por lo que la sangre queda bloqueada en todas direcciones y su presión se eleva. Cuando la presión de los ventrículos es superior a la de las arterias, las válvulas semilunares se abren y la sangre penetra en el sistema arterial. Entonces se repite el ciclo. Durante toda la vida, los cortos intervalos durante los cuales se llenan las cámaras constituyen el único reposo para los músculos del corazón.

En una persona normal, en estado de reposo, el corazón late unas 72 veces por minuto y bombea unos 60 cm^3 de sangre por latido. El volumen total de sangre es de unos 6000 cm^3 y puede pasar toda por el corazón en unos 100 latidos. En el curso de una vida de 70 años, el corazón puede contraerse tres mil millones de veces y mover unos doscientos millones de litros de sangre. En algunas pequeñas aves y mamíferos el corazón late de 200 a 400 veces por minuto.

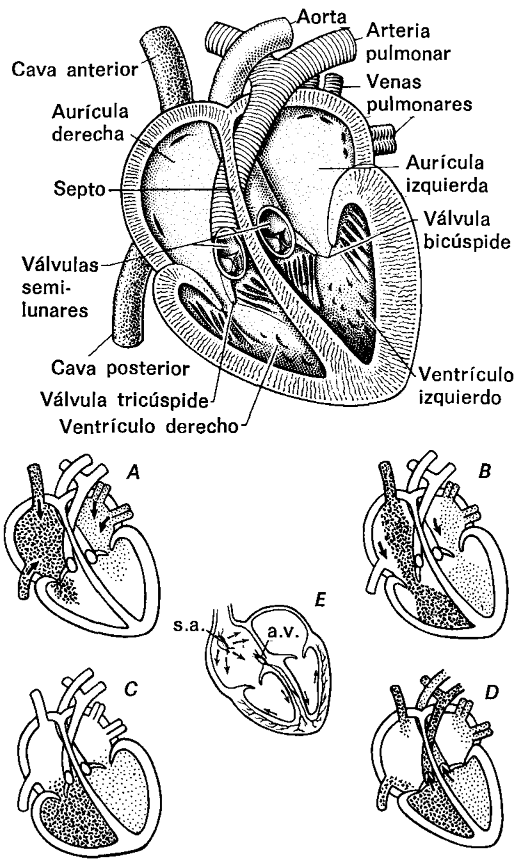


Fig. 6-4 *Arriba:* Corazón de mamífero (humano) abierto en el plano fontal, vista ventral. *Abajo:* Su funcionamiento *(A-D).* Las flechas indican el curso del flujo sanguíneo. El punteado denso es la sangre sin oxigenar y el punteado ligero, la sangre oxigenada. *A.* Las aurículas se llenan con la sangre de las venas. *B.* La sangre entra en los ventrículos relajados. *C.* Las aurículas se contraen. *D.* Los ventrículos se contraen, las válvulas se cierran y la sangre es impelida hacia la aorta y las arterias pulmonares. *E.* Situación de los nudos sinoauricular (s.a.) y auriculoventricular (a.v.). Las flechas indican la extensión de la regulación. La aorta y la arteria pulmonar salen del lado dorsal (posterior) pero se representan aquí para que se pueda seguir con mayor claridad el curso del flujo sanguíneo. *(Modificado de Best y Taylor, The human body and its functions, Henry Holt and Co., Inc.)*

La sangre sale del corazón por una sucesión de impulsos que, en las arterias superficiales, como en la muñeca o en la sien, pueden percibirse como **pulso,** más intenso cuando se contrae el corazón (sístole) y menos cuando se llena (diástole). La presión disminuye con la distancia al corazón debido a las pérdidas por rozamiento, especialmente en las arteriolas, y el regreso de la sangre por las venas es virtualmente uniforme. Las presiones típicas del hombre, en milímetros de mercurio, son: en las arterias, 120-80 (sistólica-diastólica); capilares, 30-10; venas, 10-0. La presión está influida por el ritmo de los latidos del corazón, el grado de dilatación o constricción de los vasos y otros factores.

Auscultando con un estetoscopio, el médico experimentado puede obtener mucha información de los sonidos relacionados con la apertura y cierre de las válvulas cardíacas. El registro de las débiles corrientes resultantes de las fases de la acción cardíaca (electrocardiograma) es otro medio empleado en la detección de anormalidades.

El corazón, siempre activo, tiene sus vasos propios para suministrar oxígeno y nutrientes. A partir de la aorta, precisamente detrás de las válvulas semilunares, las **arterias coronarias** se distribuyen por toda la superficie del corazón y hacia el interior de sus músculos, ramificándose allí en capilares. La sangre retorna por las **venas coronarias,** que entran por el seno coronario a la aurícula derecha. Del 7 al 10 por ciento del caudal aórtico va a la circulación coronaria, sirviendo a las grandes necesidades del corazón. Cualquier obstrucción (oclusión) de los vasos coronarios produce un agudo dolor (angina pectoris) en la parte izquierda del tórax y en el brazo; éste es un síntoma a menudo fatal.

6-12 Arcos aórticos (fig. 13-4)

En los embriones de todos los vertebrados aparecen seis pares de arcos aórticos que salen de una aorta ventral procedente del extremo anterior del corazón y que pasan entre las hendiduras branquiales que se forman a los lados de la faringe. El primero y el segundo par desaparecen pronto. En los peces adultos, los arcos 3 a 6 van a las branquias, donde se producen los intercambios respiratorios, y luego se reúnen arriba para formar la aorta dorsal; igualmente, los arcos 4 a 6 irrigan las branquias permanentes de las salamandras. En los vertebrados terrestres el tercer arco forma la carótida común de cada lado, el 5 desaparece y el 6 se convierte en la arteria pulmonar. En las ranas, sapos y reptiles, las dos partes del arco 4 se convierten en los arcos sistémicos de la aorta dorsal, en las aves sólo persiste la mitad derecha, y en los mamíferos sólo la parte izquierda; en cada uno, la parte opuesta forma la arteria subclavia.

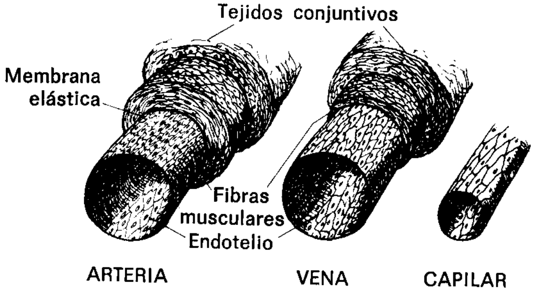


Fig. 6-5 Estructura de los vasos sanguíneos (el dibujo no está hecho a escala). Las arterias tienen una capa muscular más gruesa que las venas, y éstas suelen ser de mayor diámetro que sus arterias correspondientes. Las paredes de los capilares están formadas sólo por endotelio.

6-13 Vasos sanguíneos

El corazón y todos los vasos sanguíneos están enteramente tapizados por un endotelio liso y vítreo. Las paredes de la aorta y de las arterias mayores poseen espesas capas de tejido elástico y de fibras musculares (fig. 6-5), pero las pequeñas arteriolas están sólo cubiertas por fibras musculares lisas. Las paredes de los capilares, en las que ocurren todos los intercambios de alimentos, gases y substancias de desecho entre la sangre y los tejidos, no poseen fibras musculares, pero tienen muchas células contráctiles (Rouget) en su superficie externa. Los músculos de la rana presentan unos 400 capilares por milímetro cuadrado en sección transversal, y 1 cm^3 de sangre, al pasar por ellos, está en contacto con unos 2700 mm^2 de superficie capilar. En el perro, las cifras correspondientes (según Krogh) son 2600 capilares y 5600 mm^2. Los capilares de los músculos esqueléticos del hombre pueden tener una longitud total de 100 000 kilómetros y una superficie de ½ hectárea.

Las venas tienen las paredes delgadas, con fibras de tejido conjuntivo y pocos músculos; contrariamente a lo que ocurre en las arterias, se aplastan cuando están vacías. Las paredes de todos los vasos sanguíneos son elásticas, y fibras nerviosas vasomotoras rigen sus fibras musculares, determinando la dilatación o contracción de las arteriolas, de manera que se regula la cantidad de sangre que pasa por una región. Las venas están provistas de una serie de válvulas que contribuyen a mantener el flujo de la sangre hacia el corazón. En el hombre, la sangre contribuye a mantener la temperatura del cuerpo ya que regula la pérdida de calor. El exceso de calor actúa sobre un centro nervioso de la medula que determina la dilatación de los vasos superficiales de la piel, donde se elimina dicho calor; inversamente, el frío determina la constricción de estos vasos.

6-14 La circulaci
en los verte

En principio, el c
la circulación es
dos, pero difiere e
plejidad del coraz
los) y el tipo de
nes) (fig. 6-6). La
hombre fue demo
lliam Harvey (157
pios del siglo XVI
encima del codo
lugar de situación

PEZ
CABEZA
ANFIBIO
CABEZA
AVE
O MAMÍFE
CABEZA

Fig. 6-
y 30-3
ventrí
Gris,

tercambios respira-
oa para formar la
rcos 4 a 6 irrigan
s salamandras. En
cer arco forma la
el 5 desaparece y
pulmonar. En las
artes del arco 4 se
os de la aorta dor-
nitad derecha, y en
quierda; en cada
arteria subclavia.

nguíneos están en-
otelio liso y vítreo.
s arterias mayores
lástico y de fibras
pequeñas arteriolas
usculares lisas. Las
que ocurren todos
gases y substancias
tejidos, no poseen
nuchas células con-
externa. Los mús-
400 capilares por
ransversal, y 1 cm^3
tá en contacto con
pilar. En el perro,
n Krogh) son 2600
ilares de los mús-
eden tener una lon-
s y una superficie

elgadas, con fibras
úsculos; contraria-
terias, se aplastan
s de todos los va-
bras nerviosas va-
ilares, determinan-
e las arteriolas, de
ad de sangre que
están provistas de
buyen a mantener
razón. En el hom-
ntener la tempera-
pérdida de calor.
in centro nervioso
dilatación de los
nde se elimina di-
determina la cons-

6-14 La circulación de la sangre en los vertebrados

En principio, el camino seguido por la sangre en la circulación es parecido en todos los vertebrados, pero difiere en algunos detalles, según la complejidad del corazón (1 ó 2 aurículas y ventrículos) y el tipo de respiración (branquias o pulmones) (fig. 6-6). La circulación de la sangre en el hombre fue demostrada por primera vez por William Harvey (1578-1657), médico inglés, a principios del siglo XVII. Harvey hizo una ligadura por encima del codo y vio un ensanchamiento en el lugar de situación de las válvulas en las venas del antebrazo. Cuando aplicaba el dedo sobre una vena y empujaba la sangre hacia arriba, por encima de este punto, comprobaba que la vena permanecía vacía. (Cualquiera puede repetir este experimento sobre su propio brazo.) Mediante éste y otros experimentos dedujo que la sangre circula por las venas hacia el corazón. Harvey dedujo que la sangre debía llegar hasta las extremidades por las arterias y pasar, de alguna manera, a las venas, pero el descubrimiento de los capilares quedó para el anatómico italiano Marcello Malpighi, 33 años después.

En el hombre, el **camino de la circulación** es esencialmente el siguiente: la sangre que llega de

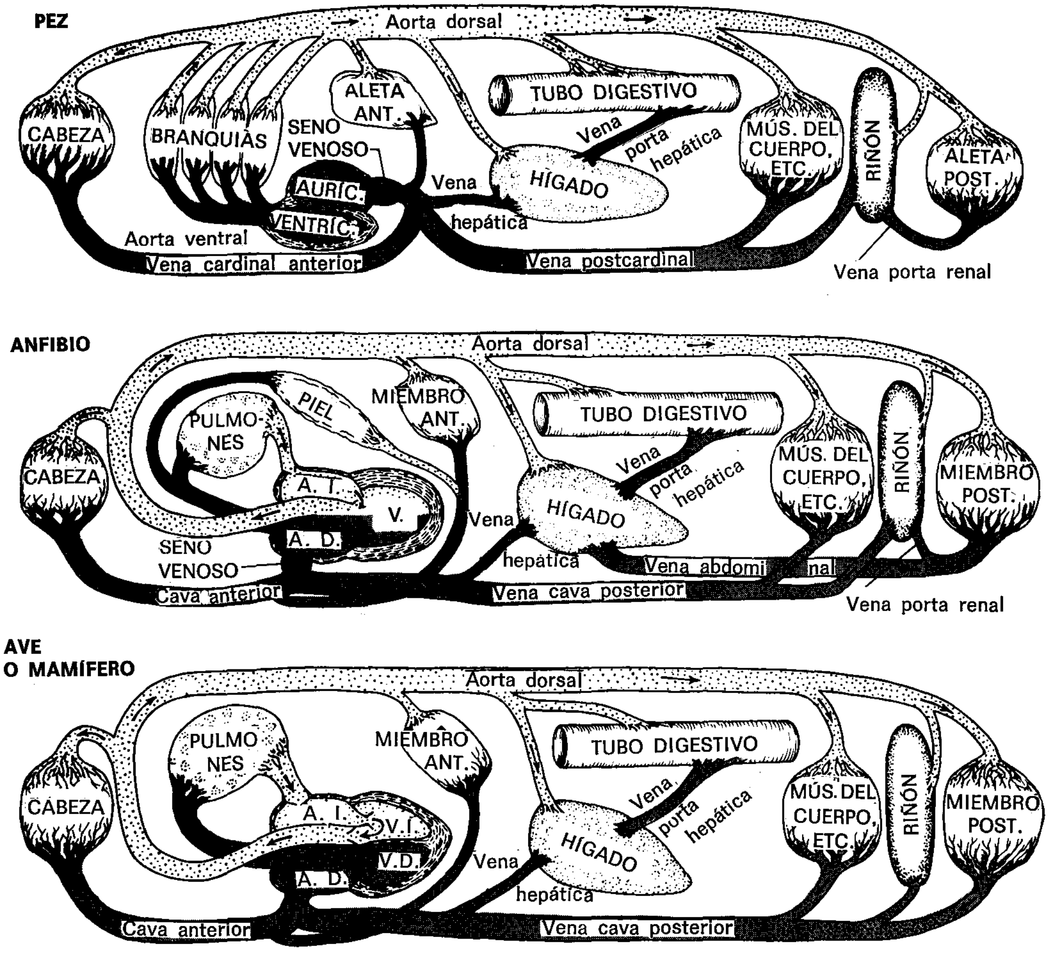

PEZ
Aorta dorsal
ALETA ANT.
TUBO DIGESTIVO
CABEZA
BRANQUIAS
SENO VENOSO
Vena porta hepática
MÚS. DEL CUERPO, ETC.
RIÑÓN
ALETA POST.
AURÍC.
Vena
HÍGADO
VENTRÍC.
hepática
Aorta ventral
Vena cardinal anterior
Vena postcardinal
Vena porta renal
ANFIBIO
Aorta dorsal
PIEL
MIEMBRO ANT.
TUBO DIGESTIVO
PULMONES
CABEZA
A. I.
V.
Vena porta hepática
MÚS. DEL CUERPO, ETC.
RIÑÓN
MIEMBRO POST.
HÍGADO
Vena
A. D.
SENO VENOSO
hepática
Vena abdominal
Cava anterior
Vena cava posterior
Vena porta renal
AVE O MAMÍFERO
Aorta dorsal
PULMONES
MIEMBRO ANT.
TUBO DIGESTIVO
CABEZA
A. I.
V. I.
Vena porta hepática
MÚS. DEL CUERPO, ETC.
RIÑÓN
MIEMBRO POST.
HÍGADO
V. D.
A. D.
Vena
hepática
Cava anterior
Vena cava posterior

Fig. 6-6 La circulación de la sangre en los vertebrados. Pez, una aurícula y un ventrículo (figs. 29-5 y 30-3). Anfibio, dos aurículas y un ventrículo (fig. 31-6). Ave o mamífero, dos aurículas y dos ventrículos separados (figs. 33-8 y 34-4). Las flechas indican la dirección en que circula la sangre. Gris, sangre no oxigenada; blanco, sangre oxigenada (compárese con la fig. 13-4).

las distintas regiones del cuerpo pasa a las venas cava inferior y superior para entrar en la aurícula derecha; es pobre en oxígeno, tiene color rojo oscuro (punteado, fig. 6-7) y transporta anhídrido carbónico. De la aurícula derecha fluye por la válvula tricúspide (fig. 6-4) al ventrículo derecho, y de allí, a consecuencia de una contracción fuerte del ventrículo (sístole), por las válvulas semilunares y por la arteria pulmonar a los pulmones.

En los pulmones la sangre pasa por numerosos pequeños capilares existentes en las membranas que cubren los alvéolos (fig. 7-3C), donde es reoxigenada (fig. 6-6) y desprende su anhídrido carbónico (pár. 6-10). Luego pasa a vasos mayores y a las venas pulmonares que penetran en la aurícula izquierda. Por la válvula bicúspide llega al ventrículo izquierdo, donde, mediante una potente contracción muscular (sístole), es impulsada a la aorta, el vaso mayor y de paredes más gruesas del cuerpo. La aorta se divide primero en varias grandes arterias de paredes gruesas, que se ramifican de nuevo y se subdividen para alimentar todas las partes del cuerpo. La sangre pasa por las arterias a las arteriolas microscópicas y de éstas a los capilares no musculares de los tejidos.

El camino más corto de regreso de la sangre al corazón se verifica a través de la parte sistémica del sistema venoso. Los capilares se reúnen para formar vénulas que, finalmente, desembocan en dos grandes venas: la cava superior, también llamada anterior o precava, y la cava inferior, posterior o postcava.

Además del ciclo esbozado existen varios caminos secundarios vitales. La sangre arterial del abdomen penetra en un sistema de capilares que tapiza las paredes del estómago y el intestino, en donde se absorbe el alimento digerido; luego, la sangre pasa por la **vena porta** (una vena que conecta dos sistemas de capilares) al hígado. Allí se distribuye por otro sistema de capilares donde las substancias alimenticias pueden almacenarse en células hepáticas, y otros procesos esenciales tienen lugar según se describe en el párrafo 5-11. Para completar esta importante ruta secundaria, la sangre del hígado se reúne en la vena hepática y circula hacia la vena cava posterior.

Otro camino igualmente importante lleva la sangre arterial por el doble sistema de capilares de los riñones (pár. 7-12, fig. 7-10), de donde vuelve al corazón. Los riñones son el principal mecanismo regulador del cuerpo; cuando pasa por ellos la sangre, el exceso de agua y de substancias de desecho se eliminan para mantener un estado relativamente uniforme (estado de equilibrio) en el cuerpo.

En el corazón de los fetos humanos la separación entre las dos aurículas es incompleta y, además, existe una conexión (conducto arterioso) entre la arteria pulmonar y la aorta. Estos dos dispositivos sirven para desviar la sangre alrededor de los pulmones que se están desarrollando pero que todavía no son funcionales. (Entonces el oxígeno se obtiene mediante la placenta.) Al nacer, cuando se inicia la respiración del aire, una lámina cierra la partición que existe entre las aurículas, y el conducto arterioso se constriñe. Si el conducto permanece abierto, la sangre no pasa por los pulmones, resultando un niño «azul», en el cual la oxigenación de la sangre es deficiente; esta anormalidad puede corregirse quirúrgicamente.

El corazón y el sistema circulatorio son tan importantes en muchas actividades del cuerpo que cualquier perturbación de sus funciones es grave. La presión sanguínea alta (hipertensión) determina un mayor esfuerzo de los vasos y del corazón y puede terminar en la rotura de una arteria, una intensa hemorragia y la muerte. El «endurecimiento de las arterias» (arteriosclerosis) es otra perturbación circulatoria, particularmente en las personas de edad. Una enfermedad frecuente y grave es la trombosis coronaria —el cierre o la obturación, por un espasmo o un coágulo, de alguno de los vasos que irrigan el músculo del corazón—. La lesión no se cura y tiene por consecuencia una deficiencia local en la circulación. Los restantes vasos coronarios tienen una tarea mayor y el corazón pierde eficiencia. A veces estos casos han podido ser corregidos quirúrgicamente.

Otras actividades del sistema circulatorio son la formación de glóbulos rojos en la medula ósea, el servicio del bazo en el almacenamiento de sangre, y el del bazo y del hígado en la destrucción de glóbulos rojos viejos.

6-15 Integración del sistema circulatorio

El corazón y los vasos sanguíneos están regulados por el sistema nervioso y también por ciertas substancias que se hallan presentes en la sangre. El sistema circulatorio es sensible a ligeros cambios del cuerpo, y su funcionamiento es complejo debido a la intervención de numerosos órganos y funciones. Un ejercicio moderado, por ejemplo, ajusta los latidos del corazón, la presión de la sangre y su distribución. La actividad muscular requiere oxí-

de equilibrio) en el

manos la separación
ompleta y, además,
arterioso) entre la
stos dos dispositivos
lrededor de los pul-
ndo pero que toda-
es el oxígeno se ob-
l nacer, cuando se
na lámina cierra la
rículas, y el conduc-
conducto permanece
r los pulmones, re-
cual la oxigenación
anormalidad puede

latorio son tan im-
des del cuerpo que
funciones es grave.
pertensión) determi-
vasos y del corazón
de una arteria, una
. El «endurecimien-
osis) es otra pertur-
nente en las perso-
l frecuente y grave
cierre o la obtura-
ígulo, de alguno de
ulo del corazón—.
r consecuencia una
ción. Los restantes
rea mayor y el co-
estos casos han po-
nente.
circulatorio son la
n la medula ósea,
cenamiento de san-
en la destrucción

circulatorio

os están regulados
én por ciertas subs-
en la sangre. El
a ligeros cambios
o es complejo de-
osos órganos y fun-
por ejemplo, ajusta
de la sangre y su
ular requiere oxí-

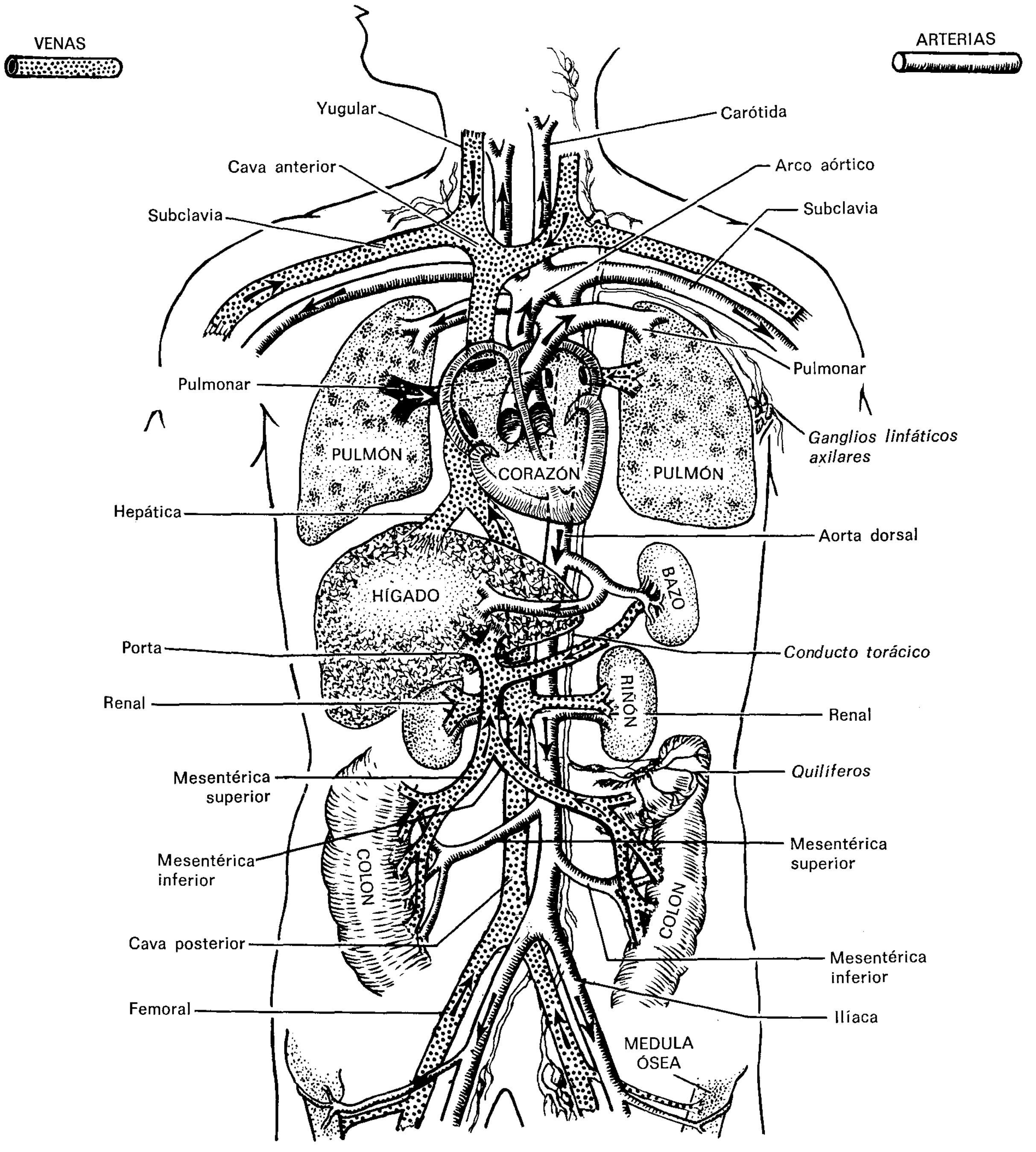

VENAS
ARTERIAS
Yugular
Carótida
Cava anterior
Arco aórtico
Subclavia
Subclavia
Pulmonar
Pulmonar
PULMÓN
CORAZÓN
PULMÓN
Ganglios linfáticos axilares
Hepática
Aorta dorsal
HÍGADO
BAZO
Porta
Conducto torácico
RIÑÓN
Renal
Renal
Mesentérica superior
Quilíferos
Mesentérica superior
Mesentérica inferior
COLON
COLON
Cava posterior
Mesentérica inferior
Femoral
Ilíaca
MEDULA ÓSEA

Fig. 6-7 Principales vasos sanguíneos del sistema circulatorio humano y sus relaciones con los órganos internos; se omiten el estómago, el intestino delgado, la vejiga de la orina y los órganos reproductores. Las flechas indican el curso del flujo sanguíneo; punteado grueso, sangre pobre en oxígeno; (sin puntos) sangre rica en oxígeno. En los vasos pulmonares, la arteria (sin puntos) lleva sangre al pulmón y la vena (punteada) devuelve sangre oxigenada al corazón. El conducto torácico del sistema linfático y unos pocos ganglios linfáticos van en cursiva.

geno y produce anhídrido carbónico. Por estimulación química y nerviosa, la demanda de oxígeno aumenta la presión arterial y dilata los capilares, determinando una mayor circulación de sangre. El ritmo de los latidos del corazón se acelera por un reflejo estimulado por el aumento de presión en la aurícula derecha. Otros reflejos estimulan los centros constrictores y dilatadores de la medula (fig. 9-7), disminuyendo la circulación sanguínea en las áreas inactivas y acelerándola en los sitios donde es necesario. Entretanto, el hipotálamo es activado y se secreta epinefrina (adrenalina), lo que tiene por efecto la constricción de los vasos sanguíneos de la piel y de las vísceras y la dilatación de los de los músculos. Todos estos cambios tienen la misma orientación y, si no se les frena, conducirían a un latir y una presión sanguínea excesivos, lo que haría peligrar los finos vasos sanguíneos del encéfalo. Mas los elementos sensitivos de los arcos aórticos y del seno carotídeo, que actúan a través de la medula, determinan la relajación de los músculos arteriales y la disminución de los latidos del corazón. Las distintas partes del sistema circulatorio están, por tanto, integradas y operan mediante un equilibrio sensitivo.

Bibliografía

(Véase también la bibliografía al final del cap. 4.)

Adolph, E. F. 1967. The heart's pacemaker. *Sci. Am.*, vol. 216, núm. 3 pp. 32-37. *Un grupo de células especializadas inician los latidos del corazón y contribuyen a controlarlo.*

Berne, R. M., y **M. N. Levy.** 1967. Cardiovascular physiology. St. Louis, The C. V. Mosby Co. IX + 254 pp., ilus.

Capra, J. D., y **A. B. Edmundson.** 1977. The antibody combining site. *Sci. Am.*, vol. 236, núm. 1, pp. 50-59. *Cuando un antígeno se combina con un anticuerpo, lo hace acoplándose del mismo modo que cuando se acoplan una llave y una cerradura.*

Clarke, C. A. 1968. The prevention of «rhesus» babies. *Sci. Am.*, vol. 219, núm. 5, pp. 46-52. *Unos experimentos hechos con mariposas condujeron fortuitamente a la solución del problema del Rh.*

Fox, H. M. 1950. Blood pigments. *Sci. Am.*, vol. 182, núm. 3, pp. 20-22. *Comparación de los principales pigmentos respiratorios: hemoglobina, hemocianina y clorocruorina.*

Guyton, A. C. 1963. Circulatory physiology: cardiac output and its regulation. Filadelfia, W. B. Saunders Co. VIII + 468 pp., 199 figs.

———. 1977. Basic human physiology. 2.ª ed. Filadelfia, W. B. Saunders Company XI + 931 pp.

Laki, K. 1962. The clotting of fibrinogen. *Sci. Am.*, vol. 206, núm. 3, pp. 60-66.

Mayerson, H. S. 1963. The lymphatic system. *Sci. Am.*, vol. 208, núm. 6, pp. 80-90. *La «segunda» circulación del cuerpo y su papel en mantener el estado de equilibrio en el cuerpo.*

McKusick, V. A. 1965. The royal hemophilia. *Sci. Am.*, vol. 213, núm. 2, pp. 88-95. *Un cromosoma X defectuoso transmitido por la reina Victoria ha atormentado a la realeza europea durante tres generaciones.*

Perutz, M. F. 1964. The hemoglobin molecule. *Sci. Am.*, vol. 211, núm. 5, pp. 64-76. *Sus 10 000 átomos están dispuestos en cuatro cadenas helicoidales arrolladas.*

Ponder, E. 1957. The red blood cell. *Sci. Am.*, vol. 196, núm. 1, pp. 95-102. *Su efectividad en el transporte de oxígeno es aclarada mediante un estudio de la estructura molecular de su superficie.*

Scholander, P. F. 1957. «The wonderful net.» *Sci. Am.*, vol. 196, núm. 4, pp. 96-107. *El modo que tienen los animales de conservar el calor y el oxígeno mediante una disposición a contracorriente de los vasos sanguíneos.*

Wiggers, C. J. 1957. The heart. *Sci. Am.*, vol. 196, número 5, pp. 74-87. *Esbozo general de este músculo intrincadamente entretejido refiriéndose especialmente a su función como bomba.*

Wolf, A. V. 1958. Body water. *Sci. Am.*, vol. 199, número 5, pp. 125-132. *Se difunde libremente a través de los tejidos pero su cantidad total está estrechamente regulada.*

Wood, J. E. 1968. The venous system. *Sci. Am.*, vol. 218, núm. 1, pp. 86-96. *Las venas son depósitos para la sangre y no simplemente conductos pasivos.*

Zucker, M. B. 1961. Blood platelets. *Sci. Am.*, vol. 204, núm. 2, pp. 58-64. *Los diminutos discos del torrente sanguíneo que taponan las roturas de los vasos y que son los constituyentes de los coágulos de sangre.*

Zweifach, B. J. 1959. The microcirculation of the blood. *Sci. Am.*, vol. 200, núm. 1, pp. 54-60. *Se describe la anatomía y función de los capilares.*

7

Siste

Todos los a
tabolismo c
carbónico r
ses se denor
den vivir d
mentos alm
vivir duran
pocos pued
que este g
mayoría de
ambiente e
ciento de
0,7 por cie
de agua (H
Induda
mar, donde
pos de ani
to en el a
gicos vario
tres y, por
ción requ
entre ellos

n de los principales
lobina, hemocianina

physiology: cardiac
adelfia, W. B. Saun-
igs.
iology. 2.ª ed. Fila-
ny XI + 931 pp.
ibrinogen. *Sci. Am.,*

phatic system. *Sci.*
0. *La «segunda» cir-*
en mantener el es-
.
emophilia. *Sci. Am.,*
n cromosoma X de-
ina Victoria ha ator-
durante tres genera-

obin molecule. *Sci.*
. *Sus 10 000 átomos*
adenas helicoidales

ll. *Sci. Am.,* vol. 196,
dad en el transporte
te un estudio de la
erficie.
lerful net.» *Sci. Am.,*
modo que tienen los
y el oxígeno median-
riente de los vasos

ci. Am., vol. 196, nú-
ral de este músculo
firiéndose especial-
ba.
i. Am., vol. 199, nú-
le libremente a tra-
ntidad total está es-

stem. *Sci. Am.,* vol.
enas son depósitos
nte conductos pasi-

s. *Sci. Am.,* vol. 204,
s discos del torren-
oturas de los vasos
de los coágulos de

ocirculation of the
1, pp. 54-60. *Se des-*
los capilares.

7

Sistemas respiratorios y excretores

Sistemas respiratorios

Todos los animales necesitan oxígeno para su metabolismo celular, y deben eliminar el anhídrido carbónico resultante. El intercambio de estos gases se denomina **respiración.** Algunos animales pueden vivir durante meses de las grasas u otros alimentos almacenados en su cuerpo, muchos pueden vivir durante un tiempo más corto sin agua, pero pocos pueden vivir largo tiempo sin oxígeno, ya que este gas no se almacena en el organismo. La mayoría de los animales obtienen el oxígeno del ambiente en que viven. El aire contiene un 21 por ciento de oxígeno, pero el agua sólo contiene un 0,7 por ciento o menos; el oxígeno de la molécula de agua (H_2O) no es utilizable para la respiración.

Indudablemente, la vida animal se originó en el mar, donde todavía viven una gran cantidad de tipos de animales, obteniendo su oxígeno del disuelto en el agua. En el curso de los tiempos geológicos varios animales se han convertido en terrestres y, por lo tanto, respiran aire. Esta transformación requirió importantes cambios adaptativos, entre ellos nuevos métodos de respiración.

7-1 Oxígeno y anhídrido carbónico

La respiración ordinaria en los diferentes animales se realiza mediante distintos **sistemas** u **órganos respiratorios,** tales como la cubierta del cuerpo, branquias, pulmones o tráqueas. Estas estructuras tienen distinto aspecto, pero su función es esencialmente la misma (figuras 7-1 y 7-2); consisten en una membrana húmeda permeable a través de la cual se difunden con facilidad las moléculas de oxígeno y de anhídrido carbónico. De acuerdo con las leyes de los gases, cada gas actúa independientemente de los demás. Cuando existe un diferencia de presión (pár. 2-11) entre los dos lados de una membrana, pasan más moléculas hacia el lado con menos presión que en la dirección opuesta. La presión parcial del oxígeno en el aire o en el agua es mayor que dentro del animal, donde se consume continuamente, por lo que el oxígeno tiende a entrar a través de cualquier membrana apropiada. La presión parcial del anhídrido carbónico es mayor en el interior del animal, por lo que tiende a salir. Estos intercambios ocurren simultáneamente. En muchos animales pequeños el intercambio de gases es directo: del aire o del agua pasa a las células de los tejidos, a través de las membranas; pero en las especies de gran tamaño y en las que tienen los tegumentos impermeables es más complicada. En estos últimos la respiración tiene dos fases: la **respiración externa,** o sea, el intercambio entre el ambiente y los órganos respiratorios, y la **respiración interna,** o sea, el intercambio entre los líquidos del cuerpo y las células de los tejidos. Una tercera fase, la **respiración celular** (la utilización del oxígeno en las células y el desprendimiento de anhídrido carbónico) se estudia como parte del metabolismo (párs. 2-22 y 5-11).

El término **respiración** suele asociarse con el oxígeno libre. Mas algunos parásitos intestinales y los invertebrados que habitan en el fango tienen poco o nada de oxígeno en su ambiente. Estos animales anaeróbicos pueden obtener energía en ausencia de oxígeno libre mediante glucólisis (pár. 2-24).

7-2 Mecanismos respiratorios

Los animales obtienen oxígeno de cinco maneras: 1) del agua o del aire a través de una superficie húmeda existente en el cuerpo (ameba, gusanos planos); 2) del aire o del agua a través de la delgada y húmeda pared del cuerpo hasta los vasos sanguíneos (lombrices de tierra, etc.); 3) del aire, a través de espiráculos, o del agua a través de branquias traqueales, a un sistema de conductos aéreos, o tráqueas, y a los tejidos (insectos); 4) del agua, a través de las superficies branquiales húmedas a los vasos sanguíneos (peces, anfibios), y 5) del aire, a través de la superficie húmeda de los pulmones a los vasos sanguíneos (caracoles terrestres, vertebrados terrestres). En todas estas maneras tiene lugar la difusión a través de una superficie húmeda.

7-3 Difusión

Muchos animales acuáticos obtienen el oxígeno directamente de su ambiente. En un protozoo, el intercambio gaseoso tiene lugar a través de la membrana celular desde y hacia el agua que lo rodea. En las esponjas, cnidarios y otros invertebrados de cuerpo blando, los gases se difunden a través de las células epiteliales y de allí a las que se encuentran a mayor profundidad en el cuerpo. Algunos endoparásitos están bañados por los líquidos del cuerpo de sus huéspedes, de los cuales absorben

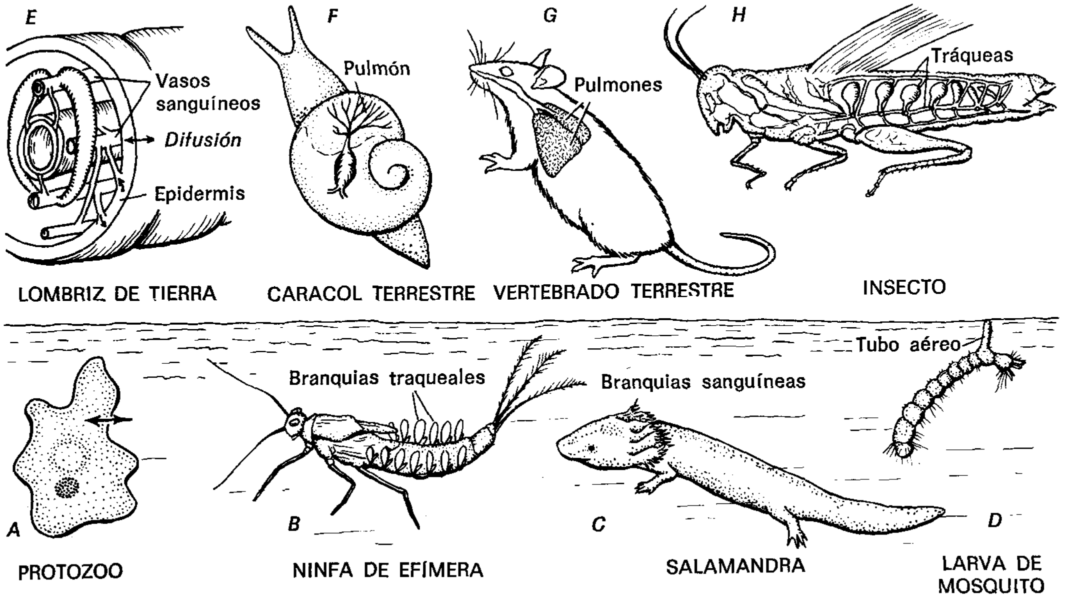


Fig. 7-1 ***Tipos de mecanismos respiratorios en los animales y protistas.*** En el agua *(abajo)*. *A*. Protozoo, difusión a través de la pared celular. *B*. Ninfa de efímera (insecto), branquias traqueales. *C*. Salamandra, branquias sanguíneas. *D*. Larva de mosquito, acuática con tubo para respirar aire libre. En el aire *(arriba)*. *E*. Lombriz de tierra, difusión a través de la pared húmeda del cuerpo hacia los vasos sanguíneos. *F*. Caracol terrestre, pulmón húmedo en el interior del cuerpo. *G*. Vertebrado terrestre, un par de pulmones húmedos en el interior del cuerpo. *H*. Insecto, sistema de conductos aéreos (tráqueas) por todo el cuerpo.

PARED DI
DE UN IN
ACUÁTIC

BRANQU
TRAQUE
DE UNA
DE EFÍM

BRANQU
SANGUÍ
UN PEZ
DE UNA

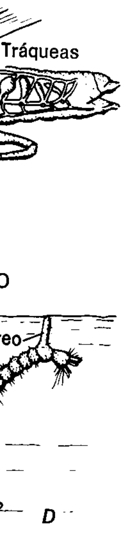
oxígeno y
Los gusa
sitios húr
difusión
fusión di
animales
tan de l
tres debe
den disp
pirar poı

7-4 Trá

Los inse
tus tiene
cuerpo,
jidos int

a los vasos sanguí-
3) del aire, a tra-
ravés de branquias
nductos aéreos, o
s); 4) del agua, a
ales húmedas a los
s), y 5) del aire,
a de los pulmones
s terrestres, verte-
tas maneras tiene
superficie húmeda.

nen el oxígeno di-
un protozoo, el
través de la mem-
gua que lo rodea.
s invertebrados de
nden a través de
las que se encuen-
cuerpo. Algunos
los líquidos del
s cuales absorben


Tráqueas
o
eo
D
LARVA DE
MOSQUITO

A. Pro-
eales.
r aire
cuerpo
. Ver-
na de

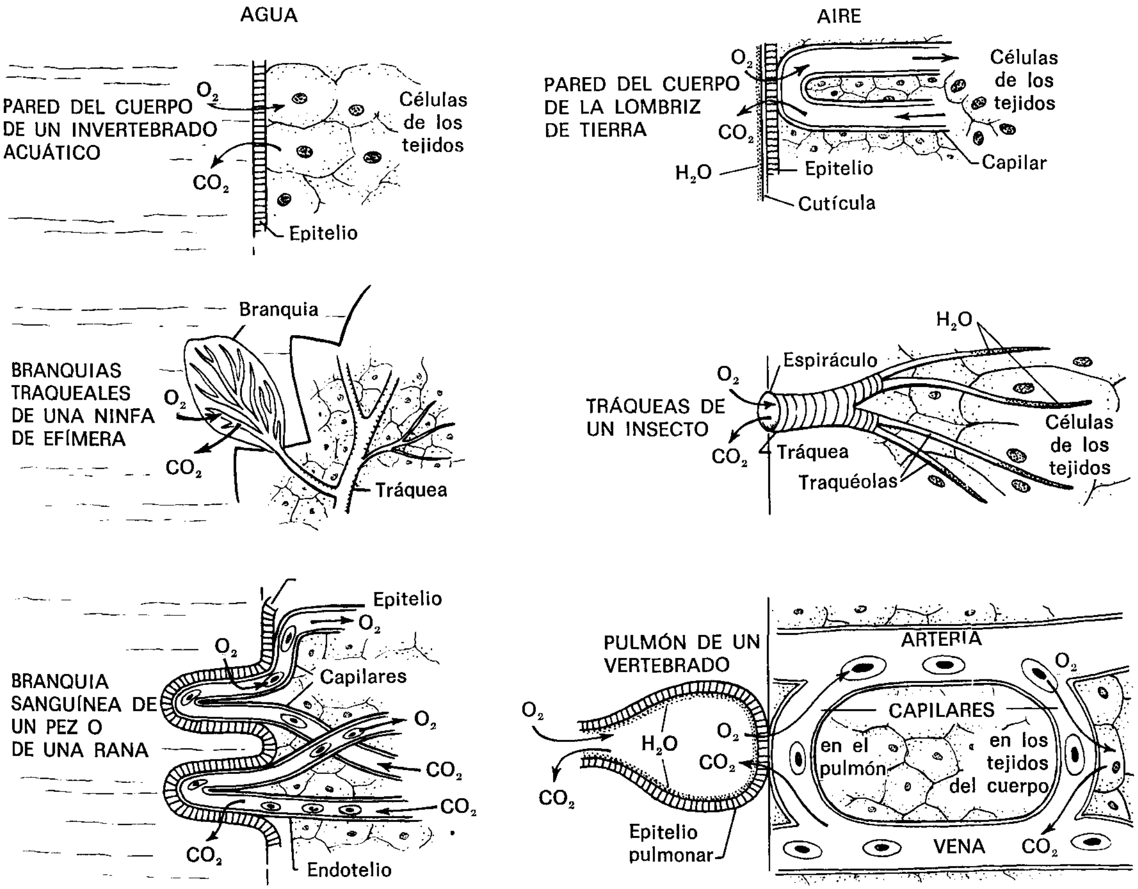

AGUA
AIRE
PARED DEL CUERPO DE UN INVERTEBRADO ACUÁTICO
O_2
CO_2
Células de los tejidos
Epitelio
PARED DEL CUERPO DE LA LOMBRIZ DE TIERRA
O_2
CO_2
H_2O
Células de los tejidos
Epitelio
Capilar
Cutícula
Branquia
BRANQUIAS TRAQUEALES DE UNA NINFA DE EFÍMERA
O_2
CO_2
Tráquea
H_2O
TRÁQUEAS DE UN INSECTO
O_2
Espiráculo
CO_2
Tráquea
Traquéolas
Células de los tejidos
Epitelio
BRANQUIA SANGUÍNEA DE UN PEZ O DE UNA RANA
O_2
Capilares
CO_2
Endotelio
PULMÓN DE UN VERTEBRADO
ARTERIA
O_2
H_2O
CO_2
CAPILARES
en el pulmón
en los tejidos del cuerpo
Epitelio pulmonar
VENA

Fig. 7-2 Equivalencia de distintos mecanismos respiratorios en diversos animales que viven en el aire o en el agua; esquemático. En el aire, las superficies respiratorias se conservan húmedas gracias a los líquidos corporales, con un elevado contenido de agua (áreas punteadas marcadas con H_2O).

oxígeno y a los cuales ceden anhídrido carbónico. Los gusanos planos terrestres pueden vivir en los sitios húmedos donde es posible la respiración por difusión a través de la epidermis húmeda. La difusión directa sería inadecuada para los grandes animales debido a que sus órganos internos distan de la superficie exterior. Las especies terrestres deben conservar el agua del cuerpo y no pueden disponer de mucha humedad externa para respirar por difusión.

7-4 Tráqueas

Los insectos, isópodos, algunos arácnidos y *Peripatus* tienen finos tubos que, desde la superficie del cuerpo, se ramifican hacia todos los órganos y tejidos internos. Se denominan **tráqueas.** Se desarrollan como invaginaciones de la pared del cuerpo y están tapizadas por quitina. Todas terminan en microscópicas células traqueales que se prolongan como **traqueolas** intracelulares y a veces forman una red capilar en los tejidos. El extremo de una traqueola está lleno de líquido por el que se difunden el oxígeno y el anhídrido carbónico hacia dentro y hacia fuera de las células de los tejidos adyacentes. La difusión de gases por el sistema traqueal se realiza gracias a movimientos de los segmentos torácico y abdominal del cuerpo. La eficiencia de este sistema depende de la velocidad de difusión del oxígeno en el aire que es extremadamente rápida en comparación con la difusión en el agua, y del tamaño relativamente pequeño de los animales traqueados. En muchos insectos, las aberturas externas o **espiráculos** del sistema traqueal poseen válvulas (opérculos) que pueden cerrarse para limitar la pérdida de agua.

Las larvas de las libélulas, efímeras, moscas de la piedra y algunos otros artrópodos traqueados son acuáticas. Obtienen oxígeno del agua por difusión, ya sea a través de la cutícula al sistema traqueal o mediante **branquias traqueales** especializadas que suministran más superficie para la difusión. Los escarabajos acuáticos adultos y las chinches de agua nadan hasta la superficie y cogen una burbuja plateada de aire debajo de las alas y el oxígeno existente en ella se difunde hacia el sistema traqueal.

7-5 Branquias sanguíneas

En la mayor parte de los animales superiores el transporte de oxígeno por la sangre contribuye a la respiración. Su forma más simple se ve en la lombriz de tierra, en la que el oxígeno se difunde a través de la pared del cuerpo hasta la sangre de los vasos superficiales y luego pasa de la sangre a las células de los tejidos. En la rana, la piel húmeda y el revestimiento de la boca tienen igual función. Muchos animales acuáticos, no obstante, tienen un mecanismo más eficiente, las **branquias sanguíneas,** formadas por numerosos filamentos largos cubiertos por una delicada epidermis y que contienen una red de capilares. El intercambio O_2-CO_2 ocurre entre el agua del ambiente y la sangre. El oxígeno libre, disuelto, se difunde hacia dentro desde el agua. El agua fría contiene más oxígeno que el agua caliente y el «agua blanca» de las corrientes rápidas contiene más que el agua tranquila de los estanques o de los pantanos. La pequeña cantidad de oxígeno disuelto en el agua limita la densidad de las poblaciones animales, pero las plantas acuáticas solucionan parcialmente este problema al desprender oxígeno durante la fotosíntesis.

Los filamentos branquiales de las larvas de salamandra (fig. 31-10) y los de algunos gusanos marinos están simplemente expuestos al agua, pero los anélidos tubícolas, los crustáceos acuáticos tales como el cangrejo de río (fig. 24-4), y muchos moluscos acuáticos, tienen dispositivos especiales para hacer pasar el agua por las branquias. Las branquias de los peces y renacuajos se encuentran en cámaras que están situadas a los lados de la faringe, y el agua que ingieren por la boca es impulsada a salir pasando por los filamentos (figura 30-6).

7-6 Pulmones

Todos los vertebrados terrestres, incluyendo la mayoría de los anfibios y todos los reptiles, las aves y los mamíferos poseen **pulmones.** Los pulmones son cámaras tapizadas por un epitelio húmedo debajo del cual hay una red de capilares sanguíneos que pueden utilizar el aire atmosférico. Básicamente, los pulmones son como las branquias sanguíneas, pero están invaginados en vez de evaginados. Sus paredes están divididas en diversos grados formando unos compartimientos denominados **alvéolos.** Los alvéolos son cámaras microscópicas, abiertas al flujo de aire de los pulmones y rodeadas por muchos capilares sanguíneos (fig. 7-3C), donde se verifica el intercambio respiratorio. En algunos anfibios *(Necturus),* los pulmones tienen poca vascularización y forma de saco, carecen de alvéolos y funcionan fundamentalmente como órganos hidrostáticos; en las ranas, la vascularización es más extensa y los alvéolos son grandes y se abren ampliamente a la cavidad pulmonar; en los reptiles, los alvéolos son más numerosos y la tráquea está subdividida en **bronquios;** con las aves y con los mamíferos, la vascularización, la subdivisión bronquial y el número de alvéolos alcanzan su punto máximo. La tendencia total de la evolución ha resultado en un incremento de la vascularización y de la superficie respiratoria juntamente con un aumento de la actividad metabólica. Los pulmones de las aves son densos, y el aire fluye a su través y no hacia dentro y hacia fuera como en otros vertebrados pulmonados (pár. 33-11). El aire a través del sistema respiratorio es impelido hacia dentro y hacia fuera de una serie de **sacos aéreos** (figura 33-9) de paredes delgadas; éstos ocupan espacios entre los órganos internos y alrededor de algunos huesos o dentro de ellos. Los sacos aéreos tienen por función disminuir la temperatura del cuerpo y desviar el aire a los pulmones. Algunos moluscos y arácnidos poseen pulmones que funcionan por difusión (figs. 21-16 y 23-5).

7-7 El sistema respiratorio humano

La boca y la nariz comunican con los pulmones mediante una serie de estructuras especiales. La **glotis** es una abertura existente en el suelo de la faringe, protegida en su parte superior por un opérculo o **epiglotis** y sostenida por una armazón cartilaginosa, la **laringe.** Ésta comunica con un tubo flexible, la **tráquea,** que se extiende por el tórax

incluyendo la ma-
reptiles, las aves
es. Los pulmones
itelio húmedo de-
pilares sanguíneos
mosférico. Básica-
las branquias san-
en vez de evagi-
as en diversos gra-
ntos denominados
ras microscópicas,
lmones y rodeadas
(fig. 7-3C), donde
atorio. En algunos
s tienen poca vas-
arecen de alvéolos
como órganos hi-
ularización es más
les y se abren am-
r; en los reptiles,
y la tráquea está
las aves y con los
subdivisión bron-
alcanzan su punto
a evolución ha re-
vascularización y
amente con un au-
ica. Los pulmones
fluye a su través
como en otros ver-
1). El aire a tra-
pelido hacia dentro
sacos aéreos (figu-
stos ocupan espa-
alrededor de algu-
sacos aéreos tienen
eratura del cuer-
ones. Algunos mo-
nones que funcio-
23-5).

mano

con los pulmones
ras especiales. La
en el suelo de la
superior por un
por una armazón
munica con un tu-
tiende por el tórax

---

y se bifurca en dos **bronquios,** que van uno a cada **pulmón** (fig. 7-3).

En la nariz, el aire que entra es filtrado, calentado y humedecido. Es filtrado por pelos y huesos turbinales o conchas cubiertos por una gruesa membrana mucosa. La boca sirve también de camino para el aire, y la faringe es un paso para el aire que procede tanto de la boca como de la nariz hacia la laringe (fig. 5-5).

La laringe u órgano de la voz (fig. 8-4) está en la parte anterior del cuello. Es ancha en su parte superior, de forma triangular, y consta de nueve cartílagos movidos por músculos; contiene dos pliegues de membranas mucosas con ligamentos elásticos fibrosos incluidos, las **cuerdas vocales.**

La voz es producida por el aire expulsado de los pulmones, que hace vibrar las cuerdas vocales, y la posición de las cuerdas varía para producir distintas clases de sonidos. Las ondas sonoras así producidas pasan por la faringe, la boca y las cavidades nasales, que actúan como cámaras resonadoras; estas partes, juntamente con la lengua y los labios, tienen importancia para el habla. El tamaño de la laringe varía según los individuos; en la época de la pubertad crece más rápidamente en los varones que en el sexo femenino, y el cambio tiene por consecuencia una voz más profunda y baja.

La tráquea y los bronquios están reforzados por anillos cartilaginosos para impedir que se aplasten. El pulmón humano tiene 300 millones o más de alvéolos. La superficie interna completa se estima en 40-80 m², o sea, unas cincuenta veces el área de la piel.

La substancia de los pulmones es porosa y esponjosa y contiene una gran cantidad de fibras elásticas. El pulmón derecho es mayor, más ancho y más corto que el izquierdo, debido a la posición asimétrica del corazón y del hígado. El **diafragma** es un tabique de separación en forma de domo, que separa el tórax, que contiene el corazón y los pulmones, de la cavidad abdominal. En condiciones normales los pulmones ocupan totalmente la cavidad torácica; cada pulmón ocupa su propia cavidad pleural, herméticamente cerrada. Los pulmones están cubiertos por una membrana, la **pleura visceral;** una membrana semejante, la **pleura parietal,** tapiza la cavidad pectoral; un **líquido intrapleural** lubricante rellena el espacio intermedio. La **presión intrapleural** es inferior a la atmosférica y, por consiguiente, el aire de los alvéolos mantiene dilatados a los pulmones contra

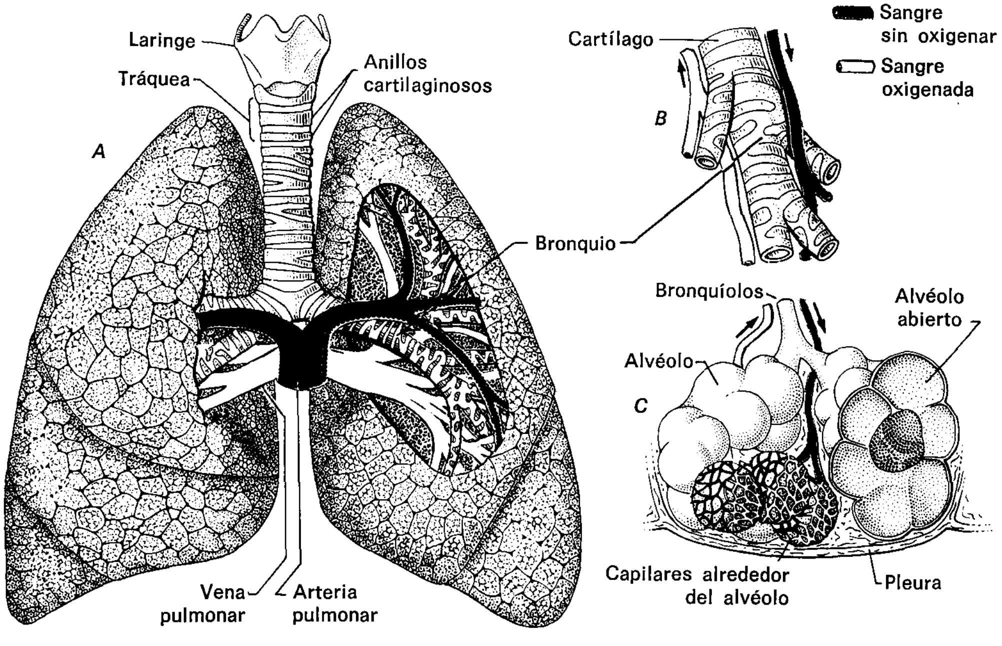


Fig. 7-3 El sistema respiratorio del hombre. *A.* Laringe, tráquea y pulmones vistos ventralmente; el pulmón izquierdo está abierto. *B.* Porción de un bronquio, con cartílagos; pequeños vasos sanguíneos adyacentes. *C.* Bronquíolo con alvéolos y capilares; esquemático. (Los vasos oscuros transportan sangre sin oxigenar).

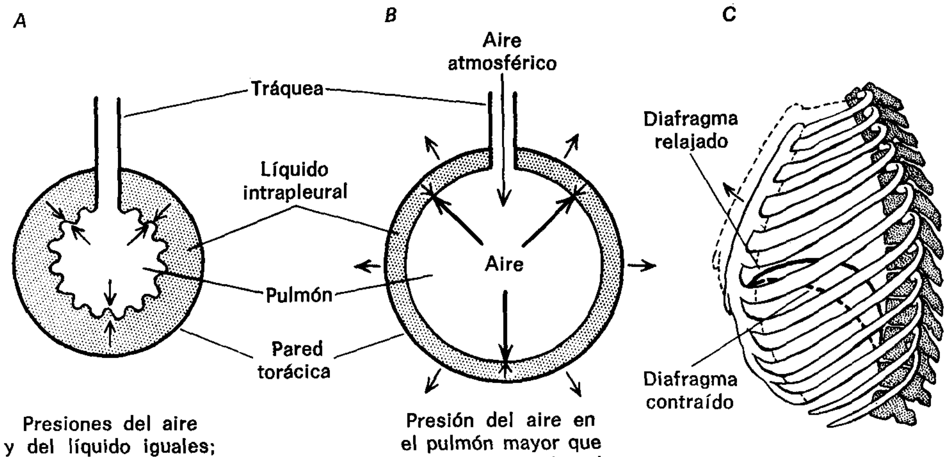
las paredes torácicas. Si el aire entra en la cavidad pleural, por accidente o en el tratamiento contra una enfermedad pulmonar, el pulmón se aplasta.

7-8 La respiración en el hombre

Este proceso esencial implica movimientos musculares, parcialmente voluntarios, que alteran el volumen de la cavidad torácica y, con ello, el de los pulmones. En la inspiración las costillas se elevan y el diafragma se aplana, de forma que el espacio torácico se ensancha. La presión en el interior de los pulmones se reduce, con lo que el aire externo (a presión atmosférica) baja por la tráquea y penetra en los pulmones. La armazón elástica de los pulmones se dilata. La espiración tiene por resultado el proceso inverso: al relajarse los músculos que controlan las costillas y el diafragma, los pulmones se comprimen, el tejido elástico se contrae y el aire es forzado hacia el exterior (figura 7-4C). Los pulmones se mueven libremente, lubricados por el líquido pleural.

Los alvéolos están tapizados por una película acuosa que, a causa de la tensión superficial, actúa como una goma estirada. Por ello los alvéolos tienden a contraerse. Se necesitaría una energía considerable para distenderlos, y la respiración sería agotadora, si no fuera por una fosfolipoproteína compleja, el **surfactante pulmonar.** Esta substancia, secretada por las células alveolares, se entremezcla con las moléculas de agua de la película alveolar y reduce su cohesión y, por lo tanto, la tensión superficial.

Con cada movimiento respiratorio pausado, un décimo aproximadamente de la cantidad total de aire que puede ser movida por la respiración máxima (capacidad vital) entra y sale de los pulmones (fig. 7-5). Tales movimientos se repiten de 16 a 20 veces por minuto y, en este período, la ventilación total es de unos 8 a 10 litros. Cuando se realiza un ejercicio violento, la frecuencia puede subir hasta 50 por minuto y la ventilación hasta 20 o más litros. El aire atmosférico tiene, por término medio, un 21 por ciento de oxígeno, y el aire espirado un 16 por ciento, o sea, hay una ganancia de 4,3 por ciento de anhídrido carbónico y una pérdida neta de un 5 por ciento de oxígeno. El nitrógeno (79 por ciento) es inerte y no interviene en la respiración. En los pulmones hay un gradiente debido a la difusión a través del aire residual, de manera que el aire contiene sólo un 14 por ciento de oxígeno. El ritmo de la respiración está



Presiones del aire y del líquido iguales; pulmón sin dilatar

Presión del aire en el pulmón mayor que la presión intrapleural; pulmón dilatado

Fig. 7-4 Mecanismo de la respiración. A. El pulmón y la pared torácica que lo incluye pueden compararse a dos balones, uno dentro de otro, con líquido en medio (zonas grises). El balón interno (el pulmón) está lleno de aire. B. Cuando el balón externo está dilatado (con la pared pectoral alzada y el diafragma bajado), la expansión del espacio líquido hace que disminuya la presión del líquido. Entonces la presión del líquido es menor que la presión interna del aire, y la pared del balón interno se dilata. A medida que el balón interno se dilata, la presión del aire disminuye y el aire atmosférico penetra en su interior. *(Adaptado de Vander et al., Human Physiology, McGraw-Hill, 1975.)* C. Durante la inspiración, la contracción de los músculos intercostales mueve las costillas hacia arriba y hacia fuera; el diafragma se contrae (desciende).

sitaría una energía
y la respiración se-
na fosfolipoproteína
ıar. Esta substancia,
ares, se entremezcla
la película alveolar
tanto, la tensión su-

ratorio pausado, un
a cantidad total de
la respiración má-
ıale de los pulmones
repiten de 16 a 20
ríodo, la ventilación
. Cuando se realiza
uencia puede subir
ıtilación hasta 20 o
tiene, por término
ígeno, y el aire es-
ı, hay una ganancia
lo carbónico y una
ento de oxígeno. El
erte y no interviene
ones hay un gradien-
és del aire residual,
ne sólo un 14 por
la respiración está

eden com-
ón interno
d pectoral
la presión
pared del
inuye y el
McGraw-
e las cos-

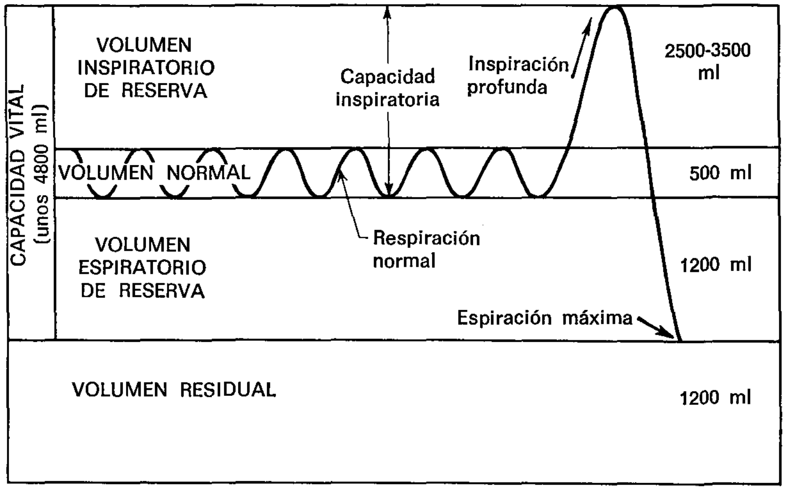


Fig. 7-5 Capacidad y volumen pulmonar en el hombre. Los intercambios respiratorios ordinarios afectan sólo al aire normal (10 por ciento); la respiración profunda vacía la mayor parte del pulmón (4500 cm^3, ó 75 por ciento); el aire residual se cambia sólo por difusión. *(Winton and Bayliss, Human physiology, J. & A. Churchill Ltd.)*

controlado por un centro respiratorio en el bulbo raquídeo, que emite estímulos rítmicos.
Este centro contiene **neuronas inspiratorias y espiratorias.** Las primeras envían impulsos a través de las fibras motoras a los músculos intercostales y, a través del nervio frénico, al diafragma, determinando su contracción. La espiración tiene lugar cuando las neuronas inspiratorias completan su ciclo y cuando son inhibidas por las neuronas espiratorias y por los impulsos provenientes de los receptores de la dilatación pulmonar que actúan a través del cerebro. En la respiración pausada, la espiración implica un relajamiento pasivo de los músculos respiratorios y un retroceso de los pulmones, pero cuando la espiración es violenta se da una contracción muscular activa.

Generalmente se ha admitido que el ritmo respiratorio está controlado profundamente por los cambios de concentración de CO_2 en la sangre, que afectan al centro respiratorio del bulbo raquídeo; un ligero aumento de CO_2 por encima de lo normal origina un aumento de la ventilación, y un descenso, una disminución. No obstante, resulta ahora evidente que el CO_2 en sí no es el responsable, sino que está más bien asociado a cambios en la concentración de iones de hidrógeno (párrafo 7-10), que actúan sobre el centro respiratorio a través del líquido cerebroespinal. El cerebro es muy sensible a las desviaciones de concentración de H+. El control de la respiración en reposo puede estar dirigido fundamentalmente por la regulación de H+. Otros factores influyen también en el ritmo respiratorio. La cantidad de O_2 disuelto en la sangre está controlada por los cuerpos carotídeo y aórtico, situados, respectivamente, en la bifurcación de la arteria carótida común y en el arco de la aorta. Estos quimiorreceptores se comunican neuralmente con el centro respiratorio del bulbo raquídeo. Una caída de O_2 en el nivel del plasma causa un aumento de la ventilación. Cuando se realiza un ejercicio vigoroso el ritmo respiratorio aumenta debido a que hay una mayor producción de anhídrido carbónico en el metabolismo muscular. Es posible aguantarse la respiración durante un tiempo limitado, pero a medida que aumenta el anhídrido carbónico en la sangre, el estímulo es demasiado fuerte para poder resistirlo. El ritmo respiratorio está también sujeto a control nervioso de otras clases, como puede comprobarse en ciertos estados emocionales producidos por el miedo o la excitación. En todo momento, la respiración está controlada por una variedad de factores.

Si se detiene la respiración debido a asfixia, la muerte sobreviene pronto a menos que los movimientos respiratorios se restablezcan mediante el método de boca a boca o aplicando y retirando alternativamente una presión sobre las costillas para simular la respiración y provocar el intercambio de gases. Los pulmones de un niño recién nacido se hinchan con la primera inspiración en el momento en que cesa la circulación placentaria.

El aire de las grandes altitudes está enrarecido (tiene menor presión barométrica), y un volumen dado del mismo contiene menos oxígeno que al nivel del mar. Esto afecta a las necesidades respiratorias normales de los hombres y los animales. Un escalador o una persona dentro de un aeroplano debe utilizar un tanque de oxígeno y una careta para obtener el oxígeno necesario. Los aviones que vuelan por encima de los 3000 m suelen tener la presión del aire en el interior elevada (presurizada) para que los pasajeros respiren con facilidad.

Una persona que se sumerge en el agua sin una provisión artificial de aire puede retener la respiración y permanecer sumergida durante unos dos minutos pero luego tiene que subir a respirar y reparar la pérdida de oxígeno. Para permanecer sumergidos, los buceadores profesionales llevan un yelmo metálico conectado con un tubo que conduce aire a presión, y los buscadores de perlas, que van desnudos, emplean un depósito de aire comprimido y una careta con el mismo fin. En ambos casos el aire suministra oxígeno y sirve además para mantener hinchados los pulmones. El límite máximo de seguridad para los buceadores experimentados se halla a unos 36-46 m. La presión del agua hace aumentar la cantidad de oxígeno y nitrógeno absorbidos de la mezcla respiratoria, la cual, en exceso, puede causar la pérdida del conocimiento. A una presión atmosférica normal, sólo un litro de nitrógeno aproximadamente se disuelve en todo el cuerpo. Esta cantidad se incrementa considerablemente con el aumento de profundidad y, a 7 atmósferas, puede llegar a ser siete veces la de la superficie. Una elevada concentración disuelta en los líquidos del cuerpo puede actuar como anestésico sobre el sistema nervioso central. A profundidades mayores de los 60 m el buceador puede quedar dormido. Si un buceador asciende rápidamente a la superficie, el nitrógeno se expande súbitamente en los líquidos del cuerpo debido a que la presión en el exterior del cuerpo ya no es lo suficientemente grande para mantener el nitrógeno disuelto. El gas en expansión forma unas burbujas que producen un doloroso mareo de descompresión. En casos extremos, pueden producirse lesiones mecánicas a los tejidos nerviosos que tienen por consecuencia desórdenes mentales y parálisis.

7-9 Función respiratoria de la sangre

Cuando el oxígeno ha cruzado la membrana alveolar, debe pasar a las células de los tejidos, donde sea necesaria. En el hombre y en la mayor parte de animales superiores, este transporte lo verifica la sangre. El plasma de la sangre humana sólo lleva en disolución aproximadamente el 2 por ciento del oxígeno total. El resto es transportado por el pigmento rojo **hemoglobina,** proteína conjugada, con la que se combina en los eritrocitos o glóbulos rojos. El proceso es como sigue: después de la difusión por los capilares de los alvéolos, el oxígeno se une a la hemoglobina debido a que la tensión del gas es menor en la sangre que en los alvéolos. La **oxihemoglobina** combinada pasa entonces, por la circulación sanguínea, hacia los tejidos, donde la tensión del oxígeno es menor que en la sangre arterial. Allí se libera el oxígeno para difundirse hacia las células, y la hemoglobina desoxigenada vuelve a los pulmones con la sangre venosa. Además de la difusión otros factores influyen en la unión de la hemoglobina y el oxígeno: 1) Un aumento de la concentración de iones de hidrógeno hace que la hemoglobina tenga menos afinidad por el O_2, y una disminución causa el efecto contrario. La concentración de $H+$ es más baja en los capilares del pulmón que en la sangre venosa sistémica. Esto favorece la captación de O_2. En los capilares de los tejidos ocure lo contrario. La acidez de los tejidos metabólicamente activos es alta y determina que se desprenda más O_2 de la hemoglobina del que se desprendería por la difusión sola. 2) Un aumento de la temperatura también reduce la afinidad de la hemoglobina por el O_2, y un descenso originaría el efecto opuesto. La elevada temperatura de los tejidos metabólicamente activos contribuye al desprendimiento de O_2. 3) El DPG (2,3 = difosfoglicerato) se produce durante la glucólisis en los glógulos rojos. Un aumento de esta substancia, activado por una disminución en el aporte de oxígeno del tejido, intensifica la descarga de oxígeno por parte de la hemoglobina.

La capacidad total de oxígeno de la sangre humana es de unos 1200 cm^3 por término medio, y en cada circuito pasan a los tejidos de 100 a 350 cm^3 de oxígeno. En una hora el cuerpo en reposo emplea unos 15 litros de oxígeno, y en un ejercicio violento hasta 280 litros.

La hemoglobina es un llamado «pigmento respiratorio», formado por la unión de un **hemo** rojo, que contiene hierro, con una proteína incolora, la **globina.** La propiedad especial de la hemoglobina es que una cantidad dada puede combinarse con distintas cantidades de oxígeno, según la tensión del gas que está en contacto con el sistema. Así, la reacción es reversible y puede representarse por

---

la ecuación gene
donde *Hb* signific
HbO_2 es oxihem
en contraste con l
gado. Todos los
pero es esporádi
pigmento respira
moluscos y artró
bre en lugar de h
bícolas poliqueto
los dos pigmento
guíneo. Al oxige
vez de roja y la

La **mioglobina**
hemoglobina que
lético y cardíaco
por todas las cél
pósito de oxígen
Los músculos r
ceadoras contien
globina, debido
cas del buceo.

7-10 Anhídrido

La respiración
ses, y puede in
drido carbónico
entrada de oxíg
transporte de a
Cuando la sang
cede el oxígen
anhídrido carb
que, a consecu
cas, su concent
más alta que e
para formar á
gre, la mayor
aproximadame
carbonato (HC
conversión tie
rior de los gló
talizado por e
te modo,

$CO_2 + H_2O$

Una considera
to aproximad
(Hb) para for
Por consiguie
ciento restant

la ecuación general $Hb_4 + 4O_2 \rightleftharpoons 4HbO_2$, en donde *Hb* significa una molécula de hemoglobina. HbO_2 es oxihemoglobina, de brillante color rojo, en contraste con la hemoglobina, de color más apagado. Todos los vertebrados poseen hemoglobina, pero es esporádica en otros grupos animales. El pigmento respiratorio de la mayor parte de los moluscos y artrópodos es la **hemocianina** (con cobre en lugar de hierro) y el de algunos gusanos tubícolas poliquetos es la **clorocruorina** (con hierro); los dos pigmentos están disueltos en el plasma sanguíneo. Al oxigenarse, la hemocianina es azul en vez de roja y la clorocruorina es verde.

La **mioglobina** es una proteína semejante a la hemoglobina que se encuentra en el tejido esquelético y cardíaco. Facilita el transporte de oxígeno por todas las células musculares y actúa como depósito de oxígeno ante las necesidades imprevistas. Los músculos rojos de los mamíferos y aves buceadoras contienen altas concentraciones de mioglobina, debido a las grandes demandas metabólicas del buceo.

7-10 Anhídrido carbónico

La respiración implica el intercambio de dos gases, y puede inferirse que la eliminación de anhídrido carbónico es un proceso inverso al de la entrada de oxígeno. En realidad, el mecanismo del transporte de anhídrido carbónico es algo distinto. Cuando la sangre llega a los capilares de los tejidos, cede el oxígeno y toma anhídrido carbónico. El anhídrido carbónico se difunde en la sangre porque, a consecuencia de las actividades metabólicas, su concentración en el líquido extracelular es más alta que en el plasma. Se combina con el agua para formar ácido carbónico (H_2CO_3). En la sangre, la mayor parte del H_2CO_3 (un 67 por ciento aproximadamente) se ioniza rápidamente dando bicarbonato (HCO_3^-) e iones de hidrógeno (H^+). La conversión tiene lugar principalmente en el interior de los glóbulos rojos, donde el proceso es catalizado por el enzima **carbonicoanhidrasa.** De este modo,

$$CO_2 + H_2O \xrightleftharpoons{\text{carbónico-anhidrasa}} H_2CO_3 \rightleftharpoons HCO_3^- + H^+.$$

Una considerable cantidad de CO_2 (un 25 por ciento aproximadamente) actúa con la hemoglobina (Hb) para formar **compuestos carbamino** ($HbCO_2$). Por consiguiente, $CO_2 + Hb \rightleftharpoons HbCO_2$. El 8 por ciento restante se disuelve en el plasma y en los glóbulos rojos. Las reacciones son reversibles. Por lo tanto, cuando la sangre llega a los capilares alveolares, las reacciones progresan hacia la izquierda porque la concentración de CO_2 en la sangre es mucho más alta que en los alvéolos. El anhídrido carbónico tomado por los capilares de los tejidos es liberado en los pulmones y en el exterior. Los iones de bicarbonato (HCO_3^-) que circulan en la sangre son importantes substancias tope y ayudan a conservar el equilibrio ácido-base de la sangre a un pH de 7,4 al combinarse con los iones libres de hidrógeno para producir ácido carbónico ($HCO_3^- + H^+ \rightleftharpoons H_2CO_3$). Los iones libres de hidrógeno contribuyen a conservar la acidez de los líquidos corporales y deben mantenerse dentro de unos límites estrechos. Procediendo del modo descrito, la carbonicoanhidrasa facilita el proceso de tope.

Sistemas excretores

La excreción es el proceso por el cual el cuerpo se libera de los productos de desecho resultantes del metabolismo. El protoplasma y los líquidos de un animal, tanto si se trata de un protozoo como del hombre, constituyen un sistema fisicoquímico delicadamente equilibrado, y el sistema excretor tiene por misión (fig. 7-6) mantener la constancia de este ambiente interno. El exceso de agua, gases, sales y substancias orgánicas, incluyendo los productos de desecho del metabolismo, son excretados, mientras que se conservan las substancias esenciales para las funciones normales.

La excreción tiene por objeto, principalmente, la eliminación de las substancias nitrogenadas. Durante la digestión, las proteínas que contienen nitrógeno son reducidas a aminoácidos y absorbidas; algunas van a las células del cuerpo para construir nuevas proteínas. En los vertebrados, otros aminoácidos pasan al hígado (fig. 5-9) y pierden su grupo amino mediante reacciones de desaminación y transaminación. El grupo amino se transforma entonces en urea, ácido úrico o amoniaco, que son eliminados por los riñones. En los mamíferos, tortugas y anfibios, el producto final es principalmente urea; en las aves y en los reptiles terrestres (también en algunos caracoles y en muchos insectos) las substancias de desecho nitrogenadas son principalmente ácido úrico insoluble. Los peces teleósteos marinos excretan hasta una tercera parte del nitrógeno en forma de óxido de trimetilamina. Mu-

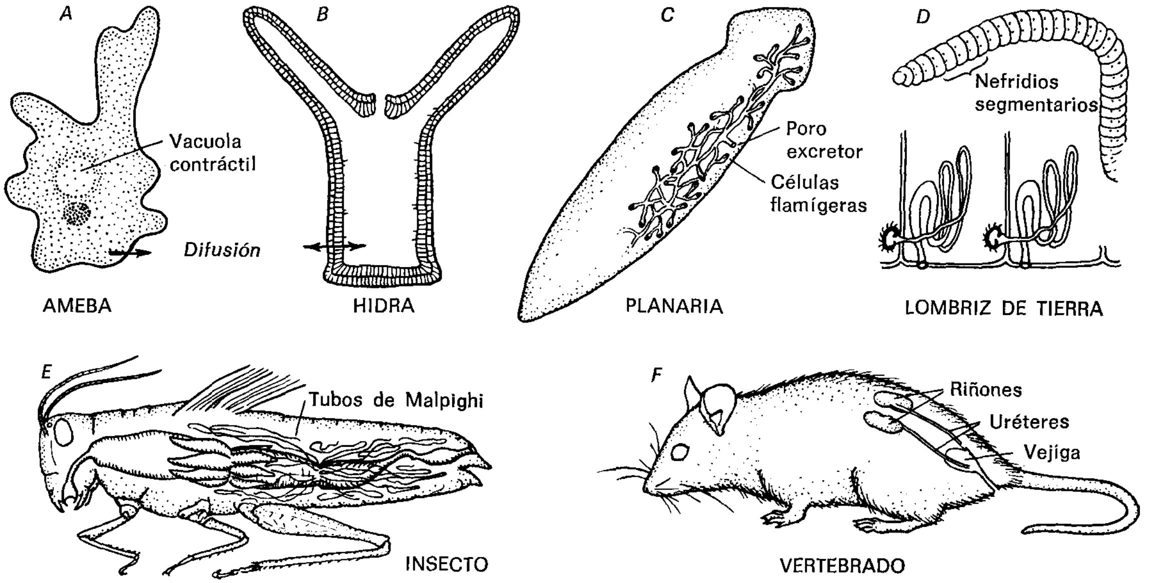


Fig. 7-6 Tipos de mecanismos excretores en los animales. *A.* Ameba, vacuola contráctil y difusión desde la superficie celular. *B.* Hidra, difusión desde las células. *C.* Planaria, numerosas células flamígeras que comunican con los conductos que terminan en un poro excretor común. *D.* Lombriz de tierra, dos nefridios en cada somito, que desembocan por separado en la superficie del cuerpo. *E.* Saltamontes, serie de finos tubos de Malpighi que comunican con el final del intestino medio. *F.* Vertebrado, dos riñones con conductos que van a una vejiga única que descarga al exterior.

chos invertebrados y vertebrados acuáticos eliminan el nitrógeno en forma de amoniaco; este compuesto es muy tóxico, pero se elimina rápidamente gracias a que existe un exceso de agua. Algunos animales excretan aminoácidos directamente, y las arañas excretan nitrógeno en forma de guanina.

7-11 Excreción en los invertebrados

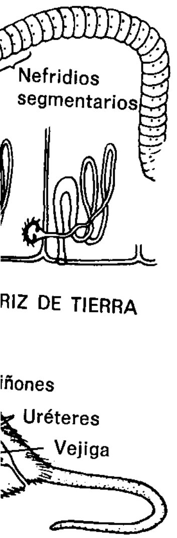
El método más sencillo que existe de excreción es la expulsión de las substancias de desecho al agua circundante a través de la membrana celular, como ocurre en muchos protozoos. *Amoeba, Paramecium* y otros varios protozoos de agua dulce tienen una o más **vacuolas contráctiles** en las que se acumula el exceso de líquido existente en el citoplasma, y periódicamente lo descargan al exterior para conservar el equilibrio normal de líquido dentro de la célula. El amoniaco es el principal producto de excreción. En las esponjas y cnidarios, las substancias de excreción se difunden hacia las células epidérmicas para pasar al agua.

En los insectos y unos pocos artrópodos, los principales órganos excretores son los largos **tubos de Malpighi** (fig. 7-7*A* y *B*), unidos al extremo anterior del intestino posterior, y cerrados por sus extremos libres; estos tubos recogen los productos de desecho de los líquidos del cuerpo y los descargan en el intestino posterior. Tanto los uratos como el anhídrido carbónico son recibidos, en solución, de la sangre; el agua y otras substancias son reabsorbidas en la parte inferior de los tubos. Las excreciones finales, incluidos los cristales de ácido úrico, los carbonatos, oxalatos, y algunas veces urea y amoniaco, salen con las heces. El cuerpo graso de los insectos también es un depósito de desechos orgánicos y el principal mecanismo excretor en los colémbolos, que carecen de tubos de Malpighi. El exoesqueleto realiza un servicio excretor en algunos invertebrados, incluidos los insectos, puesto que las substancias nitrogenadas depositadas en él se eliminan cuando el animal muda. El pigmento blanco de las alas de las mariposas de la col, formado de ácido úrico, es evidentemente un producto de excreción.

Los gusanos planos y cintiformes y otros invertebrados poseen muchas **células flamígeras** (protonefridios, extremos internos cerrados; figura 7-7*C*) esparcidas entre las células del cuerpo de las que se extraen las substancias de desecho para pasar a un sistema ramificado de conductos excretores (fig. 18-2).

Los **nefrid**
tubulares, so
en muchos a
par por somi
dificaciones e
dios de los a
En la lombri
dios (metan
fig. 7-7*D*) en
cada nefridi
nefrostoma,
celoma, y al
sanguíneos d
cias de desec
por un peq
Los molusco
res de órgar
desechos del
también se h
xus (fig. 27-9
En alguno
dos, los prir
lomaductos,
bablemente

A
Inte
C
Célul
flamí



/ difusión
s células
. Lombriz
l cuerpo.
o medio.
erior.

gen los productos
ıerpo y los descar-
to los uratos como
ıidos, en solución,
ıstancias son reab-
los tubos. Las ex-
:ristales de ácido
ılgunas veces urea
. El cuerpo graso
depósito de dese-
:canismo excretor
de tubos de Mal-
servicio excretor
dos los insectos,
genadas deposita-
animal muda. El
s mariposas de la
:videntemente un

es y otros inver-
lamígeras (proto-
los; figura 7-7*C*)
ıerpo de las que
echo para pasar
luctos excretores

3IBLIOTEC

Los **nefridios** y **celomaductos,** unas estructuras tubulares, son los órganos excretores más comunes en muchos animales. Primitivamente se hallaba un par por somito, pero han experimentado varias modificaciones en el curso de la evolución. Los nefridios de los anélidos son de origen ectodérmico. En la lombriz de tierra hay un par de finos **nefridios** (metanefridios, extremos internos abiertos; fig. 7-7*D*) en cada somito. En su extremo interno cada nefridio se inicia por un embudo ciliado, el **nefrostoma,** que extrae substancias de desecho del celoma, y alrededor del largo tubo existen vasos sanguíneos de los que también se extraen substancias de desecho; el conducto termina externamente por un pequeño **nefridióporo** ventral (fig. 22-6). Los moluscos y los rotíferos poseen uno o dos pares de órganos parecidos a nefridios, que extraen desechos del cuerpo o de la sangre (fig. 21-20); también se hallan nefridios en el cordado *Amphioxus* (fig. 27-9).

En algunos anélidos, artrópodos, y en los cordados, los principales órganos excretores son los celomaductos, de origen mesodérmico, derivados probablemente de los conductos genitales pero modificados de diversas maneras para eliminar los productos de desecho de la cavidad del cuerpo. Los crustáceos tienen dos pares, las glándulas renales («antenales» o «verdes») y las «maxilares»; cada una de ellas tiene un saco terminal con un conducto que se abre en la base de un apéndice. Sólo raramente se hallan desarrolladas ambas en la misma fase de una especie. Las arañas tienen glándulas coxales en el cefalotórax, derivadas de los celomaductos.

7-12 El riñón de los vertebrados
(figs. 7-8 y 7-9, tabla 7-1)

Los principales órganos excretores de los vertebrados son los dos riñones. En general, cada uno consiste en una masa de celomaductos que desembocan en un conducto colector. Son cortos y posteriores, excepto en los peces y salamandras, en los cuales se extienden a lo largo de la mayor parte de la cavidad del cuerpo. Los riñones de los vertebrados inferiores (ciclóstomos a anfibios) y los riñones embrionarios de los grupos superiores se de-

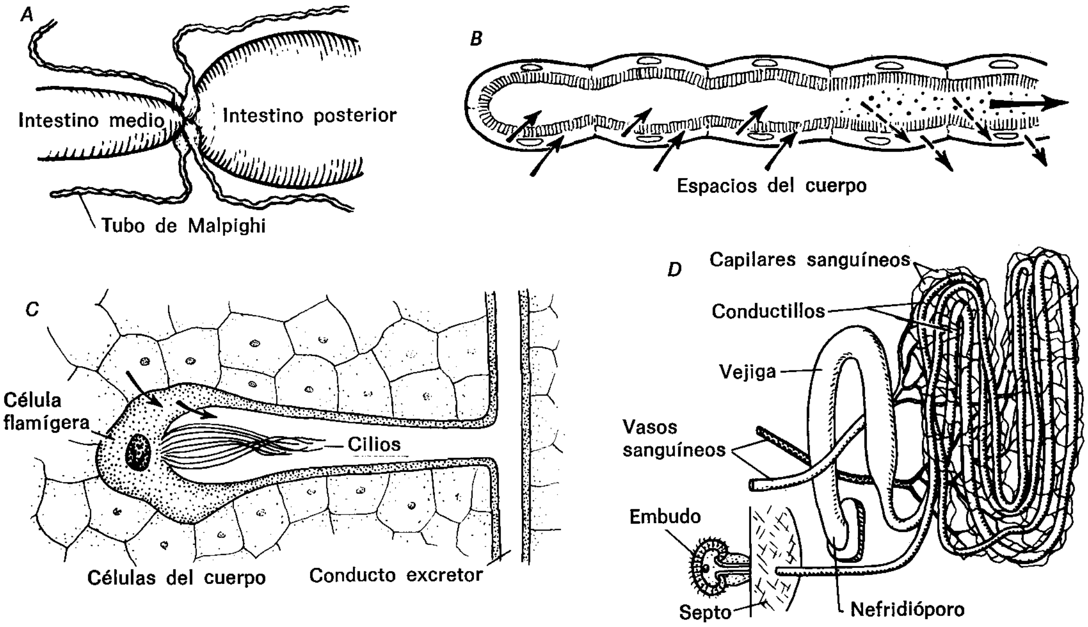


Fig. 7-7 *A*. Tubos de Malpighi de un insecto, unidos al intestino. *B*. Sección de un tubo para mostrar la entrada de excreciones desde los espacios del cuerpo (→), los caminos de resorción del agua y algunas otras substancias (→), y el camino de salida de los desechos (→). *C*. La célula flamígera de una planaria recoge los líquidos de desecho de las células vecinas; un haz de cilios conduce el líquido al conducto excretor. *D*. El nefridio de la lombriz de tierra recibe los desechos líquidos del celoma a través de un embudo y también por difusión desde los capilares sanguíneos circundantes.

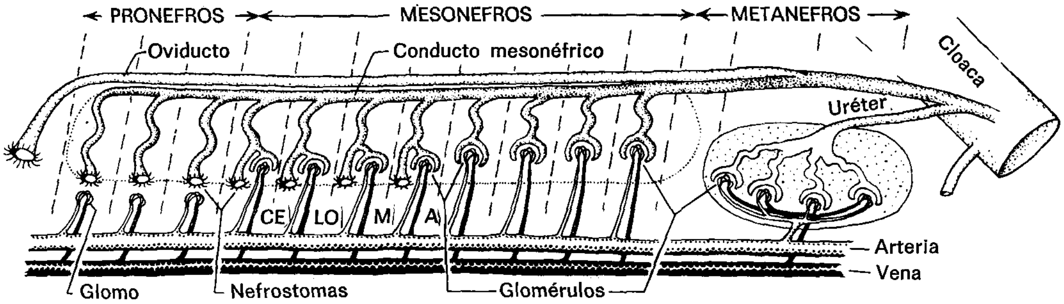

PRONEFROS
MESONEFROS
METANEFROS
Oviducto
Conducto mesonéfrico
Cloaca
Uréter
CE
LO
M
A
Arteria
Vena
Glomo
Nefrostomas
Glomérulos

Fig. 7-8 Modelos básicos de los sistemas excretores de los vertebrados en relación con el sistema circulatorio y el celoma; esquemático (tabla 7-1). *Pronefros.* Segmentario. Los conductos ciliados reúnen los desechos líquidos del celoma; un botón (glomo) de capilares sanguíneos adyacente. *Mesonefros.* Segmentario. Algunos con conductos ciliados abiertos, otros sin ellos; ramas de los conductos rodean los botones de capilares sanguíneos, formando los glomérulos. *Metanefros.* No segmentario. Grupos de glomérulos concentrados desembocan en un gran conducto; sin abertura al celoma (compárese con la fig. 7-10).

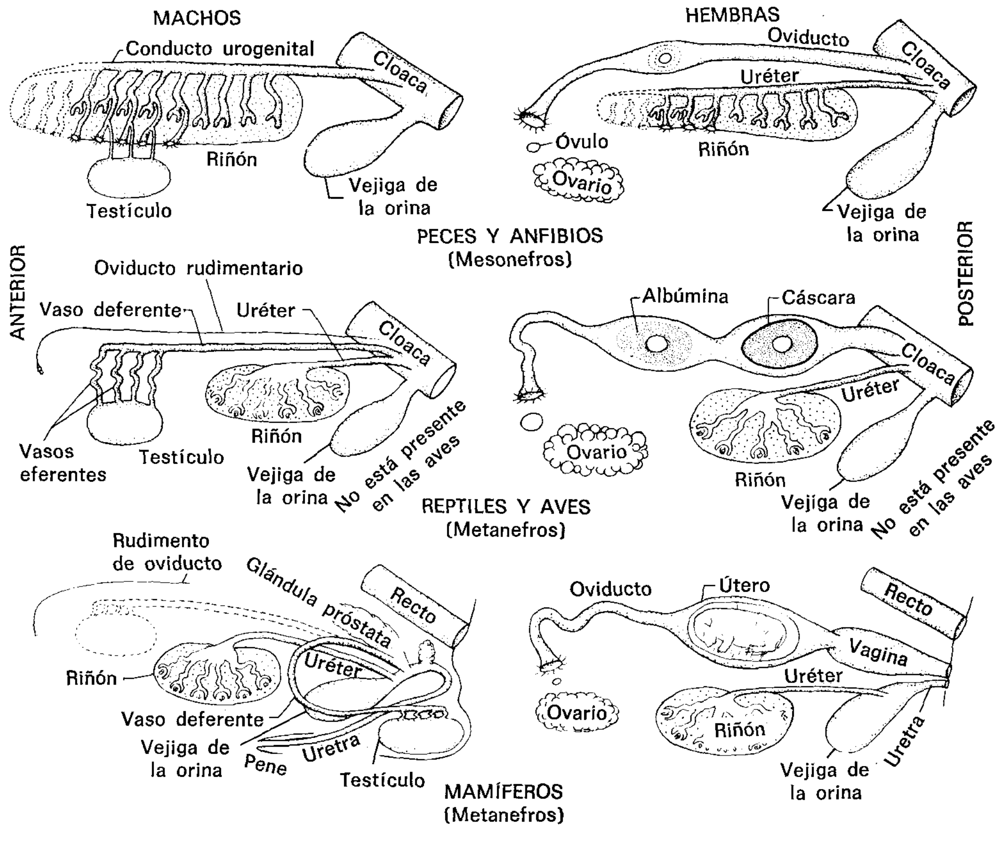

MACHOS
HEMBRAS
Conducto urogenital
Cloaca
Riñón
Testículo
Vejiga de la orina
Oviducto
Uréter
Óvulo
Ovario
PECES Y ANFIBIOS
(Mesonefros)
ANTERIOR
POSTERIOR
Oviducto rudimentario
Vaso deferente
Vasos eferentes
Albúmina
Cáscara
No está presente en las aves
REPTILES Y AVES
(Metanefros)
Rudimento de oviducto
Glándula próstata
Recto
Uretra
Pene
Útero
Vagina
MAMÍFEROS
(Metanefros)

Fig. 7-9 Sistemas urogenitales de los vertebrados; solamente se presenta un lado o la mitad de cada uno. En los mamíferos machos se indican en líneas de trazos las posiciones primitivas (embrionarias) de los testículos y vaso deferente.

TABLA 7-1
TIPOS DE RI

Desarrollo em
brionario y
tructura en
adulto

Peces y anfibi

Reptiles, ave
y mamífero

sarrollan se
cuerpo (pro
llos tienen
por tanto,
lombrices d
tiles, aves
mentarios y
mente de l

Desde el
conducto c
substancias
bios, reptil
en la **cloac**
se comunic
de desecho
en las ave
semisólidas
de pasta l
mayoría d
can direct
donde un
el exterior
sistemas r
brados es
minan **sis**

Los riñ
tituidos p
terior; c
millón de
frón está
globular

TABLA 7-1
TIPOS DE RIÑONES EN LOS VERTEBRADOS

	Pronefros o riñón anterior	Mesonefros o riñón medio	Metanefros o riñón posterior
Desarrollo embrionario y estructura en el adulto	Es el primero en aparecer en el embrión: se desarrolla segmentariamente, muy hacia adelante de la cavidad del cuerpo: cada unidad con un nefrostoma que se abre en el celoma; sin glomérulos.	Se desarrolla segmentariamente en la parte media de la cavidad del cuerpo; algunos nefrostomas se abren en el celoma, pero la excreción se realiza especialmente por glomérulos.	Último en desarrollarse: no segmentado; hacia atrás de la cavidad del cuerpo, sin nefrostomas; muchos glomérulos; toda la excreción procede de la sangre.
Peces y anfibios	Funciona en la larva; desaparece en el adulto.	Se convierte en el riñón funcional del adulto.	No desarrollado.
Reptiles, aves y mamíferos	Aparece transitoriamente en el embrión y pronto desaparece.	Aparece después del pronefros; funciona durante la vida embrionaria y desaparece antes del nacimiento; su conducto persiste como vaso deferente en los machos.	Último en aparecer; riñón funcional permanente en el adulto.

sarrollan segmentariamente, un par por somito del cuerpo (pronefros, mesonefros); algunos conductillos tienen nefrostomas que se abren en el celoma; por tanto, se parecen algo a los nefridios de las lombrices de tierra. Los riñones adultos de los reptiles, aves y mamíferos (metanefros) no son segmentarios y filtran los productos de desecho solamente de la sangre.

Desde el riñón, cualquiera que sea su tipo, un conducto colector común, el **uréter,** conduce las substancias de desecho hacia atrás. En los anfibios, reptiles y aves, los dos uréteres desembocan en la **cloaca,** que en los anfibios y algunos reptiles, se comunica con la **vejiga de la orina.** La substancia de desecho, u **orina,** es siempre líquida, excepto en las aves y los reptiles, en que las excreciones semisólidas (ácido úrico) son expulsadas en forma de pasta blancuzca (guano) con las heces. En la mayoría de los mamíferos, los uréteres se comunican directamente con la vejiga de la orina, desde donde un conducto único, la **uretra,** comunica con el exterior, en los machos atravesando el pene. Los sistemas reproductor y excretor, que en los vertebrados están íntimamente relacionados, se denominan **sistema urogenital.**

Los riñones del hombre (fig. 7-10) están constituidos por una **medula** interior y la **corteza** exterior; cada una contiene aproximadamente un millón de unidades excretoras o **nefrones.** El nefrón está formado: 1) por la **cápsula de Bowman,** globular y de dobles paredes, que rodea una concentración de arteriolas o **glomérulo,** y 2) un **conductillo** rodeado de capilares sanguíneos. El conductillo consta de 1) una porción terminal sinuosa, 2) el asa de Henle, con miembros ascendentes y descendentes, y 3) una porción distal sinuosa. El nefrón desemboca en un conducto colector. La cápsula de Bowman es de unos 0,2 mm de diámetro y los conductillos de 0,015 a 0,025 mm de diámetro por 50 a 60 mm de longitud. Los dos millones de nefrones del hombre, colocados unos a continuación de otros, alcanzarían una longitud de casi 80 kilómetros. Todos los conductillos desembocan en una cavidad central (pelvis) del riñón que comunica con el uréter.

7-13 Función renal

El primer paso en la formación de la orina es la **filtración.** Los productos de desecho y otras substancias son transportados en el torrente circulatorio por las arterias renales y las arteriolas al glomérulo. Según la teoría generalmente aceptada del funcionamiento renal, a través de la cápsula de Bowman el líquido sin proteínas pasa de los capilares del glomérulo. Este proceso se realiza debido a la elevada presión en estos capilares, resultado de la diferencia de tamaño de las arteriolas que van al glomérulo y salen de él. El líquido de la cápsula tiene la misma concentración porcentual que el plasma de la sangre, menos las proteínas

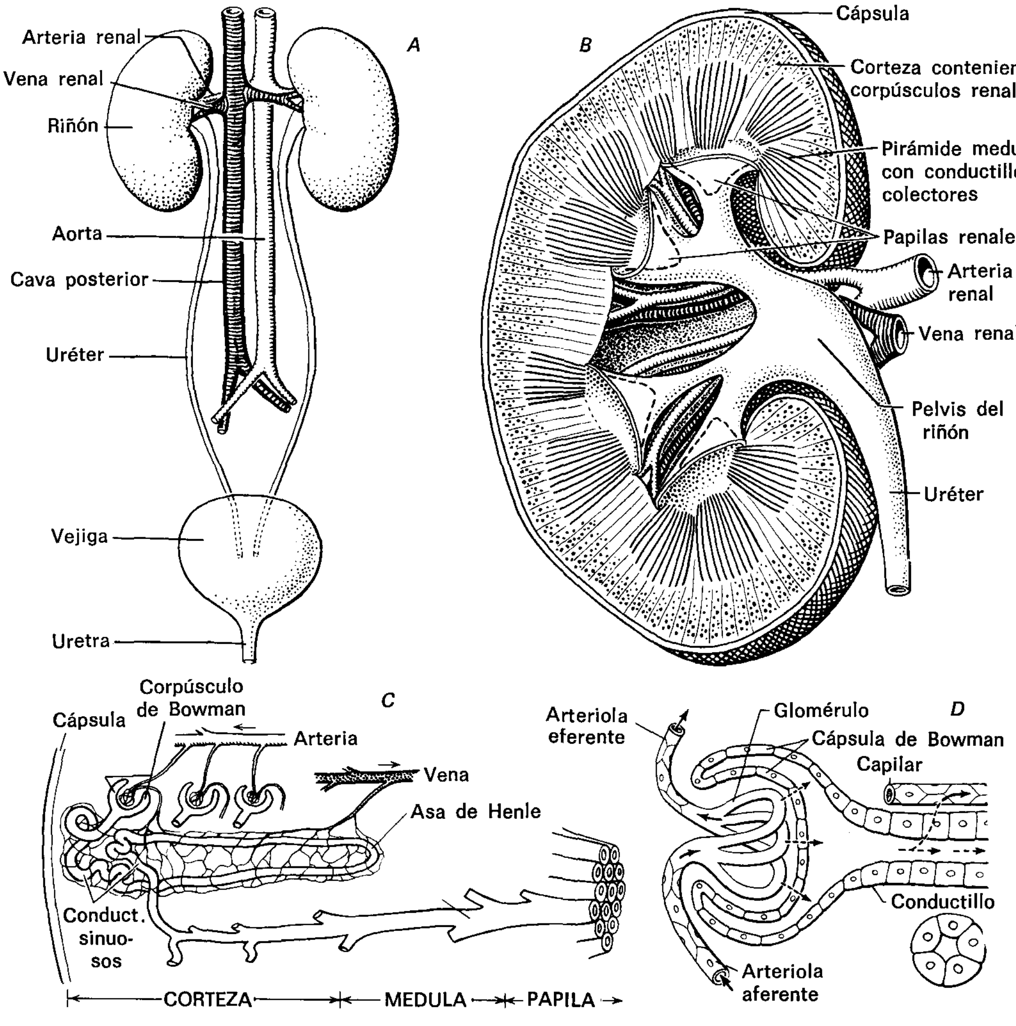

Arteria renal
Vena renal
Riñón
Aorta
Cava posterior
Uréter
Vejiga
Uretra
A
B
Cápsula
Corteza conteniendo corpúsculos renales
Pirámide medular con conductillos colectores
Papilas renales
Arteria renal
Vena renal
Pelvis del riñón
Uréter
Corpúsculo de Bowman
Cápsula
C
Arteria
Vena
Asa de Henle
Conduct. sinuosos
CORTEZA
MEDULA
PAPILA
Arteriola eferente
Glomérulo
D
Cápsula de Bowman
Capilar
Conductillo
Arteriola aferente

Fig. 7-10 El sistema excretor humano. *A.* El sistema completo, visto ventralmente. *B.* Riñón en sección media. *C.* Relaciones entre corpúsculos, conductillos y vasos sanguíneos. *D.* Un corpúsculo y el conductillo adyacente (visto en sección transversal); las flechas de trazo continuo muestran la dirección de la sangre; las de trazos, la dirección de la excreción; *C* y *D* esquemático y muy aumentado.

y las células, a las cuales son impermeables las membranas. El segundo paso es la **resorción** diferencial por las células de los conductillos, principalmente en el conductillo convoluto próximo, pero también en el asa de Henle y en el conductillo distal sinuoso. Para la resorción se necesita trabajo, con empleo de oxígeno y gasto de energía. Esto se ilustra con substancias como la glucosa, que se hallan en la sangre y en el filtrado de los glomérulos, pero no en la orina normal. Estas substancias son resorbidas completamente y en dirección opuesta a la prevista por simple difusión.

El rasgo más notable de la resorción por los conductillos es su selectividad. Por ejemplo, aproximadamente 1140 gramos de sal común (ClNa) pasan de los glomérulos a los conductillos cada día, pero normalmente sólo de 4 a 8 gramos salen del cuerpo con la orina. El resto es resorbido en el torrente circulatorio. La urea, por otra parte, es eliminada constantemente; constituye aproximadamente la mitad de las substancias sólidas de la orina (30 gramos diarios), en la cual se halla a mucha mayor concentración que en el plasma sanguíneo (tabla 7-2).

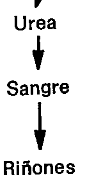
TABLA 7-2
ACCIÓN CONCE
SANGRE
Concentración (

Plasma sanguíne
Orina %
Proporción

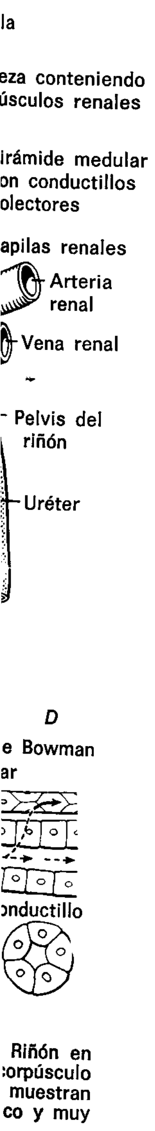
Los aminoá
proteínas, no
grupo amino
(desaminasa)–
tancia bastan
feros, el ciclo
con el dióxid
es menos tóx
En el hígado
en un ciclo
ginasa, tal c
La reacción
+ H_2O. El r
dos se convie
para su empl

Substancia
cio se denor
porque son
quedando na
la orina nor
cantidades (
substancias
ción glomer
creción tub
difíciles de

La capaci
deramente n
por ciento)
reciben el 2


Urea
Sangre
Riñones

F



iorción por los con-
or ejemplo, aproxi-
común (ClNa) pa-
iductillos cada día,
8 gramos salen del
es resorbido en el
por otra parte, es
tituye aproximada-
is sólidas de la ori-
il se halla a mucha
plasma sanguíneo

TABLA 7-2

ACCIÓN CONCENTRADA DEL RIÑÓN HUMANO: ALGUNOS VALORES EN LA ORINA Y EN LA SANGRE

Concentración (en tantos por ciento)

	Agua	**Sodio (Na)**	**Cloro (Cl)**	**Potasio (K)**	**Fosfato (PO$_4$)**	**Sulfato (SO$_4$)**	**Ácido úrico**	**Urea**
Plasma sanguíneo %	92	0,30	0,37	0,02	0,009	0,002	0,004	0,03
Orina %	95	0,35	0,60	0,15	0,150	0,180	0,050	2,00
Proporción		1	2	7	16	90	12	60

Los aminoácidos no empleados, derivados de las proteínas, no se almacenan: son desaminados —el grupo amino (NH_2) es eliminado por un enzima (desaminasa)— y convertidos en amoniaco, substancia bastante tóxica. En el hígado de los mamíferos, el ciclo de la ornitina combina el amoniaco con el dióxido de carbono para producir urea, que es menos tóxica y que es excretada por el riñón. En el hígado hay tres aminoácidos que se utilizan en un ciclo que se repite, junto con el enzima arginasa, tal como puede verse en la figura 7-11. La reacción total es: $2NH_3 + CO_2 \rightarrow CO(NH_2)_2 + H_2O$. El residuo de los aminoácidos desaminados se convierte en grasa o en hidratos de carbono para su empleo ulterior.

Substancias como la glucosa, el sodio y el calcio se denominan substancias de **umbral elevado** porque son resorbidas en cantidad considerable, quedando nada o muy poco para ser expulsado en la orina normal; las que se resorben en pequeñas cantidades (urea, ácido úrico, etc.) se denominan substancias de **umbral bajo.** Además de la filtración glomerular y de la resorción, hay cierta excreción tubular directa de productos de desecho difíciles de metabolizar en el cuerpo.

La capacidad de los riñones humanos es verdaderamente notable. Constituyen apenas 1/200 (0,5 por ciento) del peso total del cuerpo y no obstante reciben el 20 por ciento del volumen de la sangre bombeada por el corazón. Casi 1600 litros de sangre pasan por los riñones cada día, pero solamente son filtrados unos 170, y de éstos unos 168 son resorbidos, por lo que sólo de 1 a 2 litros pasan a la orina. En otras palabras, cada día se filtra de 30 a 36 veces una cantidad de sangre igual a la que existe en el cuerpo.

La formación de orina está regulada de varias maneras. La filtración, o difusión de líquidos del plasma sanguíneo a través de las membranas de los glomérulos al interior de las cápsulas, está directamente influida por la presión de la sangre. Esta, a su vez, está afectada por la epinefrina de la medula suprarrenal que contrae los vasos sanguíneos de los glomérulos. Otra hormona, la **aldosterona,** de la corteza suprarrenal, influye sobre la resorción del sodio y del cloro en los conductillos renales y en la eliminación del potasio. El mismo riñón influye en su desprendimiento. Al disminuir la toma de sodio, células especializadas de las arteriolas renales secretan la **renina,** que hace que el angiotensinógeno de una proteína plasmática, secretada por el hígado, escinda la **angiotensina.** La angiotensina promueve la secreción de aldosterona, que, a su vez, aumenta la resorción de sodio por parte de la porción distal del conductillo. La resorción de agua es el proceso básico de la función renal. Aproximadamente un 80 por ciento de la existente en el líquido de los conductillos

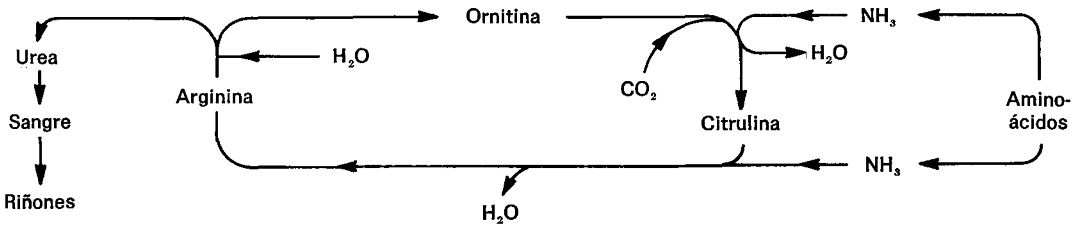


Fig. 7-11 Ciclo de la ornitina.

se recupera por ósmosis directa hacia los capilares y de éstos al sistema venoso a consecuencia de la atracción de los coloides de la sangre. En el conducto colector y en la parte distal de los conductillos se recupera más agua, proceso regulado por una hormona antidiurética (ADH) secretada por el lóbulo posterior de la glándula pituitaria (párrafo 8-12).

El mecanismo mediante el cual los riñones regulan el equilibrio de agua en el cuerpo bajo la influencia de la ADH es como sigue: hay un fuerte gradiente osmótico en el líquido extracelular del riñón que se extiende desde la corteza a la parte interna de la medula, desde una región de baja osmolaridad a otra de alta osmolaridad (fig. 7-12). El gradiente es establecido y conservado por un sistema de contracorriente que actúa en la porción ahorquillada de las asas de Henle, que concentran a los iones de cloro (Cl^-) y sodio (Na^+) en el líquido extracelular en torno a los conductillos. Este gradiente es decisivo en la regulación de la concentración de orina. Para comprender su formación, consideremos en primer lugar lo que ocurre en el miembro descendente en presencia de un

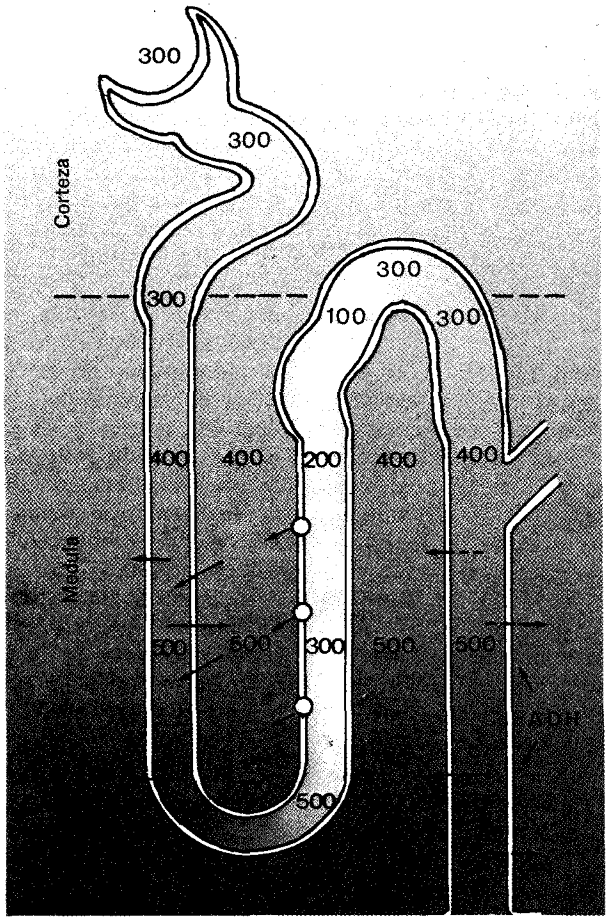


Fig. 7-12 Mecanismo para controlar la concentración de orina en el riñón de un mamífero. Se muestran en diferentes tonos de gradación (cuanto más oscuro, mayor concentración) el gradiente osmótico de concentración del líquido extracelular y la variación en la concentración de los solutos en el líquido del conductillo del nefrón. ←--, difusión del agua; ←, transporte activo de cloro; ←, difusión pasiva de cloro; 100-700, valores de osmolaridad. La resorción del agua tiene lugar a partir del conducto colector ante la influencia de la hormona antidiurética (ADH).

gradiente extracelular *real*. Las paredes de este miembro son permeables a la difusión de Cl^-, Na^+ y agua. El líquido urinario penetra en el miembro desde el conductillo próximo sinuoso con un valor de osmolaridad aproximado al del plasma sanguíneo. A medida que el líquido pasa por el conductillo, penetra en zonas de una concentración osmótica en aumento. El agua se difunde fuera del conductillo y el ClNa se difunde dentro y cada uno pasa a su zona de menor concentración. El volumen de líquido del conductillo disminuye. El líquido de la parte inferior del miembro descendente alcanza finalmente en esencial la misma concentración osmótica que la del líquido extracelular (fig. 7-12). ¿Cuál es el origen de la elevada concentración de ClNa extracelular? Siguiendo el movimiento posterior del líquido vemos que pasa en torno a la curvatura del asa de Henle y progresa por el miembro ascendente. En contraste con el miembro descendente, las paredes del miembro ascendente son relativamente impermeables a la difusión tanto del agua como del ClNa. La orina no adquiere la misma osmolaridad de los líquidos circundantes. En vez de esto, las paredes del conductillo transportan el ClNa[1] hacia fuera. Algo del ClNa transportado se difunde hacia el miembro descendente y se establece un flujo cíclico de ClNa desde el miembro ascendente al descendente, aumentado por la constante adición de nuevo ClNa proveniente de la cápsula de Bowman. Mediante este efecto de contracorriente y multiplicador, la concentración osmótica del líquido extracelular puede desarrollarse a altos niveles.

¿Qué parte desempeña el gradiente osmótico en el control del contenido de agua de la orina? La concentración final de orina se da en los conductos colectores. Estos discurren a través de la medula, paralelamente a las asas de Henle. El líquido urinario que entra en un conducto colector está en equilibrio con respecto a la concentración osmótica del líquido extracelular y del plasma sanguíneo circulante (fig. 7-12). A medida que el líquido pasa por el conducto, va penetrando en zonas de una concentración osmótica en aumento. Las paredes del conducto están sujetas a grandes variaciones en cuanto a su permeabilidad al agua, que dependen de la acción de la ADH. Cuando la permeabilidad se ha visto aumentada por la ADH, el agua se difunde fuera del conducto hacia el líquido extracelular siguiendo el gradiente osmótico. Con una fuerte acción de la ADH, el líquido del extremo del conducto puede ser isosmótico en relación con el líquido extracelular del ápice de la medula.

Hay una correlación entre la longitud de las asas de Henle y la máxima concentración de orina en diversas especies. Las asas son cortas en las especies que viven en ambientes húmedos y largas en las que viven en los desiertos, como en las ratas canguros y en otros roedores de los desiertos.

El funcionamiento normal del riñón es esencial para la salud, y cualquier irregularidad o enfermedad del riñón es grave. Ciertas sales, especialmente los oxalatos, pueden cristalizar formando cálculos en la pelvis renal y algunas veces requieren ser extraídas quirúrgicamente. El contenido de la orina puede alterarse por otras causas anormales. Por tanto, los análisis de orina pueden constituir una clave para conocer el estado general del cuerpo, sano o no. Los constituyentes anormales de la orina pueden ser albúmina, exceso de glucosa, cuerpos acetónicos, moldes celulares, pus, sangre o pigmentos biliares. Es notable que la extirpación de un riñón e incluso de parte del segundo riñón, no impide totalmente el proceso excretor en el hombre.

Actualmente en muchos hospitales puede disponerse de riñones artificiales para casos de fallo renal grave o envenenamiento de la sangre. Esta es desviada de una arteria, a través de un conjunto de tubos de celofán en un baño circulante, y de ahí pasa a una vena. El celofán tiene poros cuyo tamaño es aproximadamente el mismo que el de los capilares glomerulares, de modo que las substancias se difundirán hacia el exterior o hacia el interior según la concentración de cada una de ellas en el baño y en la sangre. Ajustando la concentración de las substancias en el baño, es posible añadir o eliminar elementos de la sangre a voluntad.

7-14 La vejiga y la micción

La orina se forma a un ritmo muy constante, aproximadamente 1 cm^3 por minuto. Desciende por los uréteres para acumularse en la vejiga de la orina, de donde es expulsada a ciertos intervalos por la uretra. La vejiga es un órgano hueco, de forma de pera, situado en la parte inferior y anterior de la cavidad abdominal. Como el estómago, puede adaptarse a cambiar de volumen sin alterar la presión interna. El músculo liso de la pared de la vejiga se adapta al aumento de volumen hasta que unos 300 centímetros cúbicos de orina se han acumulado; entonces se produce una sensación de lleno. No obstante, el deseo de orinar puede suprimirse por regulación voluntaria del esfínter uretral externo hasta que el contenido total es de 700 a 800 cm^3. La micción, o vaciado de la vejiga, está regulada por varios mecanismos reflejos que comprenden una dilatación y una contracción de la pared vesicular, con relajación simultánea de los esfínteres. Incluso pequeñas cantidades de orina pueden pasar por tensión, lo cual incrementa la presión en el abdomen y comprime la vejiga. Cuando la orina llega a la uretra, la expulsión continúa por un acto reflejo, aun cuando el esfuerzo haya cesado.

---

[1] Parece que son los iones de cloro los que son transportados activamente, en tanto que los de sodio pasan a continuación pasivamente.

7-15 Otros medios de excreción

En los animales superiores, incluido el hombre, se eliminan algunas substancias de desecho por órganos distintos que los específicamente excretores. El CO_2 metabólico se elimina por los caminos descritos en el párrafo 7-10. El agua se elimina por los pulmones, hasta 240 cm^3 por día en el hombre. Otros productos de excreción se eliminan con las heces, entre ellos los desechos de metales pesados (hierro y calcio), pigmentos biliares excretados por el hígado en la descomposición de la hemoglobina y más o menos cantidad de agua.

La piel del hombre, mediante las glándulas sudoríparas (fig. 4-1), sirve también para eliminar agua juntamente con sales, indicios de CO_2 y algunos desechos nitrogenados. La pérdida por transpiración suele ser pequeña, pero cuando se suda intensamente pueden llegar a perderse 12 litros de agua en un día. En estos casos debe compensarse la sal común (ClNa) que necesita el cuerpo comiendo alimentos salados o tabletas de sal; también debe ser adecuado el suministro de vitamina C. El sudor sólo accidentalmente es excretor, ya que su función primaria es la regulación de la temperatura. También está influido por el miedo y las situaciones angustiosas en las que se produce el «sudor frío».

Regulación en el cuerpo

7-16 Homeostasis

El famoso fisiólogo francés Claude Bernard dijo: «Todos los mecanismos vitales, aun siendo tan variados, sólo tienen un objeto: conservar constantes las condiciones de vida en el ambiente interno». Todos los organismos vivos mantienen, más o menos, un **estado de equilibrio interno** conocido por homeostasis, independientemente de los cambios que ocurren en el ambiente externo. En general, el grado en que un grupo particular ha conseguido independizarse de su ambiente es una medida de su progreso evolutivo; algunos protozoos están afectados por casi todos los factores del medio que les rodea, mientras que el hombre presenta diversas formas de independencia, por un medio u otro.

La actividad refleja del sistema nervioso y de las hormonas del sistema endocrino son la base de toda la regulación del estado de equilibrio. Todas las partes del cuerpo animal, durante todas las fases del crecimiento y de la reproducción, están bajo su influencia. La situación incluso de los animales más sencillos es tan complicada y poco conocida que los procesos reguladores suelen considerarse por separado, según unos pocos criterios medibles fácilmente, y no como un todo integrado. La presión osmótica, la concentración de iones de hidrógeno y la temperatura son tres de estos criterios, y cada uno de ellos está íntimamente relacionado con el agua.

7-17 Regulación osmótica

El agua se toma con los alimentos y, en las formas acuáticas, también hasta cierto punto por absorción. Este líquido es el disolvente y medio de transporte universal y ningún organismo puede ser independiente de este líquido esencial. Debido a su propiedad de difundirse a través de las membranas, el agua es el vehículo de la conservación del estado de equilibrio interno.

Los líquidos del cuerpo de todos los animales son notablemente parecidos en su contenido en sales, que es semejante al del agua de mar, sugiriendo que la vida se originó en el mar en alguna época remota. La regulación de la presión osmótica (pár. 2-11) es simple en la mayor parte de invertebrados marinos de cuerpo blando porque sus líquidos están en equilibrio (son isotónicos) con el agua circundante: la presión es la misma fuera y dentro. El agua dulce contiene sólo 1/100 aproximadamente de la concentración de sales del agua de mar. Los líquidos del cuerpo de los animales de agua dulce y de los protistas tienen un contenido en sales superior al del medio circundante y

el agua tiende
se elimina d
consiguen me
le faltar en l
agua dulce t
riñones para
ra la excreci
manifiesto po
animales de
especies mari
Los verteb
osmótico de
evolutiva. E
agua dulce
la sangre qu
de osmorreg
Los corm
nas beben a
dades intern
del tubo dig
corriente sa
ras de sal si
tos desembo
tiles marino
sales por gl
El cuerpo
bién mantie
equilibrio (
potasio, clo
a diferente
cuerpo y e
a la excreci
magnesio e
la absorció
que la piel
potasio o
viene realiz
rior.

7-18 Regu
en l

Los anima
cación y r
permeable
superficie
medios po
nes la pre
de la cloa
En el
agua depe
como un

conservar constan-
n el ambiente inter-
os mantienen, más o
io interno conocido
emente de los cam-
ente externo. En ge-
o particular ha con-
ambiente es una me-
; algunos protozoos
los factores del me-
que el hombre pre-
dependencia, por un

stema nervioso y de
docrino son la base
do de equilibrio. To-
imal, durante todas
la reproducción, es-
uación incluso de los
complicada y poco
guladores suelen con-
unos pocos criterios
no un todo integrado.
entración de iones de
on tres de estos crite-
íntimamente relacio-

ntos y, en las formas
to punto por absor-
nte y medio de trans-
anismo puede ser in-
sencial. Debido a su
és de las membranas,
nservación del estado

todos los animales
su contenido en sa-
gua de mar, sugirien-
l mar en alguna épo-
la presión osmótica
ayor parte de inver-
blando porque sus
on isotónicos) con el
es la misma fuera
e sólo 1/100 aproxi-
n de sales del agua
rpo de los animales
tas tienen un conte-
medio circundante y

---

el agua tiende a difundirse hacia dentro; el exceso se elimina de varias maneras. Los protozoos lo consiguen mediante la vacuola contráctil, que suele faltar en las formas marinas. Otros animales de agua dulce tienen nefridios, tubos de Malpighi o riñones para excretar el sobrante. Este trabajo para la excreción requiere energía, como se pone de manifiesto por el ritmo respiratorio superior de los animales de agua dulce en comparación con las especies marinas estrechamente relacionadas.

Los vertebrados acuáticos conservan el equilibrio osmótico de distintas maneras, según su historia evolutiva. Entre los peces óseos, las formas de agua dulce tienen mayor concentración salina en la sangre que el medio circundante. Sus métodos de osmorregulación se describen en el pár. 30-20.

Los cormoranes, las gaviotas y otras aves marinas beben agua del mar para proveer a sus necesidades internas. El agua es absorbida por la pared del tubo digestivo y el exceso de sal pasa con la corriente sanguínea a un par de glándulas excretoras de sal situadas cerca de los ojos, cuyos conductos desembocan en las aberturas nasales. Los reptiles marinos y algunos terrestres excretan también sales por glándulas nasales (pár. 32-24).

El cuerpo no sólo regula el agua, sino que también mantiene los diferentes iones en un estado de equilibrio (equilibrio iónico). Los iones de sodio, potasio, cloro y sulfato, por ejemplo, se encuentran a diferentes concentraciones en los líquidos del cuerpo y en el medio que los rodea. Esto se debe a la excreción diferencial, tal como en el caso del magnesio en los crustáceos decápodos, o bien a la absorción diferencial, como en las ranas, en las que la piel absorbe iones sodio y cloruro, pero no potasio o calcio. En este último caso, el control viene realizado por hormonas de la hipófisis anterior.

7-18 Regulación del agua en los animales terrestres

Los animales terrestres están sometidos a la desecación y muchos de ellos tienen una cutícula impermeable para evitar la pérdida de agua por la superficie del cuerpo. También han desarrollado medios por los cuales es reabsorbida en los riñones la preciosa agua (a veces por células del recto, de la cloaca o de la vejiga).

En el hombre la excreción o la retención de agua depende del estado de hidratación del cuerpo como un todo. El sudor excesivo disminuye el volumen de líquido que se expulsa con la orina, mientras que el beber grandes cantidades de líquido aumentan la producción de aquélla. El equilibrio del agua está regulado hasta un cierto punto por la sed, que varía notablemente con el estado de hidratación y por la acción renal, que está influida por la hormona antidiurética (ADH) (pár. 7-13). En ausencia de esta hormona disminuye la resorción por los conductillos del riñón. El mecanismo de regulación es automático debido a que el aumento de la presión osmótica en la sangre determina un incremento de secreción en la hormona. Esto, a su vez, estimula la resorción y conserva el agua. El alcohol inhibe la secreción de la hormona antidiurética, por lo que tiene un efecto deshidratante. La cafeína actúa como diurético aumentando el ritmo de filtración glomerular y reduciendo la resorción de agua por las células de los conductillos.

7-19 Regulación del pH

La concentración de los iones de hidrógeno es variable en la mayor parte de líquidos del cuerpo, pero suele oscilar entre 7 y 8 de pH. El mecanismo regulador de la sangre es, en este caso, la acción de tope de iones inorgánicos tales como los fosfatos y los carbonatos. Parejas de iones, como HPO_4^{2-} y $H_2PO_4^-$ o CO_3^{2-} y HCO_3^-, actúan como substancias tope al combinarse con el exceso de H^+. Por ejemplo, el CO_3^{2-} forma HCO_3^-, lo que tiene por consecuencia una disminución de carbonatos, un aumento de bicarbonato y la reducción en la concentración de iones H^+ libres. Cuando la sangre se hace demasiado alcalina, esta reacción se invierte. Una cantidad considerable de ácido o base puede ser absorbida sin alterar el pH de los líquidos del cuerpo.

7-20 Regulación del calor

El metabolismo de un animal produce calor (que puede medirse y expresarse en calorías; véase párrafo 5-12). No obstante, la temperatura del cuerpo en cualquier momento es función del calor producido, conservado y perdido. En la mayor parte de los animales, el metabolismo es bajo y la temperatura del cuerpo no difiere mucho de la del ambiente. Estos animales se denominan de sangre fría, aunque en realidad los líquidos de su cuerpo pueden ser relativamente calientes o fríos, siguiendo las fluctuaciones de la temperatura externa. Muchos reptiles mantienen la temperatura del cuerpo a los niveles «deseados» variando el tiempo de exposición al sol. La regulación, en tales casos, se consigue mediante el comportamiento. Durante el verano muchos reptiles que habitan en el desierto son activos durante la noche y, en cambio, buscan un cobijo para las horas de máximo calor durante el día. Otros animales de sangre fría (poiquilotermos) tienen ciclos biológicos tales que, durante el inverno se encuentran en una fase más resiste, por ejemplo de huevo, de pupa, etc.

Las aves y los mamíferos, en cambio, son de sangre caliente o de temperatura constante (homeotermos); para conservar este estado, su producción de energía aumenta cuando la temperatura externa desciende, y así la temperatura del cuerpo permanece casi constante. La temperatura normal en la boca del hombre es de unos 37° C. Ésta varía en unos pocos grados por varias razones; una de las más importantes es la infección. La regulación la realiza el hipotálamo, que actúa literalmente como un termostato.

En tiempo frío el metabolismo aumenta mediante actividad muscular, incluyendo el temblor involuntario, y parte de esta energía se transforma en calor. Durante el tiempo cálido, el exceso de calor se pierde de dos maneras: los vasos sanguíneos de la piel se dilatan, por lo que el calor pasa más fácilmente hacia la superficie y aumenta la actividad de las glándulas sudoríparas. La pérdida real de calor se verifica en gran parte por radiación desde la superficie del cuerpo y consumo de calor en el proceso de evaporación de agua. La humedad excesiva impide la evaporación y es lo que produce una sensación desagradable en los días cálidos y húmedos. El abrigarse no produce calor, pero conserva una capa de aire caliente húmedo entre la ropa y la piel, reduciendo así la pérdida de calor por evaporación y radiación. La evaporación por aumento de la respiración es un importante medio de regulación de temperatura en algunos animales, como los perros, que no sudan.

7-21 Niveles de organización

El llamado «estado de equilibrio» no es un estado único y estático, sino un equilibrio dinámico de muchos sistemas que varían en las fases sucesivas del desarrollo. Además, se manifiesta a distintos niveles. Existe un estado de equilibrio celular mediante el cual las células mantienen un equilibrio con su ambiente, un estado de equilibrio a nivel de los tejidos, a nivel de los órganos, y, finalmente, a nivel de todo el organismo. La regulación y el estado de equilibrio son fundamentales para la vida.

Bibliografía

(Véase también la bibliografía al final de los capítulos 4 y 6.)

Bently, P. J. 1971. Endocrines and osmoregulation: A comparative account of the regulation of water and salt in vertebrates. Nueva York, Springer-Verlag. XVI + 300 pp.

Clements, J. A. 1962. Surface tension in the lungs. *Sci. Am.*, vol. 207, núm. 6, pp. 120-130. *Un agente semejante al jabón (surfactante) recubre la superficie interna de los pulmones e impide su aplastamiento.*

Comroe, J. H. Jr. 1974. Physiology of respiration. Chicago, Year Book Medical Publishers, Inc. XII + 316 pp., 110 figs. *Texto introductorio para los estudiantes de medicina.*

———. 1966. The lung. *Sci. Am.*, vol. 214, núm. 2, pp. 56-68. *Anatomía y fisiología del pulmón humano.*

Fenn, W. O. 1960. The mechanism of breathing. *Sci. Am.*, vol. 202, núm. 1, pp. 138-148. *Descripción del sistema respiratorio del hombre.*

Langley, L. L. 1966. Homeostasis. Londres, Chapman & Hall, Ltd. 114 pp.

Negus, Sir Victor. 1965. The biology of respiration. Baltimore, The Williams & Wilkins Co. XI + 228 pp., 154 figs. *Comparativo.*

Potts, W. T. W., y **Gwyneth Parry.** 1964. Osmotic and ionic regulation in animals. Nueva York, Pergamon Press. 423 pp.

Smith, H. W. 1953. The kidney. *Sci. Am.*, vol. 188, núm. 1, pp. 40-48. *No sólo filtra los desechos de la sangre, sino que también regula el volumen y el contenido de los líquidos corporales.*

———. 1961. From fish to philosopher. Garden City. N. Y., Anchor Books, Doubleday & Co., Inc. 293 pp. Paper.

Solomon, A. K. 1962. Pumps in the living cell. *Sci. Am.*, vol. 207, núm. 2, pp. 100-108. *El mecanismo de excreción del sodio.*

Williams, C. M. 1953. Insect breathing. *Sci. Am.*, vol. 188, núm. 2, pp. 28-32. *El sistema traqueal de los insectos provee de oxígeno a cada célula a partir de un conducto privado.*

8

Glán

Las glándu
pecializada
las substan
po; éstas s
nidos de la
cundantes.
cargan sus
denominan
nas). Las g
plo, tienen
partes del
dulas mam
turas situa
hay otras
nes son t
partes del
crinas; sus
tas incluye
nas (deriv
nativas en
rivados a
dos (medu
insectos)
en los **órg**
glándula d
neurosecre

uilibrio celular me-
ienen un equilibrio
quilibrio a nivel de
nos, y, finalmente,
La regulación y el
amentales para la

Bibliografía

l final de los capí-

d osmoregulation: A
ulation of water and
rk, Springer-Verlag.

nsion in the lungs.
120-130. *Un agente*
te) recubre la su-
s e impide su aplas-

y of respiration. Chi-
shers, Inc. XII + 316
o para los estudian-

., vol. 214, núm. 2,
del pulmón humano.
m of breathing. *Sci.*
148. *Descripción del*
e.
. Londres, Chapman

logy of respiration.
ns Co. XI + 228 pp.,

. 1964. Osmotic and
eva York, Pergamon

Sci. Am., vol. 188,
los desechos de la
la el volumen y el
rales.
opher. Garden City.
ay & Co., Inc. 293

the living cell. *Sci.*
08. *El mecanismo de*

thing. *Sci. Am.*, vol.
ma traqueal de los
cada célula a partir

8

Glándulas endocrinas

Las glándulas son células o grupos de células especializadas en función y estructura para producir las substancias necesarias en los procesos del cuerpo; éstas se sintetizan a partir de ingredientes obtenidos de la sangre, la linfa o de otros líquidos circundantes. La mayor parte de las glándulas descargan sus secreciones a través de conductos y se denominan glándulas de secreción externa *(exocrinas)*. Las glándulas salivales y el hígado, por ejemplo, tienen conductos que llevan sus secreciones a partes del tubo digestivo, mientras que las glándulas mamarias y sudoríparas descargan por aberturas situadas en la superficie del cuerpo. Además, hay otras glándulas sin conductos cuyas secreciones son transportadas por la sangre a todas las partes del cuerpo. Estas son las **glándulas endocrinas;** sus productos se denominan **hormonas.** Éstas incluyen a 1) las glándulas epiteliales endocrinas (derivadas tempranamente de las hojas germinativas embrionarias), 2) órganos endocrinos derivados a partir de **ganglios nerviosos transformados** (medula suprarrenal, cuerpos cardíacos de los insectos) y 3) **células neurosecretoras,** a menudo en los **órganos neurohemáticos** (pituitaria posterior, glándula del seno de los invertebrados). Las células neurosecretoras son células nerviosas que producen hormonas. Su secreción es transportada a lo largo del axón hasta sus terminaciones hinchadas, donde es almacenada o liberada en el sistema circulatorio. Un órgano neurohemático es una agrupación especial de axones neurosecretores y de sus vasos sanguíneos asociados. Estos tres tipos de estructuras endocrinas se encuentran tanto en los invertebrados como en los vertebrados, aunque no necesariamente juntas en el mismo grupo taxonómico. Entre los invertebrados, sólo se conocen glándulas epiteliales endocrinas en los cefalópodos y en los artrópodos. Pequeñas cantidades de estas substancias ejercen una profunda acción reguladora de muchas funciones orgánicas, estimulan o inhiben el desarrollo, el crecimiento y las actividades de los diferentes tejidos, afectan al metabolismo e influyen en el comportamiento del individuo.

8-1 Regulación hormonal

La mayoría o todas las actividades endocrinas están relacionadas entre sí y se influyen mutuamente. Se hallan tan íntimamente integradas en las actividades del sistema nervioso que puede hablarse de que numerosas funciones del cuerpo están bajo **control neuroendocrino.** A menudo se desconocen las formas en que las glándulas endocrinas influyen sobre los procesos fisiológicos. No obstante, algunos mecanismos básicos sugieren cómo pueden afectar a las células blanco. Un mecanismo implica la acción de hormonas esteroides en el proceso de la transcripción genética. La hormona pasa a través de la membrana plasmática de la célula y cuando entra en el citoplasma se liga a una proteína denominada su receptor citoplasmático. Entonces, la combinación hormona-receptor citoplasmático penetra en el núcleo, donde se combina con un receptor nuclear específico. Hay receptores específicos para hormonas específicas. El complejo hormona-receptor nuclear produce la transcripción de determinadas clases de RNA mensajero (párrafo 2-28) y, de este modo, ocasiona la síntesis de enzimas o de otras proteínas específicas. Posiblemente esto tiene lugar mediante la eliminación del represor en la RNA polimerasa.

Otro mecanismo implica la interacción entre la hormona y un receptor específico de la membrana celular que activa (o a veces inhibe) a un enzima, el **adenilato ciclasa,** presente en las membranas celulares de los animales. La hormona no penetra en la célula. La activación del adenilato ciclasa cataliza la producción del 3′,5′-monofosfato de adenosina (o AMP cíclico) a partir del ATP en el interior de la célula, produciendo un segundo mensajero (la hormona es el primero). El aumento de AMP cíclico intracelular provoca generalmente un aumento de la síntesis proteínica, la naturaleza de la cual depende de la especialización o programación de la célula blanco. Pueden producirse enzimas y otras substancias, activarse los enzimas ya existentes o alterarse las permeabilidades de las membranas celulares. No todas las hormonas activan al adenilato ciclasa. Algunas producen sus efectos al inhibirlo y hacer que disminuya el AMP cíclico. Además, las diferentes hormonas esteroides, y posiblemente otras, no actúan a través del AMP cíclico.

Algunas hormonas producen respuestas rápidas, mientras que otras actúan a largo término, coordinando el crecimiento de los órganos y de los concentrados metabólicos en la sangre y en otros tejidos. También son trasformadas o destruidas, de manera que sus efectos no son permanentes a menos de que se disponga de un suministro continuado. Las substancias fundamentales que constituyen las hormonas aparecieron muy pronto en la evolución bioquímica y están en todos los organismos pluricelulares.

Actualmente se conoce la estructura química de muchas hormonas. Las de la corteza suprarrenal, las gónadas, la placenta y las glándulas protorácicas son esteroides, derivados del colesterol; la tiroxina es un aminoácido, y la insulina y la hormona del crecimiento son proteínas. La tiroxina y la vasopresina (hormona antidiurética) son péptidos; cada una contiene nueve aminoácidos, o sólo se diferencian en dos de ellos y, no obstante, tienen propiedades fisiológicas muy diferentes.

8-2 Hormonas de los invertebrados

Existen hormonas en los gusanos planos, en los anélidos, moluscos, equinodermos, artrópodos y en otros invertebrados. Influyen en el crecimiento y en la regeneración, en la muda, reproducción, metamorfosis, cambio de color, metabolismo y en otros procesos.

Los crustáceos (fig. 8-1) tienen glándulas epiteliales endocrinas que constan de un par de **órganos Y** en la cabeza y de un par de **glándulas androgénicas** junto a los conductos espermáticos. También poseen células neurosecretoras esparcidas por todo el sistema nervioso central. Algunas de estas células están organizadas formando órganos neurohemáticos que incluyen a las **glándulas del seno** de los pedúnculos oculares y a los **órganos postcomisural** y **pericárdico.** La principal concentración de células neurosecretoras se encuentra en los **órgano(s) X,** situados en los ganglios del pedúnculo ocular. Sus axones se extienden hasta la glándula del seno, donde sus substancias neurosecretoras llegan a la sangre. Esta glándula también recibe axones neurosecretores del cerebro. Toda una variedad de hormonas se hallan en el pedúnculo ocular.

Un importante mecanismo de control de la muda en los crustáceos implica la interacción entre las glándulas del seno y los órganos Y. Las glándulas del seno producen una hormona inhibidora de la muda que actúa durante el período en que ésta no tiene lugar para impedir la acción de los órganos Y; éstos producen una hormona estimuladora de la muda. La inhibición se mantiene hasta antes de la muda, e inmediatamente después se activan los órganos Y.

Las hormonas del pedúnculo ocular influyen en la muda, la reproducción y el movimiento del pigmento en las células retinianas y somáticas. Los desplazamientos del pigmento retiniano ayudan a adaptar los ojos a la luz y a la oscuridad. Los pigmentos somáticos —blanco, rojo y amarillo (también negro, pardo y azul)— están esparcidos o con-

rteza suprarrenal,
lándulas protoráci-
l colesterol; la ti-
sulina y la hormo-
. La tiroxina y la
ica) son péptidos;
ácidos, o sólo se
o obstante, tienen
erentes.

rados

os planos, en los
s, artrópodos y en
el crecimiento y
reproducción, me-
netabolismo y en

n glándulas epite-
un par de **órga-**
r de **glándulas an-**
spermáticos. Tam-
ras esparcidas por
Algunas de estas
ndo órganos neu-
lándulas del seno
os **órganos postco-**
ipal concentración
cuentra en los **ór-**
lios del pedúnculo
hasta la glándula
eurosecretoras lle-
mbién recibe axo-
Toda una varie-
pedúnculo ocular.
ontrol de la muda
eracción entre las
Y. Las glándulas
inhibidora de la
do en que ésta no
ón de los órganos
a estimuladora de
ne hasta antes de
ués se activan los

cular influyen en
ovimiento del pig-
y somáticas. Los
tiniano ayudan a
scuridad. Los pig-
y amarillo (tam-
esparcidos o con-

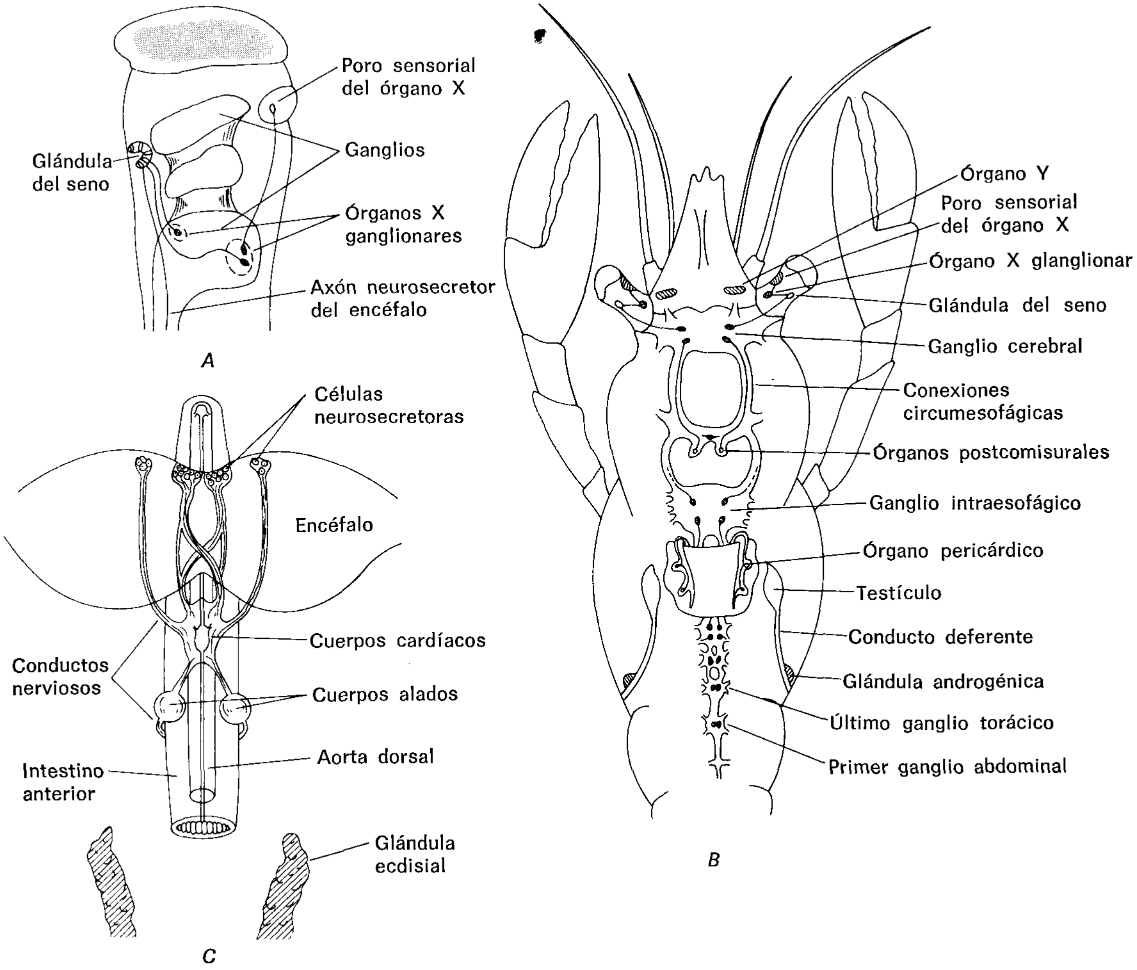

Poro sensorial del órgano X
Glándula del seno
Ganglios
Órganos X ganglionares
Axón neurosecretor del encéfalo
A
Células neurosecretoras
Encéfalo
Conductos nerviosos
Cuerpos cardíacos
Cuerpos alados
Intestino anterior
Aorta dorsal
Glándula ecdisial
C
Órgano Y
Poro sensorial del órgano X
Órgano X glanglionar
Glándula del seno
Ganglio cerebral
Conexiones circumesofágicas
Órganos postcomisurales
Ganglio intraesofágico
Órgano pericárdico
Testículo
Conducto deferente
Glándula androgénica
Último ganglio torácico
Primer ganglio abdominal
B

Fig. 8-1 Sistemas endocrinos de los crustáceos e insectos. *A.* Pedúnculo ocular de un crustáceo. *B.* Crustáceo macho generalizado. *C.* Sistema endocrino de un insecto. Las células neurosecretoras se indican en negro; las glándulas epiteliales endocrinas, rayadas; los órganos neurohemáticos, en blanco (glándula del seno, órganos postcomisurales, órgano pericárdico, cuerpos cardíacos, cuerpos alados); las glándulas epiteliales endocrinas son los órganos Y, las glándulas androgénicas y las glándulas ecdisiales. *(A y B según Gorbman y Bern,* A textbook of comparative endocrinology, John Wiley & Sons, Inc. 1962, y *C según Highman and Hill, Comparative endocrinology of Invertebrates. Edward Arnold Ltd., 1977.)*

densados de forma variable. Tales cambios de color son importantes en el camuflaje, en la termorregulación y en la exhibición nupcial y están influidos por los ojos. Los órganos postcomisurales también influyen en el cambio de color. Las cromatoforotropinas parece que se encuentran por todo el sistema nervioso central de los crustáceos, y los cromatóforos se hallan claramente bajo control hormonal.

La secreción de las glándulas androgénicas es esencial para el desarrollo de las gónadas. En el anfípodo *Orchestia,* la extirpación temprana de estas glándulas en los machos hace que las células germinales primarias produzcan oocitos. El trasplante de estas glándulas en las hembras hace que los ovarios se transformen en testículos y que se produzca una cierta masculinización estructural.

Las hormonas de los insectos influyen en la muda, reproducción, diapausa, metabolismo, excreción y en otros procesos. Las glándulas epiteliales endocrinas son los **cuerpos alados (corpora allata),** que se encuentran en pareja o fusionados en la cabeza, y la **glándulas ecdisiales** (o **torácicas**) del tórax o de la cabeza. Las estructuras neurosecretoras incluyen a 1) los **cuerpos cardíacos (corpora cardiaca),** situados más posteriormente que los cuerpos alados y asociados con la aorta dorsal, 2) las **células neurosecretoras** del cerebro (pars intercerebralis) y 3) los **ganglios ventrales** del sistema nervioso central. Los axones neurosecretores se extienden desde el encéfalo a los cuerpos cardíacos. Estos últimos constituyen un importante órgano neurohemático que produce sus propias hormonas, pero que sirve principalmente para almacenar y liberar las hormonas neurosecretoras del encéfalo. Los cuerpos alados secretan la **hormona juvenil (neotenina),** que promueve el crecimiento y la diferenciación de las estructuras larvarias y que actúa para mantener las características juveniles entre las mudas y para promover el desarrollo de los siguientes instars larvarios (pár. 25-31). Las glándulas ecdisiales producen **ecdisona** (un esteroide), la hormona de la muda. En la muda y maduración de los insectos intervienen: 1) la estimulación del sistema nervioso central, que hace que las células neurosecretoras de la pars intercerebralis secreten la hormona de activación o estimuladora de la glándula ecdisial: **ecdisiotropina;** 2) el transporte axónico de la hormona a los cuerpos cardíacos, donde es liberada en la sangre; 3) el transporte sanguíneo de la hormona a las glándulas ecdisiales, que origina la secreción de ecdisona, la cual, a su vez, inicia el proceso de la muda. La ecdisona hace que la epidermis forme una nueva cutícula y produce un líquido de la muda que desprende la vieja cutícula. Tras la muda, la secreción de hormona juvenil por parte de los cuerpos alados mantiene el instar larvario hasta la próxima muda. Los cuerpos alados quedan temporalmente inactivos después de la última muda, y se produce el estadio adulto. En los insectos holometábolos, la extirpación de los cuerpos alados en una larva joven va seguida por una pupación prematura, metamorfosis y la aparición de un adulto en miniatura. En los insectos hemimetábolos (langostas, etc.), la neotenina se presenta progresivamente más tarde (o en cantidades menores) durante cada instar. En los insectos holometábolos (Lepidoptera) se mantiene a altos niveles continuos hasta el último instar, cuando el nivel disminuye, y durante la pupación la hormona es inactiva. Durante o poco después de la última muda, las glándulas ecdisiales desaparecen, y la muda deja de ocurrir normalmente en los adultos. Los experimentos realizados con unos insectos hemimetábolos, las chinches asesinas *(Rhodnius),* han demostrado que el encéfalo es necesario para que tenga lugar la muda.

Estas chinches crecen por una serie de mudas, y luego experimentan una metamorfosis para pasar a la fase sexualmente madura, alada. Se alimentan de forma intermitente, se hartan siempre que se les presenta la ocasión y mudan a intervalos fijos después de comer. Cuando el cuerpo está distendido, unos receptores de la pared del cuerpo envían estímulos al cerebro. Allí, generalmente después de 8 días, las células neurosecretoras son activadas en la pars intercerebralis. Los experimentos de decapitación demuestran que se hallan implicados el cerebro y un elemento de tiempo. La muda no tendrá lugar si se ha separado la cabeza después de que el animal se haya alimentado pero antes de que hayan pasado 8 días, el tiempo requerido para la activación de la pars intercerebralis. Si se decapita pasado este tiempo, la chinche experimentará la muda varias semanas después. Si se decapita una chinche después de que haya ingerido sangre, antes de cumplidos los ocho días, y otra que también haya ingerido sangre pero después de este período, y luego se unen quirúrgicamente de manera que se mezclen sus sangres, ambas chinches harán la muda.

La diapausa (pár. 25-14) es un período en el que se detiene el crecimiento y el desarrollo de los insectos y se halla bajo control endocrino. La diapausa es una adaptación que permite a estos animales sobrevivir en condiciones adversas. Tienen lugar unos cambios fisiológicos que permiten que el insecto pueda soportar el frío invernal, la desecación o la falta de alimento. En las pupas y larvas está asociado con el hecho de que las células neurosecretoras cerebrales dejan de producir ecdisiotropina; en los insectos adultos puede estar asociado con la relativa inactividad de los cuerpos alados, acompañada a veces por la inactividad de las células neurosecretoras cerebrales. En algunos insectos se da la diapausa embrionaria. Está bajo el control de una hormona inhibidora secretada por la hembra, que afecta al desarrollo de sus oocitos. En el gusano de seda *(Bombyx),* la hormona es liberada por las células neurosecretoras del ganglio infrasofágico, bajo control cerebral. Según las condiciones en las que se haya criado, la hembra *Bombyx* pondrá huevos diapáusicos o no diapáusicos. En el primer caso, el desarrollo embrionario se interrumpe en un estadio muy temprano; en el segundo, el desarrollo es directo. El que las pupas *Bombyx* sean productoras o no de diapausa depende de las condiciones térmicas y fotoperiódicas en que tenga lugar la

na serie de mudas,
norfosis para pasar
alada. Se alimen-
artan siempre que
dan a intervalos fi-
el cuerpo está dis-
pared del cuerpo
í, generalmente des-
osecretoras son ac-
lis. Los experimen-
que se hallan im-
nto de tiempo. La
separado la cabeza
ya alimentado pero
as, el tiempo reque-
pars intercerebralis.
npo, la chinche ex-
emanas después. Si
s de que haya inge-
os los ocho días, y
o sangre pero des-
se unen quirúrgica-
en sus sangres, am-

n período en el que
l desarrollo de los
endocrino. La dia-
ermite a estos ani-
es adversas. Tienen
s que permiten que
o invernal, la dese-
n las pupas y larvas
que las células neu-
le producir ecdisio-
puede estar asocia-
de los cuerpos ala-
a inactividad de las
les. En algunos in-
onaria. Está bajo el
idora secretada por
ollo de sus oocitos.
vx), la hormona es
secretoras del gan-
cerebral. Según las
criado, la hembra
usicos o no diapáu-
arrollo embrionario
uy temprano; en el
o. El que las pupas
de diapausa depen-
y fotoperiódicas en

las cuales se han incubado los huevos. Los huevos que se desarrollan en primavera en condiciones de baja temperatura y fotoperíodos cortos, producen adultos que pondrán huevos no diapáusicos. Sus huevos producen directamente una segunda generación que aprovecha las favorables condiciones del verano. Los huevos que se desarrollan a las altas temperaturas y con los largos fotoperíodos del verano producen adultos que pondrán huevos diapáusicos, adaptados para soportar las desfavorables condiciones del invierno. Muchos insectos responden a fotoperíodos particulares (cortos o largos) que determinan la irrupción de la diapausa. La respuesta fotoperiódica depende a menudo de la temperatura. En la mayor parte de los insectos de las regiones templadas, la temperatura óptima para el desarrollo de la diapausa es de 0 a 7° C.

En la mariposa nocturna *Hyalophora cecropia,* la metamorfosis de la pupa invernante a adulto es el resultado del efecto de la hormona de la activación del cerebro sobre las glándulas ecdisiales (figura 8-2). En la Naturaleza, el frío del invierno es necesario para que termine el período de descanso (diapausa) que precede a la metamorfosis. Durante la diapausa pupal, tanto el cerebro como las glándulas ecdisiales están inactivas. Con la terminación de la diapausa —que puede ser inducida experimentalmente sometiendo la pupa al frío— el cerebro es activado, se produce la neurosecreción y las glándulas ecdisiales comienzan su secreción.

Los experimentos que demuestran estas actividades endocrinas son los siguientes: 1) una pupa normal no se transforma si se mantiene durante el invierno a la temperatura normal, pero lo hace si se deja a 5° C; 2) si se unen quirúrgicamente una larva sometida al frío y otra que no lo ha sido, (parabiosis) de forma que se mezclen sus corrientes sanguíneas, ambas se transformarán; la hormona de una pupa penetra en la otra; 3) si una pupa sometida al frío se corta en dos partes, cabeza-tórax y abdomen, la primera se transforma en las partes anteriores de un adulto normal, pero la segunda no. Pero, no obstante, si se implantan en la segunda el cerebro y las glándulas ecdisiales, adquiere un abdomen normal ¡que puede poner huevos! ; 4) si de varias larvas sometidas al frío se separa el cerebro, se injertan luego las larvas una a otra formando una cadena, y se trasplanta un cerebro a la primera, toda la serie se transforma sucesivamente.

Tanto las células neurosecretoras cerebrales como los cuerpos alados intervienen en el crecimiento de los oocitos y en la vitelogénesis de los insectos, pero la oogénesis y la espermatogénesis parecen desarrollarse independientemente de la influencia hormonal.

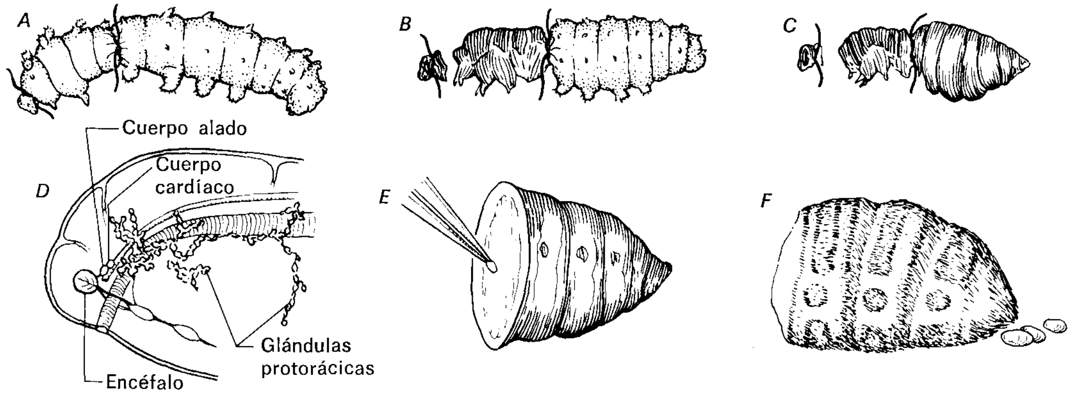


Fig. 8-2 Regulación endocrina de la metamorfosis de las larvas de la mariposa nocturna *Hyalophora cecropia. A.* Ligaduras detrás de la cabeza y tórax antes de que se haya secretado en el encéfalo la ecdisiotropina (ET); no hay metamorfosis. *B.* Ligaduras hechas después de la ET ha circulado por todo el cuerpo pero antes de que hayan podido ser activadas las glándulas ecdisiales; la cabeza y el tórax se transforman. *C.* Ligaduras hechas más tarde; la glándula ecdisial es activada, la ET se ha extendido por todo el cuerpo y la metamorfosis es completa. *D.* Posición del cuerpo alado y de las glándulas ecdisiales en la cabeza de la larva; esquemático. *E.* Glándulas del encéfalo y ecdisiales de una larva sometida al frío implantadas en un abdomen de pupa aislado. *F.* Las hormonas producen la metamorfosis a la forma adulta y el abdomen aislado incluso pone huevos. Punteado, larva; líneas, pupa; velloso, adulto. *(Según C. M. Williams, 1948, 1952, Biol Bull.)*

8-3 Hormonas de los vertebrados [1]

En la mayoría de los vertebrados, incluido el hombre (fig. 8-3), las glándulas endocrinas incluyen la pituitaria o hipófisis, la glándula pineal, el tiroides, los cuerpos ultimobranquiales, las paratiroides, los islotes de Langerhans, las cápsulas suprarrenales, las gónadas, partes de las mucosa gástrica e intestinal y, en algunos mamíferos, la placenta. Las glándulas epiteliales endocrinas predominan en los vertebrados. No obstante, la pituitaria y las glándulas suprarrenales son compuestas, ya que la pituitaria posterior es un órgano neurohemático (párrafo 8-12) y la medula suprarrenal representa un ganglio nervioso transformado. La localización, estructura y funciones de las glándulas endocrinas son lo suficientemente parecidas en todos los vertebrados como para sugerir una serie homóloga que sólo se diferencia en los detalles.

Desde 1920 ha avanzado enormemente el conocimiento de las hormonas de los vertebrados gracias a las investigaciones experimentales realizadas. Las funciones endocrinas se estudian mediante: 1) extirpación de las glándulas en animales adultos o jóvenes; 2) implante de las mismas èn individuos de diversas edades; 3) suministro de dosis de substancia glandular o extractos de ella; 4) inyección del extracto en el cuerpo; 5) observación de individuos con glándulas enfermas, y 6) la síntesis química de los homólogos moleculares. La deficiencia de una secreción particular se denomina *hipo,* y el exceso, *hiper.* Con el tiroides, por ejem-

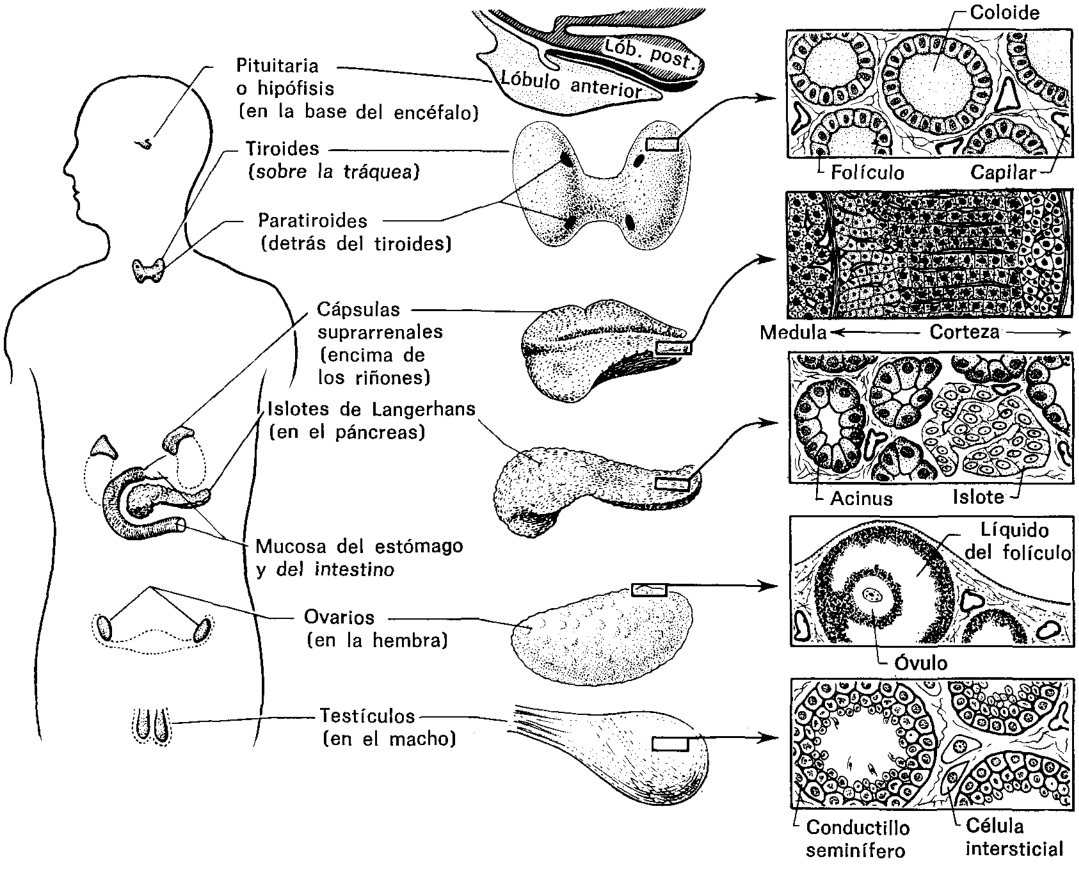
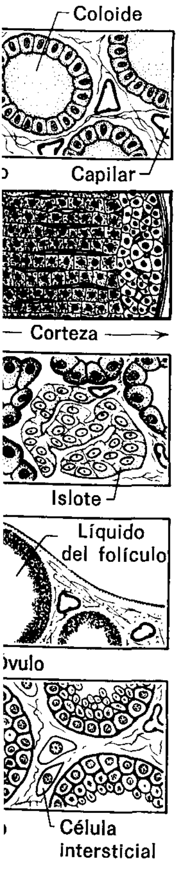

Pituitaria
o hipófisis
(en la base del encéfalo)
Lób. post.
Lóbulo anterior
Tiroides
(sobre la tráquea)
Paratiroides
(detrás del tiroides)
Cápsulas
suprarrenales
(encima de
los riñones)
Islotes de Langerhans
(en el páncreas)
Mucosa del estómago
y del intestino
Ovarios
(en la hembra)
Testículos
(en el macho)
Coloide
Folículo
Capilar
Medula
Corteza
Acinus
Islote
Líquido
del folículo
Óvulo
Conductillo
seminífero
Célula
intersticial

Fig. 8-3 Las glándulas endocrinas del hombre. *Izquierda:* Posición en el cuerpo. *Centro:* Forma de cada una (no a la misma escala). *Derecha:* Detalles aumentados de la estructura celular.

---

[1] Véanse la regulación de las actividades secretoras en la digestión (pár. 5-9), yodo y tiroides (pár. 5-13), regulación de la excreción (pár. 7-13), hormonas y reproducción (pár. 10-21), efectos hormonales en las aves (párs. 33-14, 33-21), mamíferos (pár. 34-27) y en el hombre (pár. 35-13).

arrenal representa un
o. La localización, es-
glándulas endocrinas
idas en todos los ver-
una serie homóloga
detalles.
enormemente el cono-
los vertebrados gra-
erimentales realizadas.
estudian mediante:
las en animales adul-
e las mismas en indi-
) suministro de dosis
tractos de ella; 4) in-
erpo; 5) observación
enfermas, y 6) la sín-
s moleculares. La de-
articular se denomina
el tiroides, por ejem-



: Forma de
ar.

plo, un suministro escaso se llama hipotiroidismo, y el exceso tiene por consecuencia el hipertiroidismo. La endocrinología tiene importantes aplicaciones en medicina, así como en la explotación de los animales domésticos. También es esencial para comprender la fisiología y el comportamiento animal. La estructura y función de las glándulas endocrinas se describirán aquí refiriéndose especialmente al hombre.

8-4 El tiroides

Esta glándula, integrada por dos lóbulos unidos mediante un istmo es de origen epitelial. Está situada a ambos lados de la tráquea, debajo de la laringe. La forman muchos sacos esféricos cerrados, o folículos, de tamaño microscópico, tapizados por células cúbicas y rodeados de vasos sanguíneos y nervios. Los folículos están llenos de una materia coloidal que contiene el principio activo **tiroxina** ($C_{15}H_{11}O_4NI_4$, de cuyo peso el 65 por ciento es yodo) y la **triyodotironina,** que regulan el metabolismo general del cuerpo, su crecimiento y el desarrollo sexual. La función normal produce una cantidad variable de tiroxina según la edad, el sexo y otros factores. La regulación la lleva a cabo la hormona estimuladora del tiroides (TSH), de la pituitaria, que, a su vez, está regulada por el hipotálamo. El tiroides influye sobre otras glándulas endocrinas, incluyendo la corteza suprarrenal y las gónadas. Si disminuye la producción de tiroxina, el individuo es menos activo, falto de atención y siente «frío», debido a la disminución general del metabolismo. Esto puede superarse con una dosis diaria de unos pocos miligramos de extracto de tiroides tomado por vía oral. Su hipertrofia o hiperfunción en el hombre acelera el funcionamiento del organismo (el **metabolismo basal**) y aumenta la producción de calor y los latidos del corazón. La extirpación parcial de la glándula alivia las consecuencias del hipertiroidismo. En los casos extremos de hipertiroidismo aparece a menudo excitabilidad nerviosa y bocio exoftálmico o protrusión de los globos oculares. Si se extirpa el tiroides en un animal joven, se detiene el crecimiento esquelético y no se presenta la madurez sexual.

En las regiones glaciares y en otras que están muy alejadas del mar, como en los Grandes Lagos (Estados Unidos), los Alpes y el Himalaya, existe un déficit de yodo en el suelo y en el agua. Para compensar esta deficiencia es frecuente que se produzca un aumento crónico del tamaño del tiroides llamado **bocio.** Si la deficiencia es importante, en los niños puede producirse el **cretinismo.** Los cretinos son enanos, tienen la piel gruesa e hinchada, las facciones toscas, el metabolismo basal es bajo y los órganos sexuales no se desarrollan; el desarrollo mental está seriamente retardado, muchos son imbéciles o idiotas, y también son comunes los sordomudos. La misma deficiencia en los adultos causa **mixedema,** caracterizado por el espesor y la hinchazón de la piel, la escasez y sequedad del pelo, la disminución del metabolismo, perturbaciones de las funciones sexuales y aletargamiento mental. El tratamiento con extracto de tiroides, si se inicia pronto, estimula el desarrollo normal de los cretinos jóvenes y, generalmente, sana a los adultos mixedematosos. En las regiones con deficiencia de yodo pueden prevenirse estos defectos mediante la adición de yodo a los alimentos, en forma de sal de yodo.

La glándula tiroides es importante en la metamorfosis de los anfibios (fig. 31-24), pero no en la de los peces. Los tejidos larvarios de los anfibios difieren en cuanto a sensibilidad a la tiroxina y en cuanto al momento en que son receptivos. Niveles bajos prolongados pueden causar una metamorfosis sólo parcial, y grandes cantidades de ella pueden producir deformidades que causan la muerte. El aumento de tiroxina que caracteriza el desarrollo normal se inicia lentamente, aumenta ligeramente al iniciarse la metamorfosis y se alcanza el máximo al llegar al clímax.

Numerosos experimentos han probado el efecto de la secreción del tiroides en las larvas de anfibio. Si se extirpa el tiroides a renacuajos, no se transforman. Sin embargo, el desarrollo se reemprende de nuevo si se les implanta tejido tiroideo o si lo ingieren por vía oral, o si se les inyecta un extracto. Con estos procedimientos puede acelerarse la metamorfosis, lo que da por resultado ranas de tamaño enano en el momento de la transformación.

Los tejidos de los anfibios son localmente sensibles a la tiroxina y no requieren un condicionamiento previo para dar una respuesta. Un implante en un lado de la boca larvaria da por resultado que sólo este lado adquiera los rasgos de adulto; un implante en la aleta caudal da por resultado una resorción sólo en el lugar del implante.

La neotenia (prolongación de la vida larvaria) (pár. 31-24), que ocurre naturalmente en algunas larvas de salamandra y en menor grado en los renacuajos, en general puede ser detenida mediante la administración de tiroxina. Las larvas de anfibio permanentes tales como *Necturus* y *Cryptobranchus* pueden responder débilmente. Los factores ambientales tales como la carencia de yodo en el alimento y en el agua, y las bajas temperaturas, pueden ser responsables de algunas clases de neotenia; los factores genéticos pueden ser también responsables.

8-5 Las paratiroides

Estas glándulas epiteliales se desarrollan como excrecencias de las bolsas viscerales, que aparecen primero en los anfibios. A menudo son cuatro en los mamíferos. En el hombre son pequeñas estructuras ovales que se hallan detrás del tiroides o en parte dentro del mismo. Su secreción es un polipéptido, la **paratormona,** que regula la concentración de calcio y fosfato en el plasma sanguíneo y afecta al metabolismo de dichos elementos en el cuerpo. La actividad secretora de las paratiroides está directamente relacionada con los niveles de calcio en la sangre. La hormona moviliza el calcio mediante 1) la activación de los osteoclastos, que proporcionan el calcio a partir del esqueleto, 2) la intensificación de su absorción por los intestinos y 3) el aumento de su resorción por los riñones. Los dos primeros casos dependen de la presencia de vitamina D. La extirpación de estas glándulas tiene por consecuencia sacudidas musculares y contracciones espasmódicas de violencia creciente, que conducen a graves convulsiones **(tetania paratiroidea)** y la muerte. La inyección de extractos de paratiroides detiene estos efectos. La superproducción de secreción paratiroidea extrae cantidades anormales de calcio de los huesos y eleva el nivel de calcio de la sangre. En los peces no se han observado glándulas paratiroides.

8-6 Cuerpos ultimobranquiales

Este tejido se desarrolla a partir del último par de bolsas viscerales, pero se cree que sus células secretoras se han originado a partir de la cresta neural. Están aún por encontrar en los ciclóstomos. En los mamíferos, las células ultimobranquiales se trasladan al tiroides, dando lugar a las **células C** o **parafoliculares.** Las células C secretan un polipéptido, la **calcitonina,** que hace descender el nivel de calcio de la sangre y contrarresta la resorción de calcio a partir del hueso al actuar sobre los osteoclastos. Funciona de manera opuesta a la hormona paratiroides y posiblemente protege al esqueleto de una resorción excesiva. Los mamíferos adultos carecen de cuerpos ultimobraquiales.

8-7 El timo

El timo se desarrolla a partir de las bolsas viscerales. Está situado debajo del esternón, en la parte superior del pecho, en las aves y en los mamíferos. Es principalmente activo en los comienzos de la vida (en el hombre en el período fetal y preadolescente). Su acción no se comprende por completo, y no es seguro que se trate de una glándula endocrina. Produce una substancia proteínica, la **timosina,** que actúa sobre los linfocitos que penetran en el órgano y posiblemente también sobre los que se encuentran en la sangre, confiriéndoles un poder inmunológico. Estos linfocitos son los responsables de la inmunidad celular, que se manifiesta en el rechazo de los injertos de tejidos, y de las respuestas de las células a los virus y a las bacterias invasoras. Los injertos de tejido extraño en ratones a los que se ha extirpado el timo no son rechazados y declina la capacidad para combatir cualquier infección.

8-8 La mucosa gástrica e intestinal

Está demostrada la producción de varias hormonas por las células que tapizan el estómago y el intestino delgado, las cuales rigen la secreción de los enzimas digestivos. La secretina (fig. 5-7) y la colecistoquinina (pancreomicina) de las paredes del duodeno estimulan la secreción del jugo parcreático, y la gastrina de la mucosa del estómago actúa de la misma manera sobre la secreción de jugo gástrico (pár. 5-9).

8-9 Los islotes de Langerhans

Dentro de la substancia del páncreas, además del tejido glandular que produce los enzimas digestivos que van al intestino a través del conducto pancreático, existen numerosos grupos pequeños de células, los **islotes de Langerhans,** de distinta forma y de diferente reacción ante los colorantes histológicos, que no tienen comunicación con el conducto. Las células son de dos clases: las alfa$_2$, que producen **glucagón,** las beta, que producen **insulina** y las alfa$_1$, que secretan gastrina. La insulina (pár. 5-11) y el glucagón interactúan para regular el metabolismo liberador de energía de los hidratos de carbono en los tejidos orgánicos. La insulina tiene una influencia estimuladora al pro-

s mamíferos adul-
raquiales.

las bolsas visce-
ernón, en la parte
y en los mamífe-
los comienzos de
ríodo fetal y pre-
mprende por com-
e de una glándula
cia proteínica, la
focitos que pene-
también sobre los
confiriéndoles un
citos son los res-
r, que se manifies-
le tejidos, y de las
irus y a las bacte-
tejido extraño en
do el timo no son
lad para combatir

estinal

de varias hormo-
el estómago y el
en la secreción de
tina (fig. 5-7) y la
) de las paredes del
del jugo parcreáti-
del estómago actúa
secreción de jugo

s

increas, además del
los enzimas digesti-
s del conducto pan-
upos pequeños de
ns, de distinta for-
los colorantes his-
icación con el con-
s clases: las alfa$_2$,
eta, que producen
n gastrina. La insu-
interactúan para re-
de energía de los
los orgánicos. La in-
timuladora al pro-

mover la «combustión» y el almacenamiento de los «combustibles» del cuerpo. Facilita la penetración de la glucosa (azúcar) en las células musculares, en el hígado, en el tejido adiposo y en otros tejidos. Favorece la formación de glucógeno y su almacenamiento en los músculos, en el hígado y en el tejido adiposo, y también la formación de grasas, y promueve la absorción de aminoácidos y su incorporación en la proteína de los tejidos. El desprendimiento de insulina está directamente estimulado por un aumento del nivel de glucosa en la sangre. El glucagón, por su parte, promueve el desprendimiento de la glucosa del hígado, inhibe la formación de glucógeno y activa la formación de hidratos de carbono en el hígado a partir de los aminoácidos, tendiendo de este modo a proteger de una caída indeseable del nivel del azúcar en la sangre (hipoglucemia).

La enfermedad de los islotes de Langerhans o la extirpación del páncreas tiene por consecuencia un aumento de azúcar en la sangre y en la orina, es decir, da lugar a la **diabetes.** La carencia de insulina hace disminuir la capacidad de los músculos para utilizar la glucosa. Se produce una copiosa cantidad de orina para mantener el exceso de azúcar en disolución. Puede producir la deshidratación, la pérdida de electrólitos y el fallo circulatorio. Antes esto era fatal para los niños o adultos jóvenes, y también constituía una causa importante de defunciones en las personas de más edad, pero actualmente pueden impedirse sus efectos mediante la administración de insulina por vía oral, en la dieta y/o inyectada diariamente. En algunas enfermedades se produce un exceso de insulina que tiene por consecuencia una reducción drástica del nivel de azúcar en la sangre. Esto es comparable al efecto producido por la inyección de una dosis excesiva de insulina a un diabético. El shock insulínico resultante no es muy diferente de ciertas formas de borrachera y puede compensarse ingiriendo azúcar y elevando así el nivel de azúcar en la sangre. Se extrae insulina del páncreas del ganado vacuno y de los corderos, en los mataderos, para finalidades médicas. Pronto se podrá producir en cantidad por las bacterias productoras de insulina creadas mediante la investigación con el DNA recombinante.

8-10 Cápsulas suprarrenales

Estas dos pequeñas glándulas están situadas junto al *extremo anterior, o superior, de los riñones,* y poseen una extraordinaria irrigación sanguínea. Cada una consiste en una **corteza** externa y una **medula** interna con diferente origen embrionario y diferente estructura microscópica. En las ranas las cápsulas suprarrenales están situadas a lo largo de la superficie ventral del riñón, y en los tiburones la corteza y la medula son estructuras separadas.

La medula (tejido cromafínico) se deriva de las células de la cresta neural y está estrechamente relacionada, en cuanto a su origen embrionario y función, con el sistema nervioso simpático, bajo cuyo control se encuentra. Produce la epinefrina (adrenalina) y la norepinefrina (noradrenalina). La epinefrina actúa para hacer frente a las necesidades metabólicas súbitas del metabolismo en casos de emergencia. Estimula la acción del corazón y dilata los vasos sanguíneos de los músculos impeliendo rápidamente la sangre a los lugares donde se necesita durante el esfuerzo. La hormona relaja el músculo liso de los bronquíolos del pulmón (de aquí que alivia los ataques de asma) y retarda los movimientos musculares en el intestino; también acelera la transformación del glucógeno en glucosa. La cantidad normal en el torrente circulatorio del hombre es de una o dos partes por billón de epinefrina, pero en una tensión emocional, como por ejemplo el miedo o la ira, se secretan de súbito cantidades adicionales y la sangre pasa de las vísceras a los músculos y al cerebro, con lo que el individuo se pone en condiciones de luchar o de huir. La norepinefrina causa la vasoconstricción y da tono al músculo a través del sistema circulatorio. También tiene un efecto similar a la epinefrina, aunque más débil, sobre el nivel de azúcar en la sangre y sobre las contracciones del músculo liso. A diferencia de otras glándulas endocrinas, la extirpación de la medula suprarrenal por medios quirúrgicos, que detiene la secreción de sus hormonas, no causa ninguna perturbación importante en los animales que se utilizan para el experimento. Posiblemente el sistema nervioso autónomo puede asumir su función, en ausencia de dichas hormonas, en el ambiente protegido del laboratorio. La situación puede ser diferente en condiciones naturales.

La corteza, o parte externa, de las cápsulas suprarrenales, produce varias substancias endocrinas, todas ellas esteroides. Se reconocen tres clases: 1) mineralocorticoides, que afectan al metabolismo del agua y de los electrólitos y a las concentraciones en el suero de sodio y de potasio; 2) *glucocorticoides, que influyen en el metabolismo de los* hidratos de carbono y de las proteínas, y 3) los andrógenos, que afectan al desarrollo sexual. Las más importantes de estas hormonas son el mineralocorticoide aldosterona y los glucocorticoides cortisol y corticosterona. El cortisol (o hidrocortisona) es beneficioso en el tratamiento de algunos tipos de artritis. El efecto general de estos esteroides es ayudar al cuerpo a resistir el frío y otras condiciones ambientales, y a combatir la infección y contribuir a la regulación del metabolismo de los hidratos de carbono y al equilibrio electrolítico.

La extirpación completa de las dos cápsulas suprarrenales va seguida de la muerte al cabo de 10 ó 15 días. Los primeros síntomas son la pérdida de apetito, los vómitos, debilidad y postración, reducción de la temperatura del cuerpo y del metabolismo y pérdida de agua y de cloruro sódico en la sangre. La destrucción de la corteza suprarrenal (enfermedad de Addison) en el hombre da por resultado el bronceado de la piel, una postración gradual y finalmente la muerte. La producción excesiva de andrógeno en las hembras provoca la masculinización.

Quizás el aspecto más importante pero menos conocido de la fisiología suprarrenal es la respuesta de estas glándulas al esfuerzo y a la tensión. La corteza suprarrenal de los animales sujetos a tensión suele agrandarse. Además de los factores físicos, pueden estar implicados dos factores «sociales»: la densidad de la población y la situación del animal dentro de la jerarquía. A medida que aumenta la densidad de población se hacen más frecuentes las luchas entre los individuos, y las tensiones se acentúan. El animal que está a la cabeza de la jerarquía parece ser que experimenta menor tensión que los individuos subordinados.

8-11 Las gónadas o glándulas sexuales

Los testículos de los machos y los ovarios de las hembras son las **gónadas** u **órganos sexuales primarios.** Los conductos espermáticos, las glándulas asociadas y el pene de los machos, y los oviductos, el útero y la vagina de la hembra, son **órganos sexuales accesorios** que están relacionados de distintas maneras con la reproducción (cap. 10). Las diferencias externas entre los sexos, o sea, los **caracteres sexuales secundarios,** aparecen en muchos animales al llegar a la madurez sexual. Las gónadas, además de producir óvulos y espermatozoides respectivamente, secretan hormonas que afectan a los órganos accesorios y a los caracteres sexuales. Estas hormonas son los andrógenos, los estrógenos y la progesterona, compuestos esteroides estrechamente relacionados. Los andrógenos predominan en los machos, pero también el ovario secreta algo de andrógeno. Los testículos y el tejido adrenocortical de algunas especies secretan estrógenos. (Se encuentran también en las plantas.) Otras glándulas endocrinas, especialmente la hipófisis y el tiroides, también influyen sobre las estructuras y las funciones sexuales.

El pescuezo más robusto, la voz más grave y el temperamento más agresivo de los toros, la cornamenta de los ciervos machos y la cresta más desarrollada, las barbas, los espolones y el canto de los gallos son caracteres sexuales secundarios bien conocidos. La castración o extirpación de las gónadas antes de la madurez sexual produce notables cambios en la forma y temperamento de estos animales. El buey (toro castrado) tiene el pescuezo más débil, la voz más parecida a la de las vacas, y es dócil; los ciervos castrados carecen de cornamenta, y el capón (gallo castrado) tiene la cresta y los espolones más pequeños y no canta. En todos estos animales castrados faltan los caracteres sexuales secundarios, están reducidos los órganos sexuales accesorios, los instintos sexuales son débiles o ausentes, y los individuos tienden a acumular grasa.

La hormona testicular que determina estos cambios es la **testosterona** ($C_{19}H_{30}O_2$), producida por las **células de Leydig** o **intersticiales,** existentes entre los conductos seminíferos de los testículos. Si se inyecta esta hormona a un individuo castrado, aumentan de tamaño los órganos sexuales accesorios, se desarrollan los caracteres sexuales secundarios y el comportamiento del animal se hace normal.

Los folículos del ovario producen una hormona sexual femenina, el **estradiol** (y hormonas estrógenas estrechamente relacionadas). Es uno de los factores esenciales que regulan el ciclo éstrico (párrafo 35-13) e influye en el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios que tiene lugar al llegar la pubertad, y determina el estro o «celo» en las hembras de los mamíferos. La extirpación de los ovarios de las hembras inmaduras les impide alcanzar la madurez sexual, sus órganos accesorios permanecen infantiles y no presentan instintos sexuales. La inyección de estradiol en las hembras castradas corrige estos efectos. Si se inyecta en hembras normales (no castradas) que no hayan llegado a la madurez, aparece en ellas rápidamente la madurez sexual y se desarrollan los órganos accesorios, pero los ovarios permanecen infantiles.

Los órganos reproductores accesorios de las hem-

bras, espe
dos por
(progestin
se forma
pués de l
gestación
rona, jun
recibir el
recta o in
las glándu
posteriorm
por la hi
La proges
al impedi
de las ho
zante. U
sirve par
cilitar el

8-12 La

En la bas
tuitaria (
desarrollo
vada de
de la boc

s estrógenos y la
les estrechamente
redominan en los
secreta algo de
ido adrenocortical
genos. (Se encuen-
tras glándulas en-
fisis y el tiroides,
ucturas y las fun-

oz más grave y el
los toros, la corna-
la cresta más des-
nes y el canto de
s secundarios bien
rpación de las gó-
al produce notables
mento de estos ani-
tiene el pescuezo
a la de las vacas,
s carecen de corna-
lo) tiene la cresta y
no canta. En todos
los caracteres sexua-
s los órganos sexua-
uales son débiles o
n a acumular grasa.
letermina estos cam-
O_2), producida por
ciales, existentes en-
e los testículos. Si se
lividuo castrado, au-
sexuales accesorios,
xuales secundarios y
se hace normal.
ducen una hormona
y hormonas estróge-
). Es uno de los fac-
ciclo éstrico (párra-
rrollo de los caracte-
tiene lugar al llegar
stro o «celo» en las
a extirpación de los
duras les impide al-
s órganos accesorios
resentan instintos se-
diol en las hembras
s. Si se inyecta en
adas) que no hayan
en ellas rápidamen-
sarrollan los órganos
ermanecen infantiles.
accesorios de las hem-

bras, especialmente después del estro, están regidos por otra hormona ovárica, la **progesterona** *(progestina)*; es producida por el cuerpo lúteo que se forma en un folículo de Graaf del ovario después de la expulsión del óvulo y, en el estado de gestación avanzado, por la placenta. La progesterona, junto con el estradiol, prepara al útero para recibir el huevo fecundado. Ambas hormonas, directa o indirectamente, determinan un aumento de las glándulas mamarias para su función ulterior; posteriormente, la hormona lactogénica, secretada por la hipófisis, determina la secreción de leche. La progesterona inhibe las ovulaciones posteriores al impedir la secreción de los factores liberadores de las hormonas estimulantes del folículo y luteinizante. Una tercera hormona ovárica, la **relaxina,** sirve para relajar los ligamentos de la pelvis y facilitar el parto.

8-12 La pituitaria

En la base del cráneo se encuentra la **glándula pituitaria** (hipófisis) (fig. 8-4), formada durante el desarrollo embrionario de la adenohipófisis, derivada de una bolsa (la bolsa de Rathke) en el cielo de la boca, y de la neurohipófisis (también llamada lóbulo posterior o neural), procedente del infundíbulo del encéfalo. La adenohipófisis tiene tres partes características: 1) la pars distalis (lóbulo anterior o pituitaria anterior), 2) la pars intermedia y 3) la pars tuberalis. Las dos primeras son glándulas epiteliales endocrinas; la tercera influye en la circulación portal, que transporta las hormonas neurosecretoras al lóbulo anterior, que no está directamente comunicado con el encéfalo. La neurohipófisis es un órgano neurohemático con los cuerpos celulares neurosecretores situados en el hipotálamo. La pituitaria del hombre pesa tan sólo unos 0,5 g, pero ejerce una enorme influencia en el crecimiento y funcionamiento de todo el cuerpo.

En los mamíferos, el lóbulo posterior almacena y libera dos hormonas químicamente semejantes producidas por las células neurosecretoras del hipotálamo. La **vasopresina,** o **hormona antidiurética** (ADH), aumenta la absorción de agua en los conductillos renales (pár. 7-18) y provoca la constricción del músculo liso de las arteriolas. La **oxitocina** provoca la contracción del músculo liso durante el nacimiento y se utiliza médicamente para inducir el parto; también provoca la salida de la leche de las glándulas mamarias (pár. 8-14). La hormona antidiurética de los anfibios es la **vasotocina arginina** (pár. 31-12), que se encuentra en todos los ver-

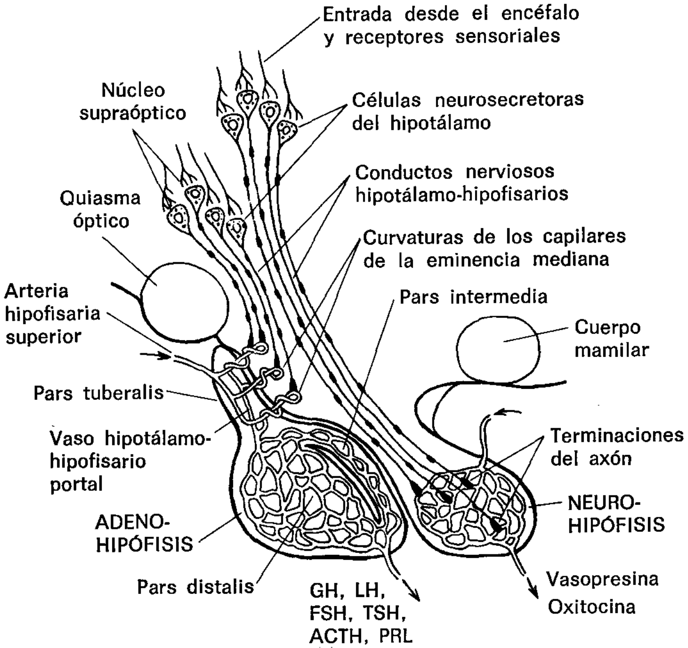

Entrada desde el encéfalo y receptores sensoriales
Núcleo supraóptico
Células neurosecretoras del hipotálamo
Conductos nerviosos hipotálamo-hipofisarios
Quiasma óptico
Curvaturas de los capilares de la eminencia mediana
Arteria hipofisaria superior
Pars intermedia
Cuerpo mamilar
Pars tuberalis
Vaso hipotálamo-hipofisario portal
Terminaciones del axón
ADENO-HIPÓFISIS
NEURO-HIPÓFISIS
Pars distalis
GH, LH, FSH, TSH, ACTH, PRL
Vasopresina
Oxitocina

Fig. 8-4 Relaciones entre las células neurosecretoras del hipotálamo y el sistema circulatorio de la glándula pituitaria de los vertebrados.

tebrados a excepción de los mamíferos. Las hormonas del lóbulo posterior pueden actuar rápidamente, segundos después de su liberación.

El lóbulo intermedio secreta la **hormona estimulante de los melanóforos** (MSH) o **intermedina,** que dispersa el pigmento de los melanóforos de los anfibios y de otros vertebrados inferiores (pár. 31-12). Aunque la química de la hormona se conoce casi enteramente a partir de los mamíferos, su funcionamiento en los vertebrados superiores no resulta claro.

El lóbulo anterior produce al menos seis hormonas (polipéptidos y proteínas) y cada una se produce en un tipo celular característico. Cinco son hormonas trópicas que influyen en la actividad de un determinado órgano, en la mayoría de los casos glándulas endocrinas. La sexta, la hormona estimulante del crecimiento, regula las actividades *metabólicas de los tejidos en general.* Cuatro de las hormonas del lóbulo anterior (dos gonadotropinas, adrenocorticotropina y tirotropina) intervienen en las curvas de retroalimentación «negativa», un aumento del nivel sanguíneo de la hormona que provoca una disminución de la producción hormonal, y una disminución que provoca un aumento de la producción. Las principales hormonas de la pituitaria anterior y sus efectos son los siguientes:

1. **Estimulante del crecimiento.** La secreción excesiva de esta hormona (somatotropina) o el crecimiento excesivo de esta glándula causa el **gigantismo** (fig. 9-4). Si esto ocurre en la edad juvenil, da por resultado el alargamiento de los huesos largos; la hiperfunción extrema produce gigantes de 2,40 a 2,70 de altura. Si la hiperfunción se produce a una edad más avanzada, causa la **acromegalia,** en la cual la frente, la nariz y la mandíbula inferior son macizas y la piel de la cara es gruesa y basta. La deficiencia de esta hormona tiene por consecuencia el **enanismo,** en la cual el individuo conserva las proporciones de un niño.
2. **Gonadotrópica.** En los mamíferos, la **hormona estimulante del folículo** (FSH) promueve el desarrollo de los folículos del ovario y de los espermatozoides maduros. La **hormona luteinizante** (LH) provoca la ovulación, la formación de los cuerpos lúteos y la producción y liberación de estrógenos y progesterona. La FSH y la LH son glucoproteínas y están estrechamente relacionadas con la tirotropina. Si se inyectan gonadotropinas en hembras inmaturas causan una madurez sexual prematura en pocos días; en las ratas las dosis excesivas causan un número de huevos doble o triple que el normal, que son liberados de los ovarios a un mismo tiempo. En los mamíferos machos estas hormonas estimulan el crecimiento de los conductos seminíferos y de los tejidos intersticiales. La implantación de glándula pituitaria en los anfibios da por resultado una rápida maduración y puesta de los huevos. La extirpación de la pituitaria va seguida de atrofia de las gónadas y de los órganos sexuales accesorios.
3. **Lactogénica.** Esta hormona, prolactina o hormona luteotrópica (LTH), tiene muchas funciones. Interviene 1) en la retención de sodio en los peces, y por tanto en la migración contra corriente de las especies anadromas para buscar los lugares de desove; 2) en la metamorfosis de los anfibios; 3) en el comportamiento de búsqueda de agua de los tritones; 4) en el crecimiento de los lagartos; 5) en el producción de «leche de buche» de los palomos; 6) en la formación de una mancha particular y en la cloquera de las aves; 7) en la secreción de que estimula y mantiene el desarrollo uterino durante la gestación en los mamíferos, y 8) en el desarrollo de la glándula mamaria y la lactancia. Los múltiples efectos promotores del crecimiento de la prolactina sugieren que comparte con la somatotropina un «linaje» molecular común.
4. **Adrenocorticotrópica.** Estimula el crecimiento y la actividad secretora de las cápsulas suprarrenanes. Uno de estos productos es la hormona adrenocorticotrópica (ACTH), que, a su vez, estimula la secreción de otras hormonas, incluido el cortisol.
5. **Tirotrópica.** El crecimiento y la actividad secretora de la glándula tiroides están regulados por esta hormona de la pituitaria anterior.

La glándula pituitaria se encuentra bajo el control de las células neurosecretoras del hipotálamo. Los axones que sirven al lóbulo anterior terminan en la eminencia media, donde sus hormonas penetran en el sistema hipotálamo-hipofisario portal y son transportadas por la sangre a las células blanco de la pituitaria (fig. 8-4). Ya que parece haber hormonas neurosecretoras específicas que provocan la liberación o inhibición de las hormonas producidas por los diferentes tipos de células de la pituitaria anterior, estas hormonas reciben el nombre de **factores liberadores** o **inhibidores.** Los axones que sirven al lóbulo posterior descienden por el pedúnculo infundibular y terminan en los capilares del lóbulo posterior.

8-13 Pineal

El techo del diencéfalo contiene el cuerpo pineal (epífisis), de función incierta. Su secreción, la **melatonina,** concentra los pigmentos de los melanóforos de los peces y de los anfibios, inhibe el desarrollo de las gónadas (acción antigonadotrópica) e interviene en la regulación de los ritmos circadianos (cambios diarios fisiológicos y del comportamiento) (pár. 9-17). Un enzima, el **hidroxiindol-O-metiltransferasa,** participa en la síntesis de la melatonina. En los mamíferos, la actividad enzimática es promovida por la norepinefrina liberada por las fibras del nervio simpático que se extiende a las células secretoras pineales a partir del ganglio cervical superior. La pineal parece desempeñar un importante papel en la regulación del ciclo reproductivo. En la rata, la exposición a la luz suprime la síntesis y liberación de melatonina (un inhibidor de las gónadas) por parte de la pineal; de este modo la iluminación continua provoca un estro persistente. Los mensajes sobre la luz ambiental llegan a la pineal a través de la retina, el conducto óptico inferior accesorio, el fascículo interno del cerebro anterior y el sistema nervioso simpático. En las aves, en contraste con los mamíferos, ni la retina ni el sistema nervioso simpático son necesarios para el control ambiental de la formación de la melatonina; la pineal responde posiblemente directamente a la luz o está influida por fotorreceptores extrarretinianos del encéfalo cuya situación se desconoce. En los animales poiquilotermos, los fotorreceptores del ojo medio o tercer ojo (que se encuentra en las lampreas, ranas y lagartos) o de la misma pineal parecen ser los que proporcionan la información sobre los cambios ambientales de luz, importantes para la actividad circadiana y la regulación estacional de la reproducción. Si se extirpa el ojo medio (o parietal) de los lagartos, ello es causa de un aumento de exposición a la luz, un aumento de la actividad tiroidea y una activación de las gónadas.

8-14 Las glándulas endocrinas como sistema

Las células neurosecretoras formaron probablemente el mecanismo original de la acción hormonal. Son la raíz de casi todas las respuestas endocrinas. Los cnidarios y otros invertebrados primitivos tienen al parecer sólo esta forma de control endocrino. En ellos, la estimulación de las células neurosecretoras provoca la liberación de una hormona que actúa directamente, de un modo monofásico, sobre las estructuras blanco. Este método monofásico se continúa en los invertebrados más avanzados, pero se introduce un control bifásico con la aparición de las glándulas epiteliales endocrinas: la célula neurosecretora estimula a una glándula endocrina que, a su vez, produce una hormona que actúa sobre el blanco. En los vertebrados la complejidad es mayor, aparece una secuencia trifásica: la pituitaria, estimulada por las células neurosecretoras cerebrales del hipotálamo, produce tropinas que estimulan a otras glándulas epiteliales endocrinas, que, a su vez, actúan sobre los órganos blanco. Los controles bifásico y trifásico predominan en los vertebrados, aunque continúa habiendo un control monofásico. Un ejemplo de este último es el reflejo de la lactación, en el cual un estímulo táctil exógeno libera la oxitocina de las células neurosecretoras hipotalámicas y provoca una rápida salida de la leche de las glándulas mamarias. Los controles bifásico y trifásico de la función endocrina posibilitan una introducción más efectiva de los mecanismos de retroalimentación entre las glándulas y los sistemas neurosecretores (pár. 8-12). La actividad de las glándulas endocrinas está estrechamente integrada con la del sistema nervioso; en los vertebrados desempeñan un importante papel la acción del hipotálamo y la del sistema nervioso autónomo. Este último puede inervar directamente las glándulas endocrinas o actuar a través del hipotálamo. Los receptores sensoriales proporcionan información sobre los cambios en el ambiente interno (química de los líquidos corporales, cambios de iluminación ambiental, temperatura, etc.), y esta información es convertida en señales químicas por los nervios y las glándulas y produce la coordinación de los órganos y tejidos.

Bibliografía

Bagnara, J. T., y **M. E. Hadley.** 1973. Chromatophores and color change. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, Inc. IX + 202 pp. *Pigmentos animales y el control de los cromatóforos.*

Barrington, E. J. W. 1975. An introduction to general and comparative endocrinology. Londres, Oxford University Press. X + 281 pp.; 242 figs. *Invertebrados y vertebrados.*

Bently, P. J. 1976. Comparative vertebrate endocrinology. Nueva York, Cambridge University Press. XI + 415 pp.

Constantinides, P. C., y **N. Carey.** 1949. The alarm reaction. *Sci Am.*, vol. 180, núm. 3, pp. 20-33. *Cambios fisiológicos en el animal sujeto a tensiones, con observaciones sobre lo que implica para el atormentado animal humano.*

Etkin, W., y **L. I. Gilbert.** (dirs.). 1968. Metamorphoses: A problem in developmental biology. Nueva York, Appleton Century Crofts. XI + 459 pp. *Diferentes autores estudian las metamorfosis, incluidos los controles endocrinos, de los crustáceos, insectos, cordados inferiores y anfibios.*

Funkenstein, D. H. 1955. The physiology of fear and anger. *Sci. Am.*, vol. 192, núm. 5, pp. 74-80. *Las diferentes secreciones de las glándulas suprarrenales están asociadas con la ira exterior e interiormente dirigida del hombre.*

Guillemin, R., y **R. Burgus.** 1972. The hormones of the hypothalamus. *Sci. Am.*, vol. 227, núm. 5, pp. 24-33. *Aislamiento de las hormonas («factores liberadores») del hipotálamo que regulan a la glándula pituitaria.*

Highnam, K. C., y **Leonard Hill.** 1977. The comparative endocrinology of invertebrates. 2.ª ed. Londres. William Clowes and Sons, Ltd. IX + 357 pp.

Li, C. H. 1963. The ACTH molecule. *Sci. Am.*, vol. 209, núm. 1, pp. 46-53. *La hormona adrenocorticotrópica de la glándula pituitaria es importante en la salud y en la enfermedad. El estudio de su molécula muestra cómo su función y su estructura están relacionadas.*

Pastan, I. 1972. Cyclic AMP. *Sci. Am.*, vol. 227, número 2, pp. 97-105. *El monofosfato de adenosina es un «segundo mensajero» entre una hormona y sus efectos en el interior de la célula.*

Pike, J. E. 1971. Prostaglandins. *Sci. Am.*, vol. 225, núm. 5, pp. 84-92. *Substancias semejantes a hormonas que afectan a una amplia gama de procesos fisiológicos, desde la contracción del útero a la secreción de la pared del estómago.*

Rasmussen, H., y **M. M. Pechet.** 1970 Calcitonin. *Sci. Am.*, vol. 223, núm. 4, pp. 42-50. *Una hormona tiroidea recientemente descubierta que actúa indirectamente para regular el nivel de calcio en la sangre.*

Thompson, E. O. P. 1955. The insulin molecule. *Sci. Am.*, vol. 192, núm. 5, pp. 36-41. *La primera molécula proteínica en tener descrita su estructura química completa.*

Tombes, A. S. 1970. Introducción to invertebrate endocrinology. Nueva York, Academic Press, Inc. 217 pp.

Turner, C. D., y **J. T. Bagnara.** 1976. General endocrinology. 6.ª ed. Filadelfia, W. B. Saunders Co. X + 596 pp., ilus.

Wilkins, L. 1960. The thyroid gland. *Sci. Am.*, vol. 202, núm. 3, pp. 119-129. *Sus hormonas determinan la tasa del metabolismo. Su mal funcionamiento puede tener graves consecuencias, especialmente en la infancia.*

su estructura están re-

Sci. Am., vol. 227, nú-
iofosfato de adenosina
entre una hormona y
la célula.
ns. *Sci. Am.*, vol. 225,
cias semejantes a hor-
nplia gama de procesos
cción del útero a la se-
ómago.
et. 1970 Calcitonin. *Sci.*
42-50. *Una hormona ti-*
ıbierta que actúa indi-
nivel de calcio en la

insulin molecule. *Sci.*
41. *La primera molécula*
su estructura química

ción to invertebrate en-
Academic Press, Inc.

ra. 1976. General endo-
W. B. Saunders Co.

gland. *Sci. Am.*, vol. 202,
hormonas determinan la
nal funcionamiento pue-
ias, especialmente en la

9

Sistemas nerviosos y órganos de los sentidos

Sistemas nerviosos

Todas las células son excitables o irritables. Debido a ello, los organismos son sensibles a los cambios o estímulos de su ambiente externo e interno; y responden a ellos de diferentes maneras. Todas las respuestas orgánicas, desde la acción más simple de una ameba hasta las funciones corporales o los procesos mentales más complejos del hombre, son consecuencia de esta característica fundamental de la excitabilidad. La mayoría de los animales poseen un **sistema nervioso** (fig. 19-1) que les permite percibir estímulos, transmitirlos a distintas partes del cuerpo y dar respuestas. Este sistema (junto con las glándulas endocrinas en algunos de ellos) sirve también para coordinar e integrar las funciones de las células, tejidos y sistemas de órganos, de manera que actúen armónicamente como una unidad.

9-1 Estímulo y respuesta

Se denomina **estímulo** a todo cambio físico o químico capaz de excitar un organismo o alguna de sus partes. Los estímulos externos habituales proceden de la temperatura, la humedad, la luz, la gravedad, el contacto, la presión, la cantidad de oxígeno, las concentraciones salinas y los olores (emanaciones químicas). Los estímulos internos proceden de la cantidad de alimento, agua, oxígeno o substancias de desecho existentes en el cuerpo, y de fatiga, el dolor, la enfermedad u otras circunstancias. Algunos estímulos actúan directamente sobre las células o los tejidos y determinan una respuesta directa (por ejemplo, las quemaduras del sol), pero la mayoría de animales poseen varias clases de receptores especializados (órganos de los sentidos) para recibir estímulos.

Un **receptor** es una célula o un órgano que tiene una sensibilidad especial para cierta clase o clases de estímulos, como la tiene el ojo para la luz y el oído para el sonido. Los **exteroceptores,** como por ejemplo el ojo, reciben los estímulos procedentes del ambiente externo, y los **interoceptores** los que proceden de dentro del cuerpo, como el hambre o la sed. (Véase también proprioceptores, párrafo 9-13.) Un estímulo induce al receptor a generar impulsos nerviosos que se desplazan a lo largo de los nervios hasta el sistema nervioso central; éste coordina la información sensorial y entonces inicia impulsos que excitan las estructuras termi-

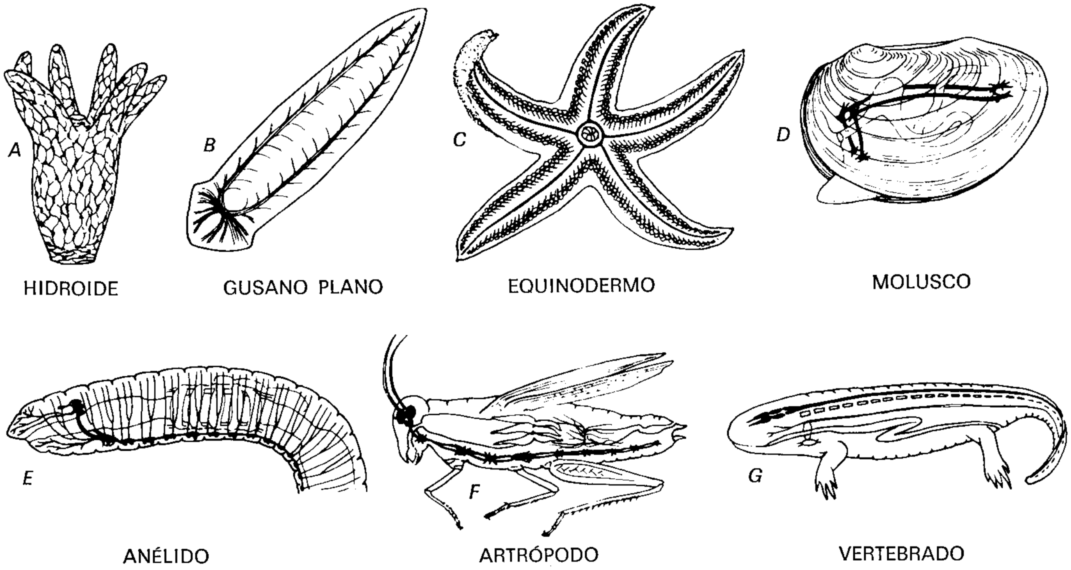


Fig. 9-1 Sistemas nerviosos de los animales (en negro intenso). *A.* Hidroide, red nerviosa por todo el cuerpo. *B.* Gusano plano, ganglios en la región cefálica, dos cordones nerviosos. *C.* Equinodermo, anillo nervioso alrededor de la boca, nervio medio en cada brazo. *D.* Molusco bivalvo, tres pares de ganglios y conectivos. *E.* Anélido, un «encéfalo» ganglionar en el extremo anterior, doble cordón nervioso ventral macizo, ganglios segmentarios y nervios *F.* Artrópodo, semejante a la lombriz de tierra. *G.* Vertebrado, encéfalo en la cabeza, cordón nervioso dorsal, único y hueco, con nervios segmentarios pares.

nales, o **efectores** (músculos, glándulas) para producir respuestas.

Algunos estímulos son graduales y determinan respuestas lentas, como el resfrío que precede a un estornudo; otros son instantáneos y producen una respuesta rápida, como el pinchazo de un alfiler. Más allá de cierto mínimo es posible que no exista relación cuantitativa entre la intensidad de un estímulo y la clase o magnitud de la respuesta que determina (el efecto todo o nada); esto depende de la clase de células u órganos excitados y de su estado fisiológico. Una sucesión rápida de varios estímulos débiles puede determinar una respuesta, aunque cada uno de ellos, individualmente, sea demasiado ligero para hacerlo; a esto se le denomina efecto de sumación. Al ser excitados, los músculos se contraen para producir movimientos y las células glandulares vierten las secreciones que previamente han sintetizado.

9-2 Neuronas y nervios

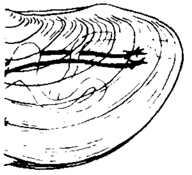
Los sistemas nerviosos están compuestos por células nerviosas o **neuronas** con prolongaciones celulares denominadas **dendritas** y **axones.** Las neuronas tienen forma variada (fig. 3-20) en los sistemas de los diferentes animales y en las diversas partes de un mismo sistema. La neurona es la unidad funcional del sistema nervioso, que consiste principalmente en neuronas dispuestas ordenadamente. Las neuronas constituyen aproximadamente el 10 por ciento de las células del sistema nervioso humano. El resto son **células de neuroglia,** que no son excitables eléctricamente pero que sostienen físicamente (y es probable que también metabólicamente) a las neuronas y que se cree que participan de forma activa en la función cerebral. Entre cada dos neuronas relacionadas por su función existe una íntima asociación o **sinapsis;** es ésta una «válvula fisiológica» que sólo permite el paso de los impulsos nerviosos en una dirección: el axón de una neurona a la dendrita o cuerpo celular de la otra. Un **nervio** está formado por una o muchas neuronas (axones o dendritas) unidas entre sí por tejido conjuntivo y que contienen vasos sanguíneos para suministrar nutrientes y oxígeno. Un nervio grande contiene muchas fibras, como los alambres de un cable eléctrico.

El **impulso nervioso,** o **potencial de acción,** que

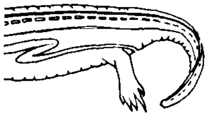
---

se mueve a
bio químic
una veloci
intensidad
paña una c
sa en repo
un potenci
na semiper
tras que el
sa la polari
de iones p
el mismo e
pero, en c
nes de cie

A



MOLUSCO



RTEBRADO

d nerviosa por
'iosos. *C.* Equi-
olusco bivalvo,
tremo anterior,
ɔdo, semejante
único y hueco,

itas y axones. Las neu-
(fig. 3-20) en los siste-
nales y en las diversas
ı. La neurona es la uni-
nervioso, que consiste
ıs dispuestas ordenada-
ituyen aproximadamen-
lulas del sistema nervio-
élulas de neuroglia, que
ımente pero que sostie-
able que también meta-
s y que se cree que par-
la función cerebral. En-
cionadas por su función
n o ***sinapsis;*** es ésta una
sólo permite el paso de
una dirección: el axón
rita o cuerpo celular de
mado por una o muchas
tas) unidas entre sí por
ntienen vasos sanguíneos
s y oxígeno. Un nervio
bras, como los alambres

potencial de acción, que

se mueve a lo largo de una fibra, implica un cambio químico y eléctrico. El impulso se desplaza a una velocidad uniforme y siempre con la misma intensidad en todo su recorrido. Al impulso le acompaña una onda eléctrica (fig. 9-2). La fibra nerviosa en reposo está eléctricamente polarizada. Tiene un **potencial de reposo.** El exterior de su membrana semipermeable es relativamente positivo, mientras que el interior es negativo. ¿Qué es lo que causa la polarización, y cómo se mantiene? El número de iones positivos y negativos es aproximadamente el mismo en el exterior y en el interior de la célula pero, en cambio, difieren mucho las concentraciones de ciertos iones. Hay de diez a quince veces más iones de sodio (Na^+) en el líquido extracelular que en el interior de la neurona. Los iones de potasio (K^+), en cambio, se encuentran en un número unas treinta veces mayor dentro que fuera. Los movimientos de ambos por difusión y por transporte activo, y las características de permeabilidad de la membrana celular pueden ser responsables de la diferencia de potencial. Los iones Na^+ tienden a difundirse hacia dentro y los iones K^+ hacia fuera, en la dirección de sus gradientes de concentración. Sin embargo, la membrana de una neurona es menos permeable al Na^+ que al K^+; esto y la diferencia de concentración hace que el Na^+ entre más lentamente de lo que sale el K^+.

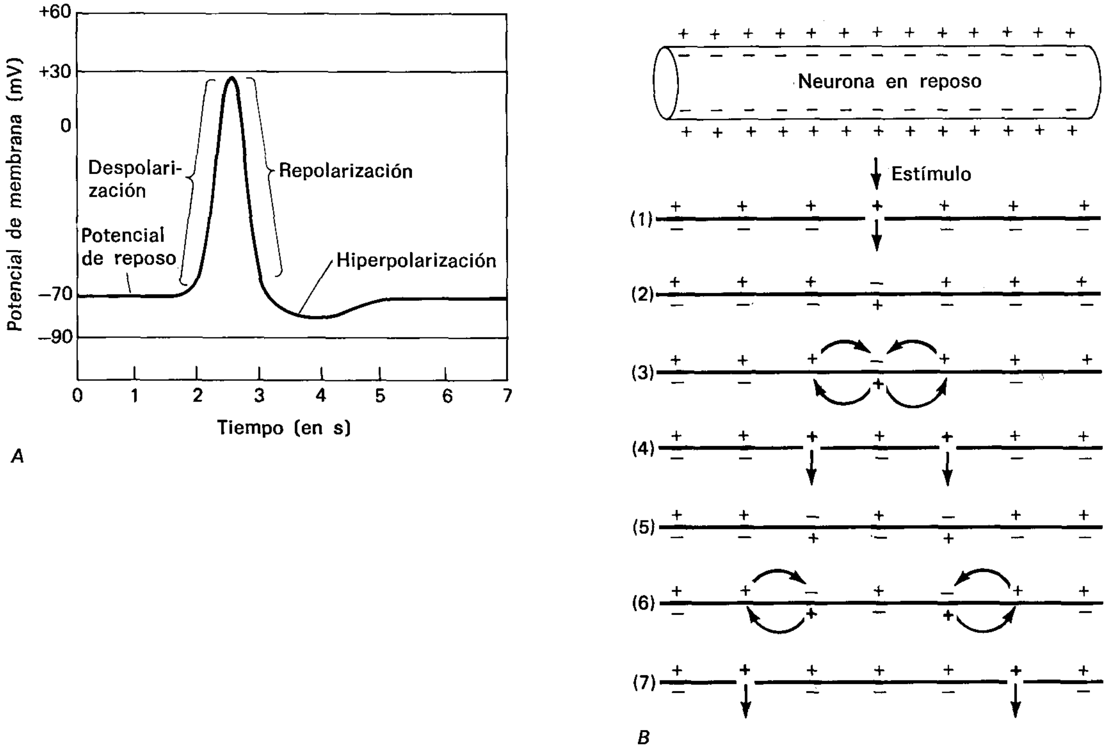


Fig. 9-2 *A.* **Cambios de voltaje a través de una membrana de un nervio durante el potencial de acción.** Se indican las fases de despolarización y repolarización. El período refractario, durante el cual la neurona no puede ser estimulada, tiene lugar *durante la repolarización. Observar el breve* período de hiperpolarización. *B.* **Esquema superior.** La fibra nerviosa en reposo muestra su polarización eléctrica. **(10-7).** Secuencia del lapso de tiempo que muestra los movimientos de la carga positiva en la membrana de la célula nerviosa que explica la onda autopropagable de despolarización (y de repolarización) que se extiende desde el lugar del estímulo. La línea horizontal representa la membrana de la célula nerviosa, con la superficie externa hacia arriba. (1) El estímulo aumenta la permeabilidad de la membrana y la difusión de Na^+ en la célula aumenta repentinamente, provocando que el potencial interno se vuelva positivo (2). Debido a que las cargas diferentes se atraen y las que son iguales se repelen, la corriente (movimiento de la carga positiva) se *aleja* de la región estimulada a través del fluido intracelular y se *dirige* a la región estimulada del líquido extracelular (3). (4) La despolarización inicial, como resultado del flujo de corriente local, desencadena un potencial de acción en las áreas adyacentes y el proceso descrito se repite (5)-(7) continuando hasta el final de la membrana.

El resultado es un exceso de iones negativos en el interior y de iones positivos en el exterior, y, por consiguiente, hay una caída de potencial de 60 a 90 milivoltios a través de la membrana. Las diferencias en la concentración de gradientes desaparecerían gradualmente si no fuera por una supuesta **bomba de iones** de moléculas transportadoras (probablemente proteínas con fosfato) en el interior de la célula. La bomba mueve los iones Na^+ hasta la superficie celular por transporte activo, y allí son expelidos inmediatamente. Los iones K^+, al contrario, pasan de la superficie al interior de la célula. Este transporte iónico requiere un gasto de energía celular derivada del ATP.

¿Cómo se transmite el impulso nervioso? Si se aplica a la membrana celular un impulso mecánico o eléctrico suficiente, queda **despolarizada** en el lugar estimulado, y una onda de despolarización **autopropagable** (y acompañada de una repolarización) se extiende hacia fuera de la membrana (fig. 9-2). La célula produce una vibración propia que amplifica el estímulo original. Durante la despolarización, el potencial de membrana cambia súbitamente desde unos -70 milivoltios a $+30$ y luego vuelve rápidamente a su nivel de reposo. Esto es el **potencial de acción.** Los cambios de voltaje pueden observarse insertando un electrodo en la neurona y otro en el líquido circundante y conectando los dos a un voltímetro. Cuando el impulso pasa, el voltímetro registra una subida rápida, un punto culminante y luego un lento declive. Tras la subida hay un **período refractario** (1-5 ms) durante el cual la fibra despolarizada no puede responder a ningún otro estímulo (fig. 9-2*A*).

¿Qué es lo que provoca este súbito cambio de potencial? El estímulo altera la estructura de la membrana celular al aumentar su permeabilidad a los iones de Na^+. La tasa de difusión del Na^+ en la célula aumenta repentinamente. Esta carga adicional positiva de la célula aumenta repentinamente. Esta carga adicional positiva de la célula inicia el proceso de la despolarización de la membrana. A medida que el cambio de carga comienza, hay un mayor aumento de la permeabilidad al Na^+ acompañada por un movimiento suplementario de iones de Na^+ hacia el interior de las células y, a modo de retroalimentación, se produce aún más despolarización. Cuando finalmente el voltaje disminuye hasta el nivel umbral del impulso nervioso, los iones de Na^+ penetran en tal cantidad que el potencial interno se hace positivo. Es entonces cuando tiene lugar el rápido ascenso del potencial de acción (fig. 9-2*A*).

El potencial de acción dura 1 ms aproximadamente. La vuelta al nivel de reposo o **repolarización** se logra mediante 1) un rápido descenso en la entrada de Na^+ (cuando la membrana llega a ser más positiva en su parte interna) y 2) un aumento de permeabilidad al K^+, que hace que una cantidad de iones de K^+ en aumento se desplace fuera de la célula, siguiendo su gradiente de concentración. La polarización se restablece cuando la tasa de difusión del K^+ recupera su antiguo predominio sobre la del Na^+. Puede incluso haber una ligera **hiperpolarización** del potencial de membrana (figura 9-2*A*) cuando la difusión de los iones de K^+ sobrepasan brevemente su tasa de nivel de reposo.

Durante la primera parte del período refractario, la neurona no puede responder a ningún otro estímulo de cualquier intensidad (esto se corresponde con el período de los cambios de permeabilidad al Na^+). A continuación viene un período refractario relativo (que a menudo dura de 5 a 10 ms y que se corresponde a grandes rasgos con el aumento de la permeabilidad al K^+), durante el cual un fuerte estímulo (en general considerablemente mayor que el nivel umbral) puede iniciar un impulso nervioso. Una neurona tiene una **respuesta de todo o nada.** El estímulo debe tener un nivel umbral para que la célula se active.

¿Cómo puede extenderse la señal nerviosa desde el lugar de estimulación? El potencial de acción inicial desencadena, mediante un flujo de corriente local, un nuevo potencial en los lugares adyacentes de la membrana, poniendo en movimiento el flujo de Na^+ y K^+. Cada nuevo lugar donde se da un potencial de acción actúa, a su vez, del mismo modo. Así, el flujo de corriente de la fibra nerviosa tiene lugar en todas direcciones, alejándose del punto de estimulación. No obstante, debido a que los potenciales de acción se inician generalmente en un extremo dendrítico, el impulso se desplaza sólo en una dirección, hacia el ápice del axón (fig. 9-2*B*).

Los impulsos nerviosos tienen una velocidad variable. Un impulso se desplaza a unos 30 m/s en una rana y hasta 120 m/s en algunas fibras de mamíferos. La transmisión es más lenta en las fibras amielínicas que en las que poseen una vaina de mielina y más lenta también en las fibras de pequeño diámetro. En las fibras mielínicas, las corrientes pueden extenderse más rápidamente desde un nódulo (pár. 3-17) a otro debido al efecto aislante de la mielina. Por tanto, el impulso nervioso puede propagarse más rápidamente. La propaga-

l ms aproximada-
poso o **repolariza-**
ido descenso en la
ıbrana llega a ser
) y 2) un aumento
e que una cantidad
esplace fuera de la
de concentración.
ando la tasa de di-
guo predominio so-
aber una ligera **hi-**
le membrana (figu-
le los iones de K+
a de nivel de re-

el período refracta-
nder a ningún otro
lad (esto se corres-
cambios de permea-
ón viene un período
enudo dura de 5 a
grandes rasgos con
d al K+), durante el
general considerable-
ral) puede iniciar un
a tiene una **respues-**
o debe tener un nivel
active.
a señal nerviosa des-
El potencial de ac-
liante un flujo de co-
ncial en los lugares
, poniendo en movi-
+. Cada nuevo lugar
e acción actúa, a su
l flujo de corriente de
en todas direcciones,
stimulación. No obs-
enciales de acción se
extremo dendrítico, el
una dirección, hacia el

nen una velocidad va-
aza a unos 30 m/s en
en algunas fibras de
es más lenta en las fi-
que poseen una vaina
mbién en las fibras de
bras mielínicas, las co-
más rápidamente desde
ro debido al efecto ais-
ıto, el impulso nervioso
ıidamente. La propaga-

---

ción de los impulsos nerviosos en algunas fibras mielínicas puede alcanzar más de los 400 km/h.

La sinapsis es el lugar donde la actividad eléctrica se transmite de una célula nerviosa a otra: desde una neurona **presináptica** a otra **postsináptica.** Cada neurona postsináptica tiene una gran cantidad (a menudo miles) de uniones sinápticas en la superficie de sus dendritas y de su cuerpo celular, provenientes de cientos de neuronas presinápticas convergentes. Algunas de las neuronas presinápticas son **excitadoras,** otras son **inhibidoras.** El que una neurona postsináptica funcione depende del número de sinapsis que active en un momento dado y de la cantidad que haya de neuronas excitadoras o inhibidoras.

En los extremos de las ramificaciones del axón hay unas **protuberancias sinápticas** o discos que contienen pequeñas vesículas de substancias químicas envueltas por una membrana (fig. 9-3). Una estrecha **hendidura sináptica,** de unos 200 Å de ancho y de una amplitud uniforme, separa a cada protuberancia de la superficie celular inmediatamente adyacente, la membrana subsináptica. Cuando un impulso nervioso llega, las vesículas, repletas de moléculas transmisoras (un neurohumor), liberan su contenido en la hendidura sináptica. Si la cantidad es suficiente, se produce un potencial de acción en la neurona postsináptica; o tiene lugar la inhibición si se trata de sinapsis inhibidoras. En muchas sinapsis se produce **acetilcolina,** incluidas las de la unión neuromuscular y entre las fibras presinápticas y postsinápticas del sistema nervioso autónomo. Al menos en algunas sinapsis simpáticas la substancia transmisora es la epinefrina o la norepinefrina. Las cantidades aumentadas de acetilcolina continuarían estimulando la neurona próxima si no fuera por la presencia de un enzima, la acetilcolinesterasa, de la membrana de la placa terminal motora, que hidroliza rápidamente la acetilcolina y restablece su nivel original. Existe un corto retraso en el paso del impulso nervioso en cada sinapsis.

La actividad de una sola sinapsis raras veces es suficiente para cambiar el potencial de membrana de una neurona postsináptica; generalmente es necesaria la acción combinada de un número de si-

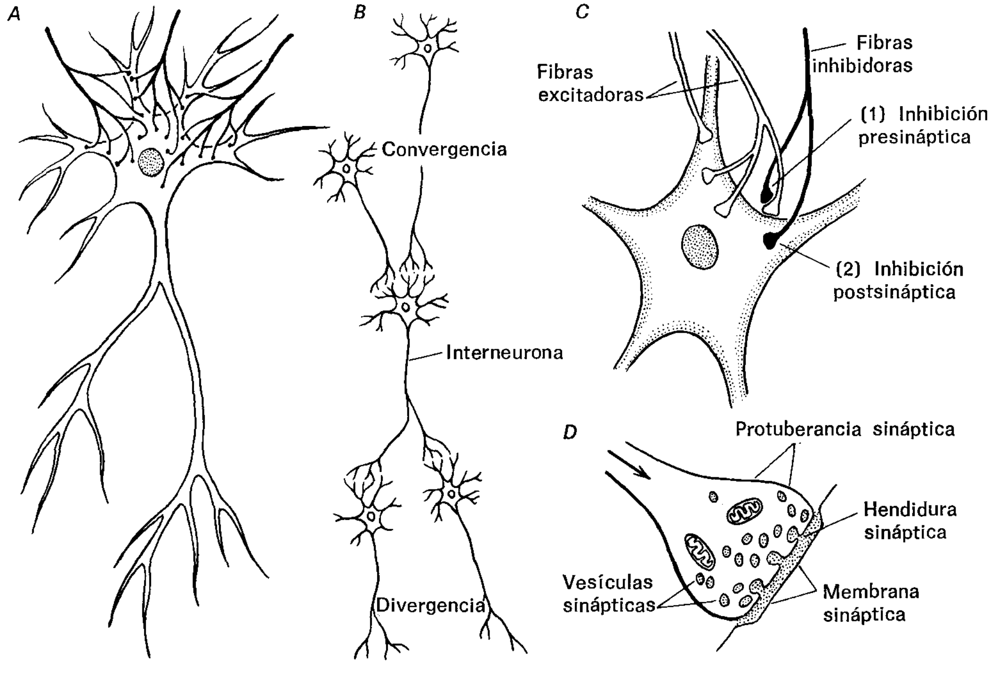


Fig. 9-3 Conexiones sinápticas entre las neuronas. *A.* Muchas ramas axónicas forman una sinapsis con las dentritas y el cuerpo de la célula nerviosa de una neurona postsináptica. *B.* La intercalación de una interneurona aumenta la versatilidad de la respuesta neural. *C.* Mecanismo de inhibición neural por 1) fibras neuronas presinápticas y 3) postsinápticas. *D.* Liberación de la substancia transmisora en la hendidura sináptica por una protuberancia axónica cuando llega un potencial de acción.

napsis o la llegada con mayor frecuencia de potenciales de acción. La tasa de frecuencia puede alcanzar unos 1000 impulsos por segundo en algunas neuronas. La situación de las uniones sinápticas también influye en la actividad postsináptica. El umbral de despolarización de la neurona postsináptica es menor en la base del axón que en el cuerpo celular o en las dendritas.

La inhibición de una neurona postsináptica puede ocurrir a través de la activación directa de las sinapsis inhibidoras o, indirectamente, mediante conexiones sinápticas que comprenden uniones sinápticas entre una neurona y las protuberancias sinápticas de otra (fig. 9-3). Hay una interación entre las sinapsis excitadoras e inhibidoras que puede hacer que la actividad postsináptica dependa de la clase de entrada sináptica que predomine.

9-3 Clases de neuronas

Las **neuronas sensitivas** o **aferentes** son aquellas que conducen los impulsos desde los receptores hasta o hacia el sistema nervioso central, y las **neuronas motoras,** o **eferentes,** son las que los conducen desde el sistema nervioso central hasta los diversos efectores. Hay todavía otras, las **interneuronas** (neuronas de asociación o neuronas internunciales), en el cerebro y en la medula espinal, que se unen diversamente a las neuronas sensitivas o a las neuronas motoras y tienen una gran importancia porque aumentan la versatilidad del itinerario del impulso nervioso.

Algunos nervios contienen sólo fibras sensitivas, otros sólo fibras motoras, y muchos son nervios mixtos, con ambos tipos de fibras. Un **ganglio** es una unidad que contiene los cuerpos celulares de unas cuantas o de muchas neuronas y, en el cerebro, los equivalentes de los ganglios se denominan núcleos o centros. Excepto en los animales inferiores, el sistema nervioso puede considerarse un sistema receptor-asociativo-efector o un mecanismo sensitivo-neuromuscular.

9-4 Sistemas nerviosos de los invertebrados (fig. 9-1)

La mayoría de protozoos no tienen estructuras para la coordinación, pero muchos ciliados, como el paramecio, tienen un sistema de fibrillas (figuras 16-23 y 16-30) que coordina los movimientos de los cilios. En las esponjas, las células que rodean la abertura (ósculos) de la pared del cuerpo, se contraen lentamente cuando se las toca, pero estas reacciones parecen ser respuestas locales, sin propagación real a las células circundantes. No existen células o estructuras nerviosas definidas. En la hidra y otros cnidarios existe una **red nerviosa** difusa que envuelve al cuerpo por debajo del epitelio, pero carecen de ganglios centrales. La red está compuesta por células nerviosas (protoneuronas), separadas por uniones sinápticas o unidas entre sí por prolongaciones protoplasmáticas. Se comunican con receptores (células epiteliales modificadas) situados en la epidermis y con la base de células epiteliomusculares que se contraen lentamente para modificar la forma del cuerpo. Un impulso nervioso puede extenderse ampliamente por la red porque las sinapsis, en contraste con las de los animales superiores, pasan los impulsos en ambas direcciones. Las redes nerviosas existen también en los ctenóforos, equinodermos, enteropneustos y ascidias, e incluso en la pared del intestino (complexos nerviosos) y en los vasos sanguíneos de los vertebrados.

En los animales de simetría bilateral el sistema nervioso es lineal, estando formado ordinariamente por uno o más pares de **ganglios** o un **encéfalo** situado en el extremo anterior, que se comunica con un **cordón nervioso** o varios que se extienden hacia atrás por el cuerpo. Los cordones nerviosos de los invertebrados son en su mayoría ventrales y macizos, y los nervios salen de los ganglios y de los cordones hacia los distintos órganos. Los gusanos planos poseen dos ganglios anteriores que emiten nervios hacia la región cefálica y dos cordones nerviosos separados que están unidos por conectivos transversales. En los moluscos, anélidos y artrópodos, los ganglios anteriores pares (supraesofágicos e infraesofágicos) están situados encima y debajo del esófago y están unidos por conectivos. Los moluscos más especializados carecen de cordones nerviosos ventrales, pero poseen grandes ganglios unidos por conectivos, en la cabeza, el pie y las vísceras. En los anélidos y en los artrópodos más primitivos, los dos cordones nerviosos ventrales poseen un par de ganglios y un par o más de nervios en cada segmento del cuerpo. En los crustáceos superiores, insectos y aracnoideos, los ganglios ventrales están concentrados hacia adelante. Las estrellas de mar y otros equinodermos tienen un sistema nervioso radial de acuerdo con su simetría.

Encontramos fibras nerviosas gigantes en varios tipos. Las que consisten en una célula sencilla que da lugar a un axón ancho se encuentran en los

nemertin
algunos
pluricelul
tes entre
lópodos.
red del
metro y
gantes p
de los in
ello, son
ma.

9-5 Siste

En todos
ne el mis
siempre
digestivo.

ed del cuerpo, se
as toca, pero estas
s locales, sin pro-
undantes. No exis-
as definidas. En la
una **red nerviosa**
or debajo del epi-
centrales. La red
erviosas (protoneu-
sinápticas o unidas
rotoplasmáticas. Se
ulas epiteliales mo-
rmis y con la base
ue se contraen len-
del cuerpo. Un im-
se ampliamente por
contraste con las de
los impulsos en am-
rviosas existen tam-
lermos, enteropneus-
pared del intestino
vasos sanguíneos de

bilateral el sistema
nado ordinariamente
glios o un **encéfalo**
r, que se comunica
ios que se extienden
s cordones nerviosos
mayoría ventrales y
los ganglios y de los
órganos. Los gusanos
nteriores que emiten
a y dos cordones ner-
nidos por conectivos
s, anélidos y artrópo-
res (supraesofágicos e
encima y debajo del
onectivos. Los molus-
n de cordones nervio-
andes ganglios unidos
el pie y las vísceras.
podos más primitivos,
ntrales poseen un par
le nervios en cada seg-
crustáceos superiores,
ganglios ventrales es-
ante. Las estrellas de
ienen un sistema ner-
su simetría.
sas gigantes en varios
na célula sencilla que
se encuentran en los

nemertinos, cestodos, poliquetos, balanoglósidos y algunos vertebrados inferiores. Las fibras gigantes pluricelulares que forman un sincicio son corrientes entre los anélidos, crustáceos y moluscos cefalópodos. En el calamar existe un nervio en la pared del cuerpo que tiene cerca de 1 mm de diámetro y mide 20 cm de longitud. Las fibras gigantes proporcionan una conducción más rápida de los impulsos que el sistema de sinapsis y, por ello, son muy útiles en reacciones de huida o alarma.

9-5 Sistemas nerviosos de los vertebrados

En todos los vertebrados el sistema nervioso tiene el mismo origen embrionario (pár. 10-17) y es siempre único, hueco, y dorsal respecto al tubo digestivo. Está formado por: 1) el **sistema nervioso central,** que comprende un **encéfalo** anterior y grande (figs. 9-4 y 9-6) conectado con un cordón nervioso, o una medula espinal, y 2) el **sistema nervioso periférico,** constituido por 10 ó 12 pares de **nervios craneales** que parten del encéfalo, un par de **nervios espinales** que parten del cordón nervioso hacia cada segmento primitivo del cuerpo, y el **sistema nervioso autónomo** (fig. 9-9).

9-6 Encéfalo

Las partes del encéfalo tienen una disposición lineal en los peces y en los anfibios, y las estructuras y regiones generales del encéfalo pueden verse fácilmente (fig. 9-4). Son: 1) dos **lóbulos olfatorios,** de los que salen nervios hacia las fosas nasales; 2) dos **hemisferios cerebrales** estrechamente unidos a los precedentes y unidos también con el 3) **dien-**

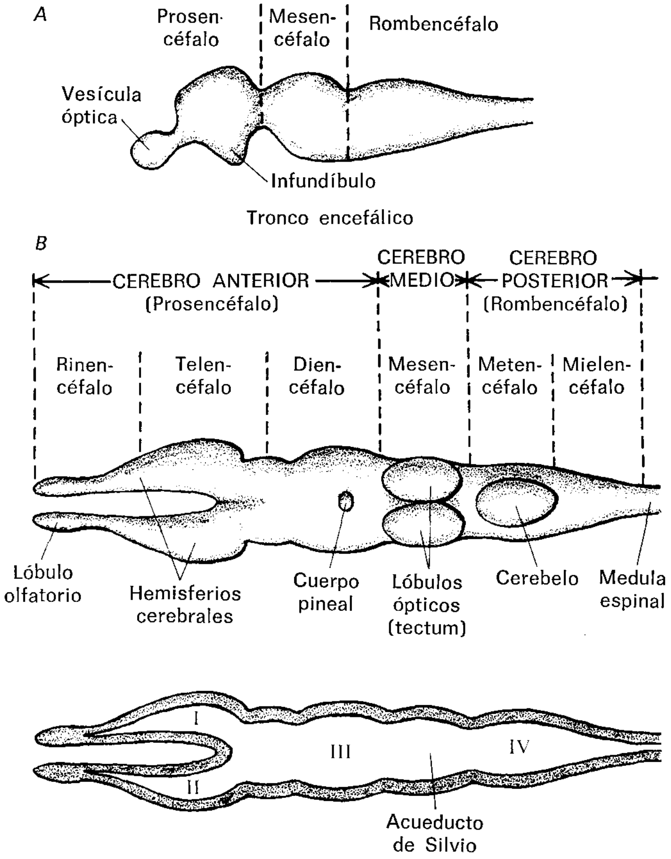

A
Prosencéfalo
Mesencéfalo
Rombencéfalo
Vesícula óptica
Infundíbulo
Tronco encefálico
B
CEREBRO ANTERIOR (Prosencéfalo)
CEREBRO MEDIO
CEREBRO POSTERIOR (Rombencéfalo)
Rinencéfalo
Telencéfalo
Diencéfalo
Mesencéfalo
Metencéfalo
Mielencéfalo
Lóbulo olfatorio
Hemisferios cerebrales
Cuerpo pineal
Lóbulos ópticos (tectum)
Cerebelo
Medula espinal
I
II
III
IV
Acueducto de Silvio

Fig. 9-4 Encéfalo de los vertebrados. *A.* Estadio embrionario temprano que muestra las tres divisiones primarias y la vesícula óptica en desarrollo. *B.* Estadio más avanzado visto dorsalmente. *C.* Sección frontal que presenta los ventrículos cerebrales; I y II son los ventrículos laterales.

céfalo. Detrás de éste se hallan dos **lóbulos ópticos,** situados encima del 4) **cerebro medio** y seguidos del 5) **cerebelo;** éste se encuentra sobre 6) la **medula oblongada, m. oblonga** o **bulbo raquídeo,** que se estrecha para unirse con la medula espinal. El diencéfalo posee dorsalmente un **cuerpo pineal** o **epífisis.** Debajo del diencéfalo se halla el **quiasma óptico** (cruzamiento de los nervios ópticos), seguido del **infundíbulo,** con la **hipófisis** o **glándula pituitaria,** en su extremo posterior.

Las **cavidades** existentes dentro del encéfalo son el primer y segundo **ventrículos,** situados en los hemisferios cerebrales; se comunican con el tercer ventrículo situado en el diencéfalo. Un pequeño acueducto de Silvio conduce desde éste al cuarto ventrículo, situado en la medula oblonga. A continuación del cuarto ventrículo se halla un estrecho conducto que atraviesa longitudinalmente toda la medula espinal. El líquido cerebroespinal llena los ventrículos y otras cavidades y también rodea el cerebro. Los intercambios metabólicos del encéfalo son realizados por arterias y venas situadas en su superficie y por dos redes densas de vasos sanguíneos, el **plexo coroideo anterior,** que se halla en el techo del diencéfalo, y el **plexo coroideo posterior,** situado en el techo de la medula espinal están rodeados por tres membranas (fig. 9-8): la **duramadre,** más gruesa y adherida a los huesos, la **piamadre,** más delicada y situada inmediatamente por encima del propio tejido nervioso, y la aracnoides más delgada, en el espacio intermedio. Los **nervios craneales** (fig. 9-7) se extienden desde las diferentes partes del cráneo a los órganos de los sentidos, los músculos y a otras estructuras (tabla 9-1).

El encéfalo posee varias características semejantes a las del cordón nervioso. Como éste último, contiene agregados de substancia gris y de substancia blanca; en la primera se concentran los cuerpos celulares nerviosos y en la segunda dominan los conductos de las fibras mielínicas. En el tronco encefálico, como en el cordón nervioso (véase más adelante), las áreas motoras y sensoriales tienden a separarse, formando, respectivamente, columnas dorsales y ventrales grises (fig. 9-10), pero en el encéfalo estas columnas tienden a separarse en los centros o núcleos cerebrales. Los nervios craneales, la mayoría de los cuales son homólogos de los nervios espinales, también reflejan su relación dorsoventral. En la tabla 9-1 se dan sus conexiones y funciones.

El desarrollo del cerebro anterior está en relación con la simetría bilateral, la locomoción y la localización de los órganos somáticos primarios de los sentidos, de la vista, del olfato y del oído, situados en la cabeza. A lo largo de la evolución ha habido un gran aumento de neuronas sensitivas y motoras y en especial de sus conectores, las interneuronas. La situación de una interneurona en un arco reflejo simple (pár. 9-10) aumenta en gran manera las posibles respuestas a los estímulos sensoriales o motores.

Muy pronto, en el desarrollo del embrión de los vertebrados, el encéfalo se subdivide en tres partes: **prosencéfalo** (cerebro anterior), **mesencéfalo** (cerebro medio) y **rombencéfalo** (cerebro posterior). Estas divisiones primarias constituyen el **tronco encefálico** (fig. 9-4*A*). El primero y el último se subdividen a su vez dando cinco divisiones. El prosencéfalo se diferencia en 1) rinencéfalo, 2) telencéfalo y 3) diencéfalo. El rombencéfalo da origen al 1) metencéfalo y al 5) mielencéfalo. Algunas características básicas de la estructura y función del encéfalo han cambiado poco a lo largo de la evolución y residen primariamente en el tronco encefálico. Éstas se estudian en primer lugar.

La **medula oblonga** deriva del rombencéfalo y es un centro reflejo que coordina la información proveniente de los músculos y articulaciones, de los órganos de la línea lateral (peces y anfibios) y de los órganos del equilibrio del oído. En su suelo se encuentra una gran parte de la **formación reticular,** que se extiende por todo el tronco encefálico (fig. 9-5). Se trata de una red de pequeñas neuronas muy ramificadas que recibe e integra la información proveniente de la medula espinal y de muchas partes del encéfalo. Contienen centros reflejos para la deglución, la vomitación, el control cardiovascular y la respiración. Algunas de sus partes intervienen en los procesos del dormir y despertarse. El cerebelo (véase más adelante) está asociado con el techo anterior de la medula oblonga.

El **tectum** es un área engrosada de substancia gris que se encuentra en el techo del mesencéfalo, por encima del acueducto de Silvio (fig. 9-5). En los peces y en los anfibios es una importante área de proyección motora y sensorial y un centro coordinador, en el que se inicia la actividad motora. Se desarrolló originariamente en conexión con la recepción visual, y contiene lóbulos ópticos cuyo tamaño variable depende de la importancia de la visión. Los lóbulos son grandes en las aves, en algunos reptiles y en los peces óseos. En los mamíferos ha quedado reducido a un centro reflejo visual y auditivo.

Los hemisferios cerebrales son una excrecencia

TABLA 9-1
LOS NERVIC

Número y
del ne

I
Olfatorio

II
Óptico

III
Motor oculai

IV
Patético

V
Trigémino

VI
Motor oculai

VII
Facial

VIII
Auditivo (ac

IX
Glosofaringe

X
Vago
(neumog

XI *
Espinal acce

XII *
Hipogloso

* Los núme

del telenc **fundamen** **mos)** y co se han dif **lio,** mantie

somáticos primarios de
l olfato y del oído, si-
ırgo de la evolución ha
: neuronas sensitivas y
ıs conectores, las inter-
ına interneurona en un
ı-10) aumenta en gran
tas a los estímulos sen-

ɔllo del embrión de los
subdivide en tres par-
anterior), **mesencéfalo**
falo (cerebro posterior).
constituyen el **tronco**
ɔrimero y el último se
cinco divisiones. El pro-
1) rinencéfalo, 2) telen-
rombencéfalo da origen
mielencéfalo. Algunas
a estructura y función
poco a lo largo de la
ıriamente en el tronco
n en primer lugar.
iva del rombencéfalo y
coordina la información
os y articulaciones, de
eral (peces y anfibios) y
io del oído. En su suelo
te de la **formación reti-**
odo el tronco encefálico
red de pequeñas neuro-
ecibe e integra la infor-
nedula espinal y de mu-
ontienen centros reflejos
ación, el control cardio-
lgunas de sus partes in-
lel dormir y despertarse.
lante) está asociado con
dula oblonga.
ngrosada de substancia
l techo del mesencéfalo,
le Silvio (fig. 9-5). En los
una importante área de
rial y un centro coordi-
la actividad motora. Se
en conexión con la re-
e lóbulos ópticos cuyo
de la importancia de la
andes en las aves, en al-
ces óseos. En los mamí-
a un centro reflejo vi-

les son una excrecencia

TABLA 9-1
LOS NERVIOS CRANEALES PARES DE LOS VERTEBRADOS

Número y nombre del nervio	Origen (en el encéfalo)	Distribución (conexiones externas)	Función (principalmente en el hombre)
I Olfatorio	Lóbulo (o bulbo) olfatorio.	Epitelio olfatorio de la cavidad nasal.	*Sensitivo:* olfato.
II Óptico	Lóbulo óptico del mesencéfalo.	Retina del ojo.	*Sensitivo:* vista.
III Motor ocular común	Base del mesencéfalo.	Ojo: 4 músculos del globo ocular; iris, cristalino, párpado superior.	*Motor:* movimientos del globo ocular, iris, cristalino y párpados.
IV Patético	Base del mesencéfalo (sale dorsalmente).	Ojo: músculo oblicuo superior del globo ocular.	*Motor:* rotación del globo ocular.
V Trigémino	Lado del bulbo raquídeo.	Parte superior y lados de la cabeza, cara, mandíbulas y dientes.	*Sensitivo:* sensibilidad de la frente, cuero cabelludo, párpado superior, lados de la nariz y dientes. *Motor:* movimientos de la lengua y músculos masticatorios.
VI Motor ocular externo	Lado del bulbo raquídeo.	Ojo: músculo recto externo del globo ocular.	*Motor:* rotación del globo ocular.
VII Facial	Lado y parte inferior del bulbo raquídeo.	Lengua (2/3 anteriores), músculos de la cara, de la masticación y del cuello.	*Sensitivo:* gusto. *Motor:* expresión facial, masticación, movimientos del cuello.
VIII Auditivo (acústico)	Lado del bulbo raquídeo.	Oído interno: (1) Órgano de Corti en la cóclea. (2) Conductos semicirculares.	*Sensitivo:* (1) Auditivo. (2) Equilibrio.
IX Glosofaríngeo	Lado del bulbo raquídeo.	Lengua (1/3 posterior), membrana mucosa y músculos de la faringe.	*Sensitivo:* tacto y gusto. *Motor:* movimientos de la faringe.
X Vago (neumogástrico)	Lado y base del bulbo raquídeo.	Faringe, cuerdas vocales, pulmones, corazón, esófago, estómago e intestino.	*Sensitivo:* cuerdas vocales, pulmones. *Motor:* faringe, cuerdas vocales, pulmones, esófago, estómago, corazón; inhibe los latidos del corazón.
XI * Espinal accesorio	Base del bulbo raquídeo.	Músculos del paladar, laringe, cuerdas vocales y cuello.	*Motor:* músculos de la faringe, laringe y cuello.
XII * Hipogloso	Base del bulbo raquídeo.	Músculos de la lengua (y cuello).	*Motor:* movimientos de la lengua.

* Los números XI y XII faltan en los anfibios, peces y ciclóstomos.

del telencéfalo. Al principio tenían una función fundamentalmente olfativa (como en los ciclóstomos) y continúan teniéndola en los anfibios, pero se han diferenciado. Una franja lateral, el **paleopalio,** mantiene su función olfativa en los posteriores estadios evolutivos. La parte inferior contiene los **núcleos basales.** En los anfibios, los núcleos basales forman un centro de correlación que recibe los estímulos olfativos y envía mensajes al tronco encefálico. El centro recibe información sensorial del

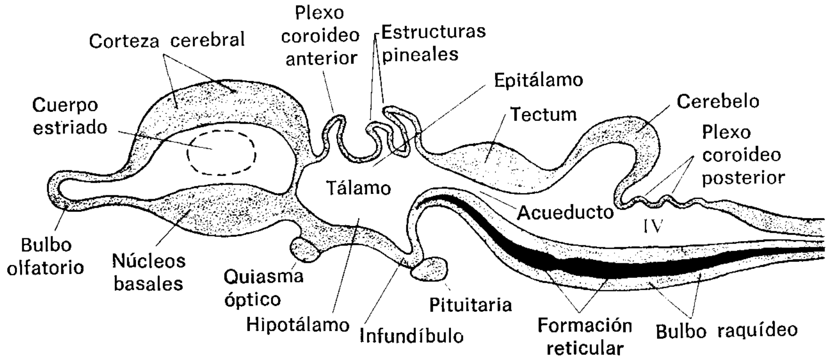


Fig. 9-5 Sección media del encéfalo maduro y primitivo de un vertebrado mostrando las estructuras básicas.

tálamo para su correlación con la información olfativa. En los mamíferos interviene en el control voluntario de los movimientos. El **cuerpo estriado** (fig. 9-5), al igual que el tectum, es una importante área de proyección sensitiva motora y un centro integrador y coordinador. Interviene en el control del comportamiento instintivo y está bien desarrollado en las aves y en los reptiles, que son animales con respuestas estereotipadas. En las aves compite con el tectum en cuanto a importancia y, en los reptiles, es un centro dominante.

El **diencéfalo** posee tres áreas talámicas. La primera, el **tálamo,** es un área integradora de la información sensorial. También es un centro transmisor y coordinador entre el cuerpo estriado, la corteza cerebral y las columnas motoras. Contiene una parte significativa de sistema reticular. La segunda, el **epitálamo,** situada por encima del anterior, contiene los núcleos habenulares, que reciben fibras del área olfativa y las transmiten a las áreas motoras del tronco encefálico. El aparato habenular recibe información de la pineal, que responde a la luz (pár. 8-13) e interviene en los ritmos circadianos y posiblemente en los ciclos reproductivos. La tercera, el hipotálamo, situada por debajo del tálamo, interviene en la regulación del ambiente interno. En contraste con las funciones motoras y sensoriales somáticas del tectum, es un área de correlación motora y sensorial visceral e integra las vías básicas del comportamiento que requieren la correlación de las funciones autónomas, endocrinas y somáticas. Posee centros para la termorregulación, control del balance hídrico y del sueño e interviene en el control neurosecretor de la pituitaria (pár. 8-12). Los conductos de fibras de las paredes del diencéfalo se comunican con las áreas talámicas.

Las mencionadas funciones del encéfalo se encuentran entre los vertebrados. Se considerarán ahora algunos desarrollos posteriores. Con el aumento de la complejidad del movimiento, tuvo lugar el agrandamiento del cerebelo. Su tamaño tiende a reflejar el grado de coordinación necesaria para la locomoción y el mantenimiento de la postura. No se inician en él los movimientos, a excepción de los ajustes de la postura, sino que más bien influye en las otras partes del encéfalo responsables de la actividad motora. El cerebelo y los **puentes** asociados (que contienen los principales conductos de fibras y parte de la formación reticular; fig. 9-7) se originan en el metencéfalo. El cerebelo recibe información de los órganos de la línea lateral en los peces y anfibios, de los conductos semicirculares (sistema vestibular) y de los propioceptores de las articulaciones, tendones y músculos. Envía sus mensajes al cerebro medio y desde allí a las áreas motoras. En los mamíferos, los principales conductos de fibras lo comunican con la **corteza cerebral,** pues estos animales ejercen un control cortical directo sobre las respuestas motoras; a su vez, los estímulos son enviados desde la corteza a través de los puentes hasta el cerebelo para ser procesados.

El logro más notable de la evolución del encéfalo ha sido la expansión del cerebro y de la corteza cerebral. Este gran aumento parece haber sido favorecido por la vida terrestre. Los ambientes terrestres presentaban nuevas oportunidades (y dificultades) para el desarrollo motor y sensorial, estableciendo de este modo un premio al reconocimiento sensorial. Posiblemente no sea una casualidad el que el lugar para la expansión cortical haya sido la parte olfativa del encéfalo. Es necesaria una compleja actividad sensorial, motora y de correla-

---

ción para iden
res (fig. 9-6).
Anteriormen
ferios cerebrale
da. Más tarde
núcleos basales
establecieron la
últimos y el tr
avanzados apar
palio, destinad
tro de integrac
Se hizo más gr
máximo desarr
cluido el hom
pales conducto
cefálico y entr
hemisferios a t
misferio contro
el hombre, do
ralmente. El a
al suelo de los
centración en
corteza, ésta s
hombre, aunqu
tiene unos 14
La información
tum del mesen
través del tála
tido fundamen
corteza se conv
ción para las f
los vertebrados
están esparcida
cortical tiene u
tora. No obsta
la corteza «car
soriales y mot
ambos lados d
maño de un á
refleja la magn
trol requerido.
de los dedos y
que las de las e
regiones senso
correspondiente
existe una estr
el aumento del
directas con la
espinal y el cer
Las extensas
recen ser en su
pero su funció
cuatro principa

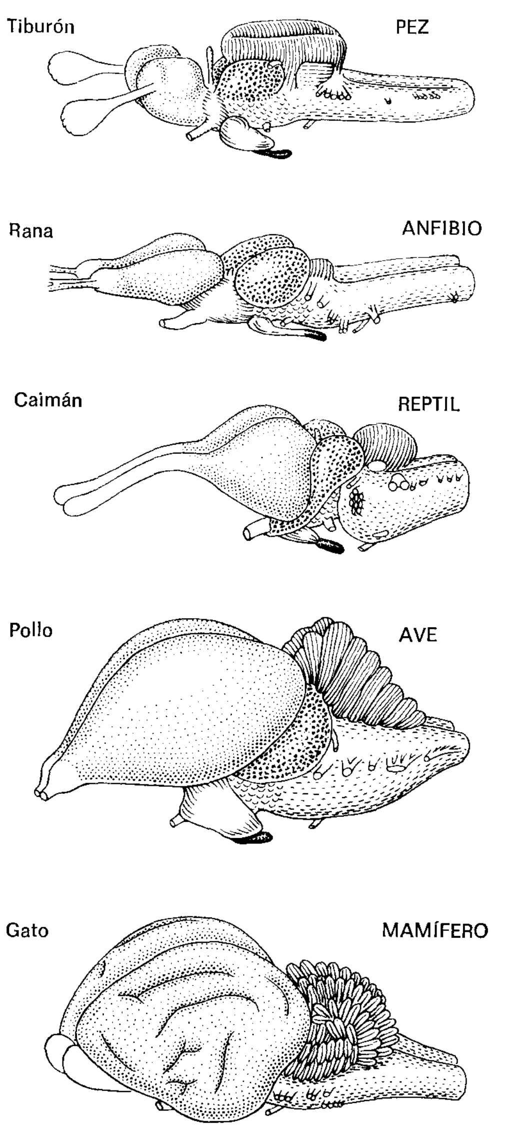


Fig. 9-6 El encéfalo de vertebrados representativos, que muestra el desarrollo progresivo, especialmente de los hemisferios cerebrales y del cerebelo. *Lóbulos olfatorios*, en blanco; *cerebro*, punteado fino; *lóbulos y conductos ópticos*, punteado grueso; *base del encéfalo medio*, líneas onduladas; *cerebelo*, líneas verticales; *bulbo raquídeo*, trazos horizontales; *cuerpo pituitario*, negro. Se indican las raíces de los nervios craneales.

ción para identificar y hallar la fuente de los olores (fig. 9-6).

Anteriormente la substancia gris de los hemisferios cerebrales era interna y no estaba diferenciada. Más tarde se desplazó hacia la superficie y los núcleos basales se desplazaron hacia el interior. Se establecieron las principales conexiones entre estos últimos y el tronco encefálico. En los reptiles más avanzados aparece una nueva área cerebral, el **neopalio,** destinado a convertirse en el principal centro de integración y correlación de los mamíferos. Se hizo más grande y más elaborado y alcanzó su máximo desarrollo en los primates superiores, incluido el hombre. Se han establecido los principales conductos de fibras entre él y el tronco encefálico y entre las áreas del neopalio de los dos hemisferios a través del cuerpo calloso. Cada hemisferio controla el lado opuesto del cuerpo, y en el hombre, domina el hemisferio izquierdo generalmente. El antiguo paleopalio queda restringido al suelo de los hemisferios. Para acomodar la concentración en aumento de substancia gris en la corteza, ésta sufrió extensos plegamientos; en el hombre, aunque sólo tiene 5 mm de espesor, contiene unos 14 mil millones de neuronas y sinapsis. La información sensorial, antes reunida en el tectum del mesencéfalo, va ahora hasta el neopalio a través del tálamo, y el mesencéfalo queda convertido fundamentalmente en un centro reflejo. La corteza se convierte en la principal área de proyección para las funciones motoras y sensoriales. En los vertebrados inferiores, las áreas de proyección están esparcidas y la mayor parte de la superficie cortical tiene una función directa sensorial o motora. No obstante, en el hombre, gran parte de la corteza «carece de atribuciones» y las áreas sensoriales y motoras están separadas y situadas a ambos lados de la fisura central (fig. 9-7). El tamaño de un área para una función determinada refleja la magnitud y el perfeccionamiento del control requerido. Así, las áreas sensoriales y motoras de los dedos y de los labios son grandes, mientras que las de las extremidades son más pequeñas. Las regiones sensoriales y motoras que presiden las correspondientes partes del cuerpo son opuestas y existe una estrecha comunicación entre ellas. Con el aumento del control cortical, se establecen vías directas con las columnas motoras de la medula espinal y el cerebelo.

Las extensas áreas «silenciosas» del cerebro parecen ser en su mayor parte **áreas de asociación,** pero su función no resulta clara. Se conocen las cuatro principales (fig. 9-7), que están en conexión con las regiones corticales. Proporcionan un perfeccionamiento del control sobre los sistemas autónomo y somático. Por lo visto, poseen el circuito que interviene en el reconocimiento de las sensaciones y acciones, la memoria, el discernimiento y la razón. La memoria perteneciente a la experiencia

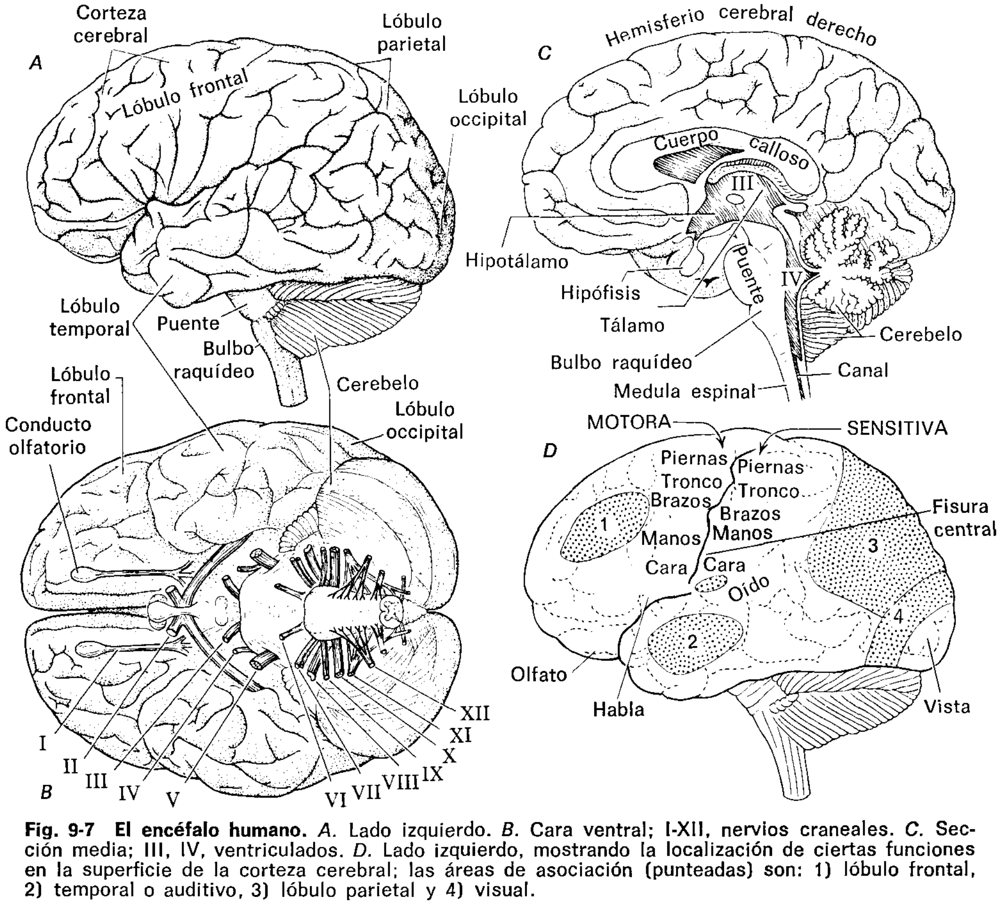

A
Corteza cerebral
Lóbulo frontal
Lóbulo parietal
Lóbulo occipital
Lóbulo temporal
Puente
Bulbo raquídeo
Cerebelo
C
Hemisferio cerebral derecho
Cuerpo calloso
III
Hipotálamo
Hipófisis
Tálamo
Puente
IV
Bulbo raquídeo
Medula espinal
Cerebelo
Canal
B
Lóbulo frontal
Conducto olfatorio
Lóbulo occipital
I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X
XI
XII
D
MOTORA
SENSITIVA
Piernas
Tronco
Brazos
Manos
Cara
Piernas
Tronco
Brazos
Manos
Cara
Oído
Fisura central
1
2
3
4
Olfato
Habla
Vista

Fig. 9-7 El encéfalo humano. *A.* Lado izquierdo. *B.* Cara ventral; I-XII, nervios craneales. *C.* Sección media; III, IV, ventriculados. *D.* Lado izquierdo, mostrando la localización de ciertas funciones en la superficie de la corteza cerebral; las áreas de asociación (punteadas) son: 1) lóbulo frontal, 2) temporal o auditivo, 3) lóbulo parietal y 4) visual.

sensitiva puede almacenarse en las áreas de asociación. Por ejemplo, el área receptiva para la vista proporciona el reconocimiento de los colores de una pintura, pero el área de asociación adyacente es necesaria para reconocer tal pintura como un paisaje. Su aumento de volumen en los animales está en consonancia con su mayor capacidad para aprender. Sin embargo no existe una correlación exacta entre el tamaño del encéfalo y la inteligencia (pár. 35-8). En todos estos atributos mentales influyen también otras partes del sistema nervioso central. La destrucción de áreas corticales que no sean centros motores, sensitivos o del lenguaje no siempre producen cambios evidentes en el comportamiento.

Las funciones primitivas del tronco encefálico han permanecido con pocos cambios en los vertebrados más avanzados. El papel del hipotálamo y el del sistema reticular están muy estereotipados. En general no somos conscientes de su funcionamiento. Una parte importante de nuestra vida emocional parece centrarse en el hipotálamo y en otras partes del **sistema límbico,** que es una serie de estructuras encefálicas interconectadas que incluyen el hipotálamo, el tálamo, la corteza del lóbulo frontal, el lóbulo temporal y sus vías de comunicación.

9-7 Medula espinal y nervios (fig. 9-8)

La medula espinal se extiende hacia atrás a partir de la medula oblonga y pasa entre los arcos neurales de las vértebras. La **substancia blanca,** externa, está formada por haces de fibras mielínicas que conectan las diferentes partes del encéfalo, los núcleos de los nervios espinales y las interneuronas. La **substancia gris,** interna, contiene interneuronas y los núcleos de las neuronas motoras. Los nervios espinales emergen de la medula, entre las

---

vértebras. Cada
sensorial o **dorsa**
del cuerpo *a* la r
un engrosamient
nerviosas. La **raí**
por fibras que tr
cedentes de la m
ces de cada nervi
mando un nervi
determinada del
Si se corta la r
impulsos sensoria
el encéfalo. La
res bloquea toda
de este nervio. L
o lesionadas por
por resultado per
lar.

9-8 Sistema ner

Los nervios somá
van principalmen
rigen la adaptaci
Por contraste, el
tituido por gangli
los lisos, glándul
interno del cuerp
rutinarias, como
tidos del corazón,

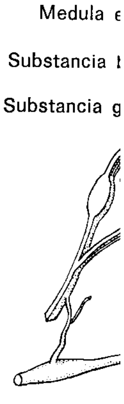
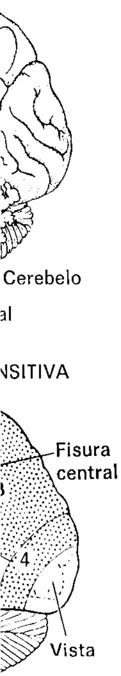

Medula e
Substancia
Substancia g

Fig. 9-8
relacione



es. C. Sec-
s funciones
ulo frontal,

de nuestra vida emo-
ipotálamo y en otras
e es una serie de es-
ctadas que incluyen
corteza del lóbulo
us vías de comunica-

s (fig. 9-8)

hacia atrás a partir
entre los arcos neu-
bstancia blanca, ex-
s de fibras mielínicas
rtes del encéfalo, los
ales y las interneuro-
na, contiene interneu-
euronas motoras. Los
la medula, entre las

---

vértebras. Cada nervio tiene dos raíces. La **raíz sensorial** o **dorsal** lleva los impulsos de las partes del cuerpo *a* la medula espinal, y en esta raíz hay un engrosamiento o **ganglio,** que contiene células nerviosas. La **raíz motora** o **ventral** está formada por fibras que transmiten impulsos directores *procedentes* de la medula a los tejidos. Las dos raíces de cada nervio se unen fuera de la medula formando un nervio que se dirige hacia una parte determinada del cuerpo o de las extremidades.

Si se corta la raíz dorsal de un nervio espinal los impulsos sensoriales no llegan hasta la medula y el encéfalo. La destrucción de las raíces anteriores bloquea toda regulación motora por las fibras de este nervio. Las raíces ventrales son destruidas o lesionadas por la parálisis infantil, lo que tiene por resultado perturbaciones de la función muscular.

9-8 Sistema nervioso autónomo (fig. 9-9)

Los nervios somáticos (craneales y espinales) inervan principalmente los músculos esqueléticos y rigen la adaptación de un animal a su ambiente. Por contraste, el **sistema nervioso autónomo,** constituido por ganglios y fibras que inervan los músculos lisos, glándulas y vísceras, regula el ambiente interno del cuerpo. De él dependen las funciones rutinarias, como el ritmo del metabolismo, los latidos del corazón, la actividad del tubo digestivo y el mantenimiento de la constancia (homeostasis) de los componentes de la sangre, la linfa y los líquidos de los tejidos. En las aves y en los mamíferos regula la temperatura del cuerpo aumentando el metabolismo y erizando las plumas o los pelos cuando hace frío o incrementando la pérdida de calor cuando el ambiente es cálido.

La porción toracolumbar, o **sistema simpático,** comprende dos cadenas longitudinales de ganglios conectados entre sí, situadas a lo largo de las vértebras y la aorta. Las fibras eferentes de la medula espinal entran en los ganglios simpáticos en forma de fibras preganglionares. Al salir como fibras posganglionares, se unen las de cada grupo para formar un **plexo,** y luego se distribuyen por los diferentes órganos; así, por ejemplo, los nervios del plexo celíaco se distribuyen por el estómago, el hígado, etc. Las fibras simpáticas aferentes pasan directamente de los órganos a las raíces dorsales de los nervios espinales y a la medula espinal. Otras fibras comunican con los músculos erectores de los pelos, las glándulas sudoríparas y los pequeños vasos sanguíneos. La porción craneosacra o **sistema parasimpático** del sistema nervioso autónomo comprende fibras de ciertos nervios craneales, que van al iris del ojo (III), a las glándulas y membranas mucosas de la boca (V, II), y al corazón, pulmones, estómago e intestino delgado superior (X o vago); y otras fibras de los nervios sacros inervan órganos del abdomen inferior.

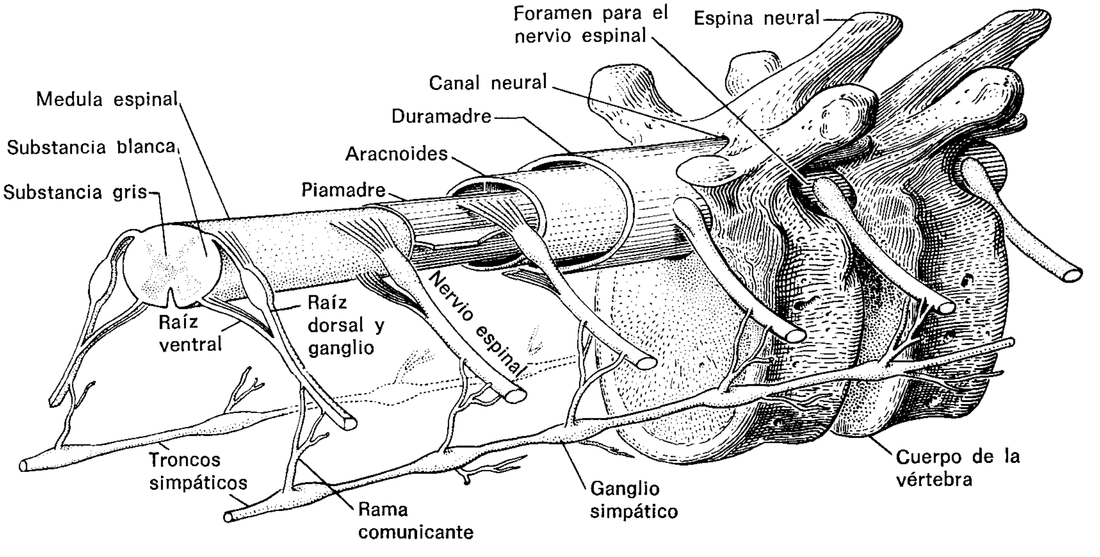


Fig. 9-8 La medula espinal del hombre, nervios espinales y sistema nervioso simpático, con sus relaciones con las vértebras y las membranas (meninges) que la rodean.

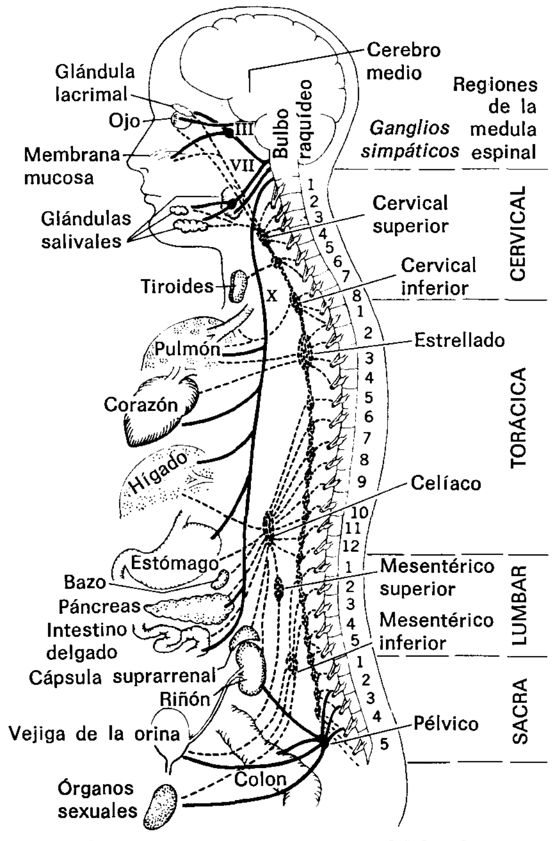

Glándula
lacrimal
Ojo
Membrana
mucosa
Glándulas
salivales
Tiroides
Pulmón
Corazón
Hígado
Estómago
Bazo
Páncreas
Intestino delgado
Cápsula suprarrenal
Riñón
Vejiga de la orina
Órganos sexuales
Colon
III
VII
X
Bulbo raquídeo
Cerebro medio
Regiones de la medula espinal
Ganglios simpáticos
Cervical superior
Cervical inferior
Estrellado
Celíaco
Mesentérico superior
Mesentérico inferior
Pélvico
CERVICAL
TORÁCICA
LUMBAR
SACRA
1
2
3
4
5
6
7
8
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
1
2
3
4
5
1
2
3
4
5

Fig. 9-9 El sistema nervioso autónomo del hombre y sus relaciones con el sistema nervioso central y con los órganos internos; esquemático y simplificado. El *tronco simpático y los principales ganglios* (celíaco, etc.), punteado grueso; los *nervios simpáticos,* línea de trazos; los *nervios parasimpáticos,* líneas continuas gruesas; los *nervios craneales,* III, VII, (IX), X; los *nervios espinales* están numerados en cada región de la medula.

La mayor parte de los órganos viscerales y algunos otros están inervados por ambos sistemas, que son antagónicos hasta cierto punto. El parasimpático determina la secreción de saliva y jugos digestivos, aumenta la motilidad del intestino, contrae los bronquíolos de los pulmones, hace más lentos los latidos del corazón, y contrae la pupila y acomoda el ojo para la visión próxima. En cambio, el sistema simpático aumenta los latidos del corazón, disminuye la actividad gastrointestinal, dilata los bronquíolos, etc. Al aumentar la secreción de epinefrina de las glándulas suprarrenales (pár. 8-10) moviliza los recursos del cuerpo en caso de peligro: temor, huida, lucha o lesión. La epinefrina constriñe los vasos sanguíneos de la piel y de las vísceras, dilata los del corazón y los de los músculos estriados, determina el paso a la sangre de glucosa del hígado para el metabolismo muscular y acelera la coagulación de la sangre.

9-9 Vías sensitivas

Cuando un impulso llega a la medula espinal, sigue vías sensitivas, específicas hacia los centros superiores. Éstas difieren para las distintas clases de estímulos. Las lesiones en la medula espinal tienen por consecuencia la pérdida de la sensibilidad en el lado afectado para el tacto y la presión, pero en el lado opuesto para el dolor y la temperatura. En el primer caso, las neuronas aferentes de los órganos de los sentidos del tacto y de la presión entran en la medula espinal e inmediatamente se dirigen hacia arriba, por el mismo lado, hacia el bulbo raquídeo. Allí el impulso se transmite a través de una sinapsis y activa una neurona secundaria, cuyos axones cruzan la medula y se dirigen hacia arriba para terminar en el tálamo. Desde aquí el impulso se transmite hacia la corteza cerebral para su análisis e integración.

Los estímulos de dolor y temperatura entran en la medula espinal por las raíces dorsales y van a las neuronas aferentes que terminan en el cuerno dorsal de la substancia gris. Pasando por una sinapsis, los impulsos entran en una interneurona que cruza la medula espinal al mismo nivel y luego se dirige hacia arriba por el lado opuesto de aquel en que está situado el receptor originario, y asciende por la medula directamente hacia el tálamo. De allí el impulso se dirige a la corteza cerebral. En ambos casos existe un cruce entre los receptores sensitivos y la corteza cerebral, pero a distinto nivel. Así, la lesión en un lado de la corteza cerebral, como, por ejemplo, en los casos de hemorragia cerebral, tiene por consecuencia una pérdida de sensación en el lado opuesto del cuerpo.

9-10 Tipos de respuesta

Todos los modelos de respuesta son resultado de la interacción de la herencia y del ambiente. Algunas respuestas son en gran parte heredadas, y otras son en gran parte aprendidas, pero todas contienen elementos genéticos y no genéticos. Ciertas respuestas de los animales pueden clasificarse sin dificultad pero otras no, debido a que se diferencian unas de otras en grado y no cualitativamente. En los animales inferiores muchas de ellas son invaria-

---

bles y tienen un
tras que en los
tas variables. La
tas fijas, pero, no
dizaje. El compo
riable, pero tiene
tantes e involun
El tipo de resp
la cual un anim
se aparta de él,
monta una corri
de su cuerpo es
agua corriente,
tiva (gr. *rheos,*
verticalmente en
que presenta **geo**
mariposas noctu
fotopositivas, o
tiva (gr. *photos,*
que corren a esc
la noche son **fot**
considera que e
dependen de ref
La respuesta n
tico, en el que i
eferente y una s
sión muscular s
en el hombre. Si

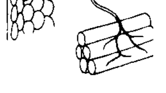

Raíz sensitiv
o dors
Ganglio
Nervio
espinal

Fig. 9-1
brado p
aferent
como e
nervios
neurona
transve

el paso a la sangre
metabolismo muscu-
la sangre.

medula espinal, si-
nacia los centros su-
s distintas clases de
edula espinal tienen
e la sensibilidad en
y la presión, pero
or y la temperatura.
nas aferentes de los
icto y de la presión
inmediatamente se
nismo lado, hacia el
o se transmite a tra-
una neurona secun-
medula y se dirigen
n el tálamo. Desde
hacia la corteza ce-
ración.
mperatura entran en
ces dorsales y van a
rminan en el cuerno
Pasando por una si-
en una interneurona
l mismo nivel y luego
ado opuesto de aquel
r originario, y ascien-
nte hacia el tálamo.
a la corteza cerebral.
ruce entre los recep-
cerebral, pero a dis-
un lado de la corteza
en los casos de hemo-
secuencia una pérdida
sto del cuerpo.

esta son resultado de
y del ambiente. Algu-
irte heredadas, y otras
, pero todas contienen
éticos. Ciertas respues-
clasificarse sin dificul-
ue se diferencian unas
alitativamente. En los
de ellas son invaria-

---

bles y tienen un fuerte componente genético, mientras que en los superiores predominan las respuestas variables. La ameba presenta muchas respuestas fijas, pero, no obstante, es capaz de cierto aprendizaje. El comportamiento del hombre es muy variable, pero tiene también muchas respuestas constantes e involuntarias.

El tipo de respuesta esencialmente invariable, por la cual un animal se orienta hacia un estímulo o se aparta de él, se denomina **taxis.** Un pez que remonta una corriente de manera que los dos lados de su cuerpo estén igualmente estimulados por el agua corriente, se dice que presenta **reotaxis positiva** (gr. *rheos,* corriente), y un insecto que trepa verticalmente en oposición a la gravedad se dice que presenta **geotaxis negativa** (gr. *geos,* tierra). Las mariposas nocturnas que vuelan hacia la luz son **fotopositivas,** o sea, que presentan fototaxis positiva (gr. *photos,* luz), mientras que las cucarachas que corren a esconderse cuando se las ilumina por la noche son **fotonegativas** (fototaxis negativa). Se considera que estas distintas clases de respuestas dependen de reflejos.

La respuesta más simple es el **reflejo monosináptico,** en el que intervienen una neurona aferente y eferente y una sola sinapsis. Los reflejos de extensión muscular son los únicos reflejos de este tipo en el hombre. Si se golpea el tendón de la rodilla, cuando se mantiene la pierna flexionada y suspendida libremente, ésta se levanta hacia adelante. Esta elevación de la pierna es una respuesta automática a un estímulo, no aprendida e involuntaria. El **arco reflejo** (fig. 9-10*A*) 1) comprende un receptor excitado por el estímulo, y 2) induce un impulso nervioso en la dendrita de una neurona sensitiva (aderente) que pasa a través del cuerpo de una célula nerviosa (en el ganglio de la raíz dorsal) y por el axón sensitivo hacia la substancia gris de la medula espinal. Allí el impulso 3) cruza una sinapsis, pasa 4) a un segundo conductor, la neurona eferente (motora), y sale por su axón en la raíz ventral, para 5) terminar en un órgano efector; si este último es un músculo, la excitación determina su contracción. Todos los demás reflejos humanos son **polisinápticos** y tienen una o más interneuronas entre las vías sensoriales y motoras. Otros reflejos simples son el cerrar los párpados cuando se arroja un objeto a los ojos y la secreción inmediata de lágrimas cuando entra un granito de polvo en el ojo. Los reflejos pueden determinar una sensación consciente o no.

Son pocos, si es que existe alguno, los reflejos de los vertebrados que son realmente simples. Los **reflejos asociados** se combinan para producir un efecto armónico, como los movimientos musculares de una persona al andar o de una lombriz de

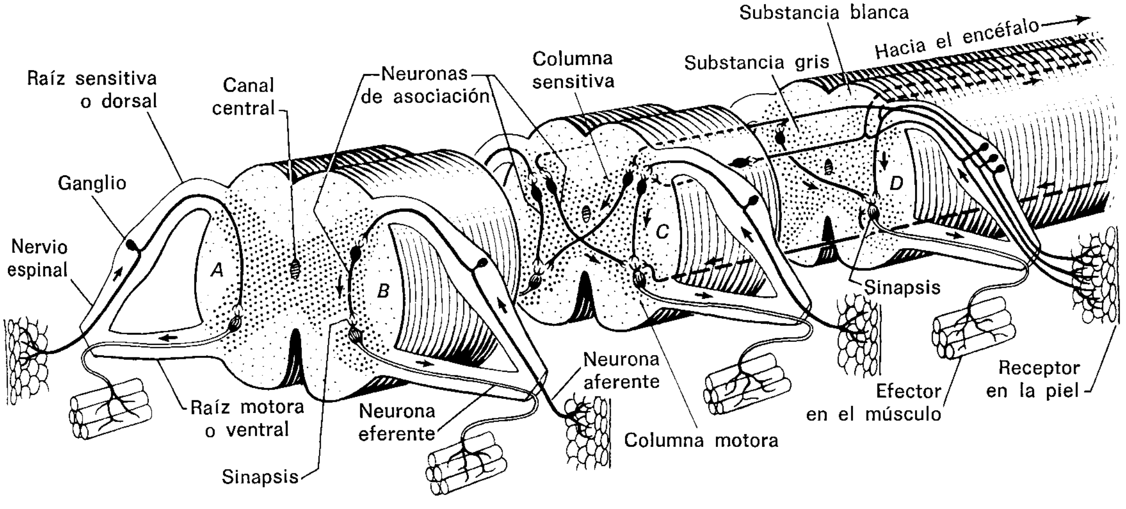


Fig. 9-10 Estereograma simplificado de la medula espinal y de los nervios espinales de un vertebrado para ilustrar las relaciones de las neuronas que intervienen en un arco reflejo. Las *neuronas aferentes,* en negro; las *eferentes,* vacías; *neuronas de asociación,* líneas de trazos; *receptores,* como en la piel; *efectores,* como en los músculos. Las flechas indican la dirección de la corriente nerviosa. Cada nervio contiene muchas fibras. *A.* Arco reflejo simple. *B.* Arco reflejo con una neurona de asociación. *C.* Arco reflejo con conexiones laterales. *D.* Arco reflejo con conexiones transversales y otras desde y hacia el encéfalo.

tierra y de una oruga al arrastrarse. Estas acciones pueden modificarse o inhibirse mediante interneuronas que se extienden a otras regiones del cordón nervioso o del encéfalo (fig. 9-10*D*). Los **reflejos en cadena** actúan en una secuencia; la respuesta de uno es el estímulo del siguiente. La rana reacciona a la vista de un insecto que se mueve abriendo la boca y proyectado la lengua hacia adelante y retrayéndola en seguida; la llegada a la boca de la presa capturada estimula a los receptores, determinando el cierre de la misma y la iniciación, en la faringe y en el esófago, de los reflejos de la deglución.

Mediante el aprendizaje puede lograrse que un reflejo se produzca como respuesta a un estímulo distinto del que normalmente lo determina. En un perro la vista de alimento induce la secreción salival por reflejo, mientras que el sonido de una campana no lo determina. El fisiólogo ruso Paulov hacía sonar una campana al dar alimento a un perro. Después de repetirlo varias veces, bastaba el sonido de la campana, sin ofrecerle alimento, para inducir la secreción salival en el animal. Esto lo denominó Pavlov **reflejo condicionado.** Muchos actos humanos son reflejos condicionados, a menudo complejos. La repetición de un determinado acto llega a convertirse en **hábito** cuando se produce una variación más o menos estable en el tipo de respuesta a un estímulo. Muchas de las actividades rutinarias de los seres humanos se convierten en hábitos, pues son determinadas por estímulos particulares sin la intervención de la regulación consciente. El vestirse, por ejemplo, se aprende primero como un acto consciente, pero se va convirtiendo en un hábito. Con el tiempo se convierte en una serie de reflejos condicionados en cadena, principalmente automáticos, pero no invariables; es posible, distraídamente, coger o ponerse un vestido o un zapato equivocadamente.

Un **instinto** es una forma de comportamiento compleja y no aprendida que comprende grupos de reflejos en cadena. Comparado con un reflejo es más elaborado, pero más adaptable. La mayor parte de los instintos sirven para la conservación del individuo o de la especie. En muchas clases de animales, la elección y medios de emplear el alimento son actos instintivos durante toda la vida, mientras que los instintos de la reproducción sólo se manifiestan en los individuos sexualmente maduros. En los animales que viven más de un año, los instintos reproductores sólo son activos durante la estación reproductora. Las migraciones de las aves y los peces y la manera de construir los nidos y cuidar a la prole, en los insectos y en los vertebrados, están regidos enteramente o en gran parte por el instinto. Las avispas constructoras de nidos de barro constituyen un ejemplo de un complejo ciclo de instintos. Sin ninguna experiencia o aprendizaje previo, cada hembra construye un tubo de barro; antes de cerrarlo captura arañas y las paraliza con su picadura, pone un huevo sobre ellas y las encierra dentro del tubo. Las larvas de la avispa salen del huevo y se alimentan de la presa viva y, cuando llegan a la madurez, las jóvenes avispas, abren el tubo para salir. La madre nunca ve a su descendencia, pero su comportamiento instintivo, y posteriormente el de la nueva generación, sirve para conservar la especie. En los insectos sociables, como las abejas productoras de miel (pár. 25-15), cada casta tiene sus instintos particulares que sirven para cooperar el bienestar de la colonia.

Una araña de vida corta no tiene tiempo de aprender a tejer una red a base de hacer pruebas. Este acto instintivo sin duda alguna ha evolucionado durante un largo período mediante selección natural. Los vertebrados superiores tienen más tiempo para aprender modelos de comportamiento de sus padres. Los mamíferos, en particular, tienen un contacto más o menos prolongado con su madre durante la lactancia. Algunos tipos de aprendizaje que se han estudiado experimentalmente son: 1) condicionamiento clásico, como en el experimento de Pavlov de la salivación en el perro; 2) aprendizaje instrumental, en el que una rata u otro animal, mediante intentos repetidos, aprende a manipular dispositivos mecánicos para obtener alimento; 3) aprendizaje perceptivo, en el que el animal supera el estadio de prueba y error y llega a la respuesta correcta mediante un análisis del problema. Una tortuga, por ejemplo, se queda detenida ante una barrera, mientras que un perro observa la barrera y luego la rodea.

La **impresión** o **grabación** es un tipo especial de aprendizaje en el que intervienen factores internos y externos. Un animal es más fácilmente impresionado en una fase particular de su desarrollo por estímulos con propiedades definidas. No serviría un estímulo cualquiera. Un patito, por ejemplo, sigue al primer objeto móvil que ve, poco después de salir del huevo. Normalmente es su madre, pero también se han dado casos de hacerlo con otros animales o incluso con objetos inanimados. Las impresiones acústicas pueden darse también en las aves, en algunas incluso antes de salir del huevo. Las migraciones del salmón puede que dependan de impresiones recibidas en el primer período de ctos y en los verte- nte o en gran parte nstructoras de nidos olo de un complejo experiencia o apren- nstruye un tubo de a arañas y las para- huevo sobre ellas y as larvas de la avis- tan de la presa viva las jóvenes avispas, adre nunca ve a su tamiento instintivo, va generación, sirve os insectos sociables, e miel (pár. 25-15), particulares que sir- de la colonia.

no tiene tiempo de e de hacer pruebas. alguna ha evolucio- mediante selección eriores tienen más de comportamiento en particular, tienen longado con su ma- nos tipos de apren- experimentalmente ico, como en el ex- vación en el perro; el que una rata u repetidos, aprende inicos para obtener ptivo, en el que el ueba y error y llega nte un análisis del emplo, se queda de- ntras que un perro odea.

un tipo especial de ien factores internos fácilmente impresio- e su desarrollo por finidas. No serviría patito, por ejemplo, ue ve, poco después nte es su madre, pe- de hacerlo con otros os inanimados. Las larse también en las de salir del huevo. uede que dependan primer período de

su vida y, gracias a ello, son capaces de reconocer las características químicas únicas de la corriente en que nacieron. La **inteligencia,** o capacidad de aprender, está mejor desarrollada en los vertebrados superiores y en el hombre, cuyo encéfalo posee un mayor número de vías sensitivas, de organización más compleja, y un mayor número de interneuronas situadas en la corteza cerebral. Todas las neuronas que estarán presentes posteriormente se desarrollan pronto en la vida de un individuo, pero en el curso de la vida se establecen nuevas asociaciones y nuevas vías sensitivas, de acuerdo con las clases de estímulos recibidos, y con su intensidad, y según los modelos de comportamiento desarrollados.

Órganos de los sentidos

Incluso en los primeros estadios evolutivos, los mecanismos sensitivos deben de haber respondido, en diversos grados, a las formas de energía básicas química, mecánica y electromagnética de la tierra y que existen en todo el universo. Con este fin existen a menudo en los organismos pluricelulares estructuras sensoriales especiales u **órganos de los sentidos** (fig. 9-11). Tienen una disposición adecuada para entrar en contacto con el ambiente; en los animales sésiles tienden a encontrarse en la superficie y en la periferia del cuerpo, pero en los animales de simetría bilateral son más numerosos en la parte anterior. Los órganos de los sentidos pueden agruparse según las formas de energía a las que responden: 1) los **quimiorreceptores** son sensibles a cambios en el ambiente químico e incluyen los sentidos del gusto y del olfato; 2) los **mecanorreceptores** responden a estímulos mecánicos, que implican la dilatación o comprensión de una membrana receptora, e incluyen los sentidos del tacto, el dolor, la propriocepción (sentido del músculo y las articulaciones) el equilibrio, el sentido de la línea lateral de los peces y anfibios (pár. 30-12) y el oído; 3) los **fotorreceptores** son sensibles a las ondas lumínicas (un estrecho segmento del espectro electromagnético); 4) los **termorreceptores** responden a la temperatura; y 5) los **electrorreceptores** de algunos peces (pár. 30-15) responden a las señales eléctricas. Los receptores convierten la información sensorial específica en potenciales de acción.

En general, cuando los animales han ocupado ambientes más complejos, sus órganos de los sentidos externos se han hecho más elaborados. Con la adopción de la vida terrestre, las oportunidades para «sentir» de lejos aumentaron, y la vista, el olfato y el oído alcanzaron altos niveles de perfec-

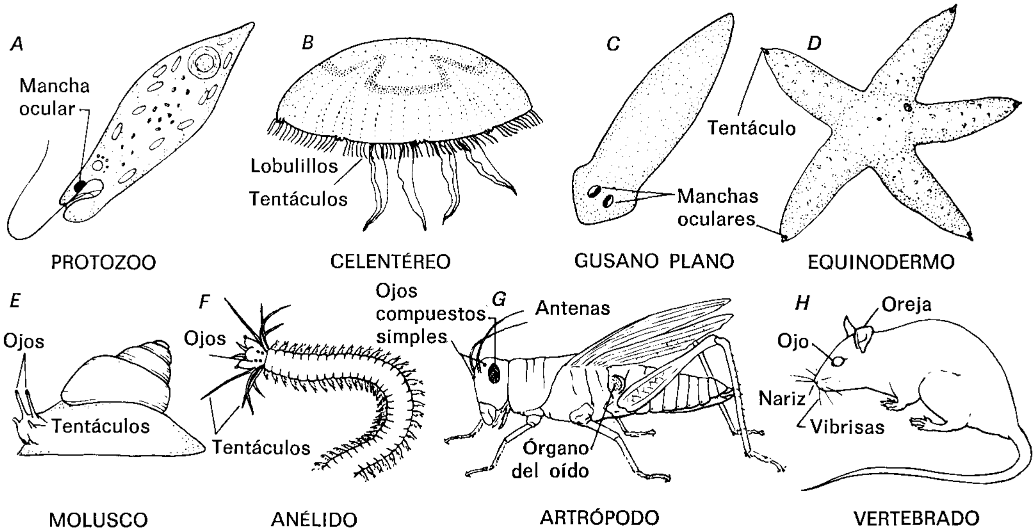


Fig. 9-11 Dispositivos sensitivos u órganos de los sentidos en varios tipos de animales. *A.* Protozoo *(Euglena)*, «mancha ocular». *B.* Cnidario (medusa), lobulillos y tentáculos. *C.* Gusano plano *(Dugesia)*, manchas oculares. *D.* Equinodermo (estrella de mar), tentáculo y mancha ocular en el extremo de cada brazo. *E.* Molusco (caracol terrestre), ojos y tentáculos en la cabeza. *F.* Anélido (gusano de tierra), ojos y tentáculos en la cabeza. *G.* Artrópodo (saltamontes), ojos compuestos y simples y antenas en la cabeza; órgano del oído en el tórax. *H.* Vertebrado (mamífero), ojos, orejas y nariz, y también pelos sensitivos (vibrisas) en el extremo de la cabeza.

cionamiento. No obstante, los sentidos no se desarrollaron del mismo modo en las especies. En comparación con el hombre, el perro tiene un sentido del olfato más delicado, el gato oye sonidos más elevados, el águila tiene la vista más aguda y la abeja ve más allá del violeta, pero menos en la región del rojo.

En el hombre los sentidos especiales son el **gusto** para percibir ciertas substancias en disolución; el **olfato** para percibir las substancias químicas y volátiles del aire; el **tacto,** que incluye el contacto, la presión el calor y el frío; el **oído** para percibir las vibraciones en el agua, en el aire y en los sólidos; y la **vista** para percibir las ondas lumínicas.

Quimiorrecepción

Todas las células responden a los cambios químicos de su ambiente externo e interno. Los organismos unicelulares presentan respuestas quimiotácticas a las concentraciones de substancias químicas en su entorno, desplazándose hacia el alimento o alejándose de las substancias tóxicas. Las células de los organismos pluricelulares responden a los niveles de CO_2 y O, a las hormonas, etc. de los líquidos del cuerpo. Tempranamente, en la evolución de la vida pluricelular, las substancias químicas integraron las actividades de las células y continúan haciéndolo en los animales más avanzados en las propiedades neurosecretoras de los nervios y en la acción de las glándulas endocrinas. Los receptores para la información del sentido químico en el ambiente externo (gustos, olores, substancias irritantes) también tienen una larga historia evolutiva. Existe una sensibilidad química general a las substancias irritantes en todo el cuerpo en los peces y anfibios y en otros animales acuáticos y en la boca y en los conductos nasales del hombre.

9-11 El gusto y el olfato

El gusto es la percepción de las substancias disueltas mediante los **botones gustativos** (yemas gustativas). Estos contienen grupos de delgadas células epiteliales modificadas con finas microvellosidades semejantes a pelos. Los «pelos» están agrupados en el interior de un pequeño poro externo (figura 9-12). Suelen estar dentro o cerca de la boca, pero se hallan en toda la superficie del cuerpo en la carpa, y en los tarsos de algunos insectos. Los botones gustativos humanos distinguen el sabor dulce, salado, ácido y amargo (alcaloideo), y difieren en sensibilidad en cuanto a las concentraciones de las substancias que pueden identificar. Una célula receptora determinada de un botón gustativo puede estar inervada por más de un neurona sensorial. Ya que las neuronas que intervienen en el gusto tienen tasas diferentes de activación en la respuesta a las diferentes substancias, la respuesta de un botón gustativo parece depender de la actividad relativa de las neuronas que lo inervan. Pare-

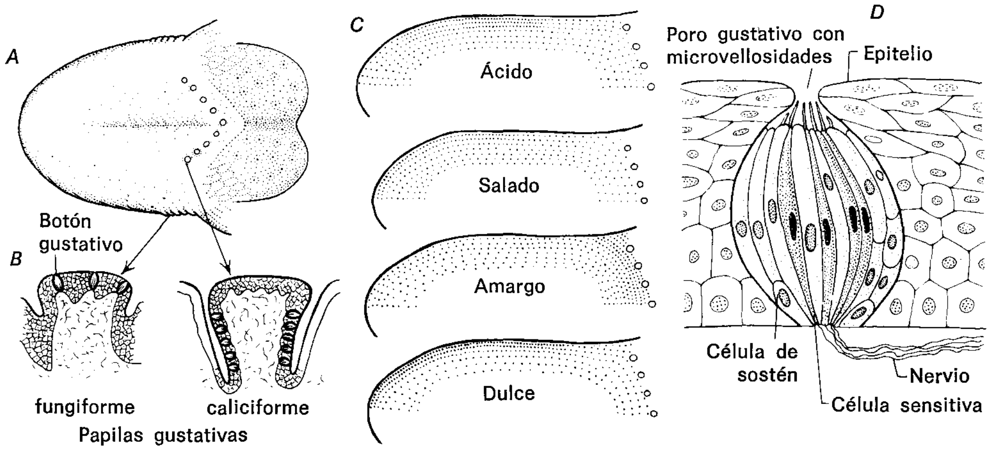


Fig. 9-12 El mecanismo del gusto en el hombre. *A.* Superficie dorsal de la lengua. *B.* Dos tipos de papilas gustativas en sección y aumentadas. *C.* Distribución de la sensibilidad gustativa para los cuatro sabores en la lengua. *D.* Sección de un botón gustativo; aumentada y esquemática. *(Parcialmente según Parker, Smell, taste and allied senses in the vertebrates, J. B. Lippincott Co.)*

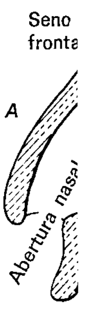


Fig. 9-1
el epite
cavidad
Smell,

ce ser que otros
gustan las mism
umbrales compa
los peces y otr
como los botones
tas en el agua.

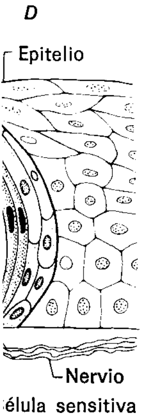
Además de su
tativos pueden c
del ambiente int
cen alimentos o
metidas a defici
endocrinas, esco
cias que necesit

El **olfato** —«g
hombre de neur
en la membrana
fosas nasales (fig
molinadas hacen
tamente a estos
más sensible qu
detectar gran ca
tor de la neuro
una forma algo
posee hasta 20
cilios, bañados
epitelio nasal;
céfalo. Debido
de la corriente
nariz, el olfateo

Los potenciale
rados por moléc
figuración y pol
te acoplarse a
mentos olfatorio
del aceite de m
0,024 mg por li

ación del sentido quí-
(gustos, olores, subs-
nen una larga histo-
sibilidad química ge-
tes en todo el cuerpo
otros animales acuáti-
onductos nasales del

las substancias disuel-
stativos (yemas gusta-
s de delgadas células
nas microvellosidades
los» están agrupados
o poro externo (figu-
o cerca de la boca,
perficie del cuerpo en
algunos insectos. Los
distinguen el sabor
o (alcaloideo), y difie-
to a las concentracio-
ueden identificar. Una
de un botón gustativo
ás de un neurona sen-
que intervienen en el
de activación en la res-
ncias, la respuesta de
depender de la activi-
que lo inervan. Pare-



Dos tipos de
ativa para los
mática. *(Par-
ppincott Co.)*

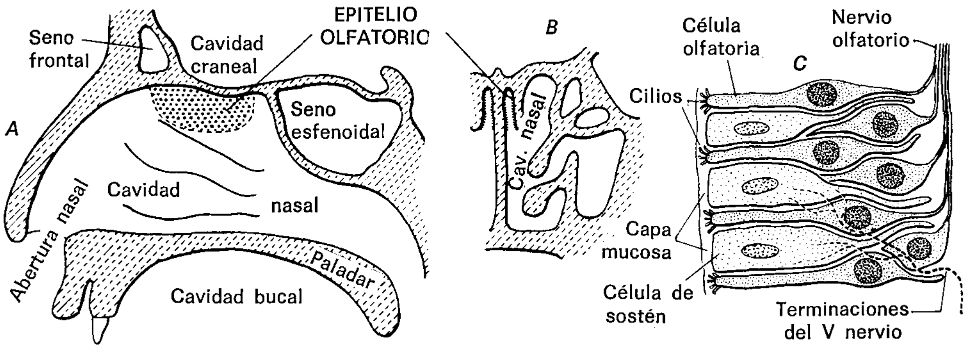


Fig. 9-13 El mecanismo del olfato en el hombre; esquemático. *A.* Sección de la cabeza mostrando el epitelio olfatorio en la pared lateral de la cavidad nasal derecha. *B.* Sección transversal de la cavidad nasal. *C.* Sección microscópica aumentada del epitelio olfatorio. *(Adaptado de Parker, Smell, taste and allied senses in the vertebrates, J. B. Lippincott Co.)*

ce ser que otros animales y muchos invertebrados gustan las mismas substancias que el hombre con umbrales comparables. Los órganos olfatorios de los peces y otros animales acuáticos responden, como los botones gustivos, a las substancias disueltas en el agua.

Además de su función normal, los botones gustativos pueden contribuir a mantener la constancia del ambiente interno del cuerpo. Cuando se ofrecen alimentos o disoluciones a escoger a ratas sometidas a deficiencias experimentales, nutritivas o endocrinas, escogen las que contienen las substancias que necesitan.

El **olfato** —«gusto a distancia»— depende en el hombre de neuronas con extremos libres, situadas en la membrana mucosa de la parte superior de las fosas nasales (fig. 9-13). Las corrientes de aire arremolinadas hacen llegar substancias volátiles directamente a estos extremos celulares, que son mucho más sensible que los botones gustativos. Se pueden detectar gran cantidad de olores (miles). El receptor de la neurona olfatoria está engrosada, tiene una forma algo parecida a la de un bastoncillo y posee hasta 20 filamentos móviles semejantes a cilios, bañados por un moco en la superficie del epitelio nasal; su axón pasa directamente al encéfalo. Debido a que el epitelio olfatorio está lejos de la corriente de aire principal que atraviesa la nariz, el olfateo ayuda a detectar los olores.

Los potenciales de acción parece que son disparados por moléculas olorosas que tienen una configuración y polaridad determinada que les permite acoplarse a los lugares receptores de los filamentos olfatorios. El hombre puede percibir el olor del aceite de menta que se halle en cantidades de 0,024 mg por litro de aire, y el almizcle artificial en una proporción de 0,0004 mg por litro. Gran parte de nuestro «gusto» por un alimento depende del olfato, como lo indica el que cuando las membranas nasales están congestionadas por un resfriado todos los alimentos tienen un gusto muy parecido. El sentido del olfato es mucho más delicado en los mamíferos salvajes y en los insectos, y les sirve para buscar alimento, para identificar al otro sexo y algunas veces para evitar a los enemigos. En algunas mariposas nocturnas el olor de una hembra puede atraer a un macho desde más de kilómetro y medio de distancia.

Mecanorrecepción

Todas las células reaccionan ante la deformación mecánica de sus superficies. Los mecanorreceptores más simples son terminaciones nerviosas libres y amielínicas. Sin embargo, en general, la terminación está unida a estructuras semejantes a pelos o a membranas de distensión que se excitan y amplifican el estímulo. Las células «ciliadas» se encuentran en los estatocistos de los crustáceos, en el sistema de la línea lateral de los peces (pár. 30-12) y de los anfibios y en los órganos auditivos y del equilibrio de los vertebrados. Los «pelos» hacen que las células respondan más a las fuerzas mecánicas: movimientos de líquidos, gravedad, cambios en la tasa del movimiento y vibraciones. La deformación provoca un aumento de la permeabilidad de la membrana ante ciertos iones que despolarizan la célula.

Las células «ciliadas» de los vertebrados tienen una estructura notablemente uniforme. Generalmente de 20 a 50 «pelos» sobresalen de la superficie celular. Uno de ellos, el **cinocilio,** tiene una construcción semejante a la de un cilio típico, con un par central de fibras rodeado por nueve filamentos dobles (fig. 3-18). Se halla en un lado del agrupamiento piloso. La despolarización tiene lugar cuando los pelos se desvían hacia el cinetocilio. La excitación de la célula ciliada se transmite luego químicamente a una neurona asociada.

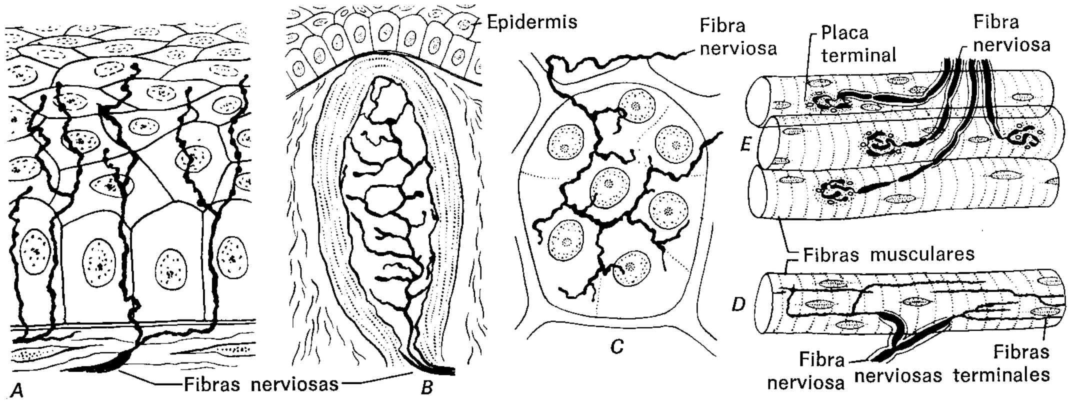
9-12 El tacto

Los receptores táctiles son comunes en los tentáculos de los cnidarios y de los anélidos y en las antenas de los artrópodos; estos últimos suelen tener normalmente quetas táctiles en el cuerpo (figura 25-4*D*). En los vertebrados, los receptores táctiles están repartidos por la mayor parte del cuerpo. Su variación morfológica es grande. Algunos son **terminaciones nerviosas libres,** pero la mayoría son bulbos especiales o **corpúsculos** que contienen las terminaciones nerviosas sensoriales (figura 9-14), o las terminaciones están muy ramificadas y estrechamente asociadas a pelos. El movimiento del pelo activa un potencial de acción. En el hombre, los receptores táctiles son más sensibles y tienen una mayor densidad en la cara, en los labios y en las superficies palmares de los dedos. En la punta de los dedos se percibe una presión de sólo 3 g/mm² y se perciben sensaciones distintas en dos puntos separados de 2 a 3 mm, mientras que en la espalda los mínimos son unos 50 g/mm² y entre 60 y 70 mm.

Los **corpúsculos de Meissner** (fig. 9-14), receptores del sentido táctil fino, se encuentran cerca de la superficie de la piel. Más profundamente se encuentran los **corpúsculos de Pacini,** asociados con los tendones, las articulaciones, los músculos y los mesenterios viscerales. Las terminaciones nerviosas amielínicas de Pacini están incluidas en capas de tejido conjuntivo semejantes a una cebolla que se deforman ante la presión. Los receptores del dolor son terminaciones nerviosas libres que se excitan ante una lesión o un estímulo intenso. Parece que la lesión libera un enzima proteolítico que descompone las globulinas del plasma para formar ciertos polipéptidos que excitan a las terminaciones receptoras del dolor.

9-13 Proprioceptores

Existen varios «órganos de los sentidos» en los músculos, tendones, tejidos conjuntivos y esqueléticos que no producen sensaciones bien definidas, pero que ayudan a coordinar la posición de las extremidades y tienen a su cargo las llamadas «sensaciones cinestésicas». (Los corpúsculos de Pacini se encuentran entre ellos.) Estos son los **proprioceptores.** El simple acto de tocar una determinada parte del cuerpo cuando se cierran los ojos se aprende con la práctica y en ello interviene la memoria inconsciente de las tensiones exactas y de los desplazamientos de los músculos necesarios para colocar el dedo en el lugar apropiado. El mismo mecanismo interviene en actos más complicados que, una vez aprendidos, se verifican inconscientemente como, por ejemplo, tocar el piano, pasear,



9-14 Receptores y efectores, los órganos terminales relacionados con los nervios sensitivos y motores. *A.* Terminaciones nerviosas libres en la córnea del ojo. *B.* Corpúsculo de Meissner (sensitivo) debajo de la epidermis del hombre. *C.* Terminaciones nerviosas en una célula glandular del páncreas. *D.* Fibras motoras en los músculos de la rana. *E.* Placas motoras en las fibras musculares del conejo. *(Adaptado de Cajal, Histología, The Williams & Wilkins Co.)*

---

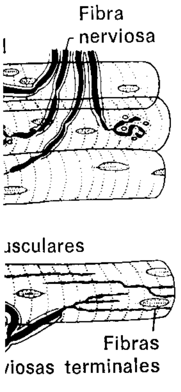
patinar, montar
Hasta un cierto
responsables del
Los **receptore**
son importantes
y distensión de
fibras musculare
central en el qu
nerviosas sensiti
fibras provoca u
vio, y un acorta
cese de la activa
lugar cuando el
sinápticamente)
musculares adya
que invierte la d
ronas motoras
lugar a través
neuronales.

9-14 El equilib

Un **estatocisto** (
equilibrio consis
reposa entre un
los de unas cé
posición del an
partícula, o **esta**
tores, y éste tra
posición del cu
En los moluscos
creción caliza,
rrafo 24-14) una
función. Algunc
nos hidrostático
su sensibilidad
sión. Las vejiga
burbujas de air
ven para este
de los vertebra
y tres conducto
(fig. 9-16*A*), ca
dos primeras es
equilibrio e inf
los conductos
mación sobre lo
beza. En cada
polla, que es u
un estatocisto;
partículas caliz
sensitivas cilia
o los movimier
zamientos de lo

cuentran cerca de
fundamente se en-
ini, asociados con
los músculos y los
naciones nerviosas
uidas en capas de
na cebolla que se
ceptores del dolor
res que se excitan
ntenso. Parece que
lítico que descom-
para formar ciertos
rminaciones recep-

s sentidos» en los
njuntivos y esque-
ones bien definidas,
la posición de las
o las llamadas «sen-
rpúsculos de Pacini
os son los **proprio-**
ar una determinada
cierran los ojos se
llo interviene la me-
siones exactas y de
culos necesarios pa-
propiado. El mismo
s más complicados
rifican inconsciente-
ar el piano, pasear,



itivos y mo-
sner (sensi-
landular del
ras muscula-

---

patinar, montar en bicicleta o escribir a máquina. Hasta un cierto punto, los proprioceptores son los responsables del mantenimiento de la postura.

Los **receptores de la distensión** de los músculos son importantes al sentir la cantidad de extensión y distensión de contracción de los músculos. Son fibras musculares modificadas que poseen un huso central en el que están invaginados terminaciones nerviosas sensitivas. El aumento de longitud de las fibras provoca un aumento de la activación del nervio, y un acortamiento provoca el acortamiento o cese de la activación. Un reflejo de distensión tiene lugar cuando el receptor se excita y activa (monosinápticamente) las neuronas motoras de las fibras musculares adyacentes, provocando la contracción que invierte la distensión. La inhibición de las neuronas motoras de los músculos antagónicos tiene lugar a través de las conexiones entre las interneuronales.

9-14 El equilibrio

Un **estatocisto** (fig. 9-15) es un pequeño órgano del equilibrio consistente en una partícula sólida que reposa entre unas prolongaciones en forma de pelos de unas células sensitivas. Los cambios de posición del animal determinan el contacto de la partícula, o **estatolito,** con uno u otro de los receptores, y éste transmite un impulso indicador de la posición del cuerpo en relación con la gravedad. En los moluscos, el estatolito es una pequeña concreción caliza, mientras que en los cangrejos (párrafo 24-14) una partícula de arena sirve para esta función. Algunos animales acuáticos poseen órganos hidrostáticos que contribuyen al equilibrio por su sensibilidad a las pequeñas diferencias de presión. Las vejigas natatorias de muchos peces y las burbujas de aire en algunos insectos acuáticos sirven para este fin. El oído interno de la mayoría de los vertebrados contiene un utrículo, un sáculo y tres conductos semicirculares llenos de líquido (fig. 9-16*A*), cada uno en un plano distinto. Las dos primeras estructuras son órganos estáticos del equilibrio e informan de la posición de la cabeza; los conductos semicirculares proporcionan información sobre los movimientos del cuerpo y la cabeza. En cada conducto hay una hinchazón o **ampolla,** que es un órgano del equilibrio parecido a un estatocisto; este órgano contiene una o muchas partículas calizas (otolitos) situadas sobre «células sensitivas ciliadas». La inclinación de la cabeza o los movimientos del cuerpo determinan desplazamientos de los otolitos o movimientos de los líquidos en uno o varios conductos. A su vez, éstos estimulan las células ciliadas que se conectan con nervios y realizan movimientos musculares reflejos mediante los cuales el cuerpo se pone derecho. Si se invierte un gato y se le deja caer, el mecanismo del equilibrio determina la rotación del cuerpo, de manera que el animal aterriza sobre sus patas.

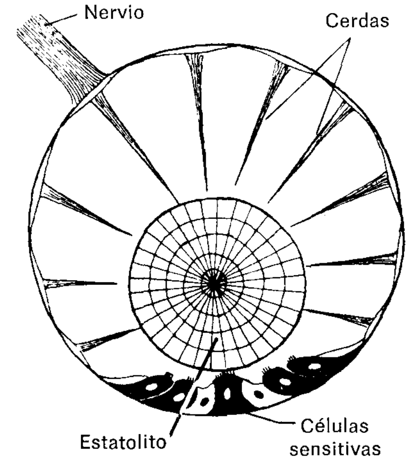


Fig. 9-15 Estatocisto de un molusco (sección aumentada).

9-15 Oído

En la mayoría de los mamíferos el órgano del oído (fig. 9-16) posee una expansión externa para recoger el sonido, el **pabellón,** en cuyo centro se inicia el **conducto auditivo externo.** A lo largo de este conducto hay glándulas que secretan una cera protectora. En el extremo de este conducto las ondas sonoras actúan sobre la **membrana del tímpano,** determinando su vibración. Ésta es ampliada y transmitida de los tres **huesecillos auditivos** (martillo, yunque y estribo) hacia la membrana oval y determina vibraciones en el líquido que llena la **cóclea** espiral del oído interno. En el oído humano el tímpano tiene un área unas veinte veces mayor que la membrana oval, de forma que ésta puede recoger mucha más energía sonora de la que podría recoger por sí sola. El efecto es además reforzado por la acción de palanca de los osículos o huesecillos del oído. Esto proporciona la presión necesaria para mover el líquido coclear. Dentro de la cóclea se halla el **órgano de Corti,** que consiste en una **membrana basilar** que contiene fibras de diferentes longitudes, hileras de **células ciliadas,** cuyos ápices están incluidos en la **membrana tectoria,** que está por encima. Las vibraciones transmitidas

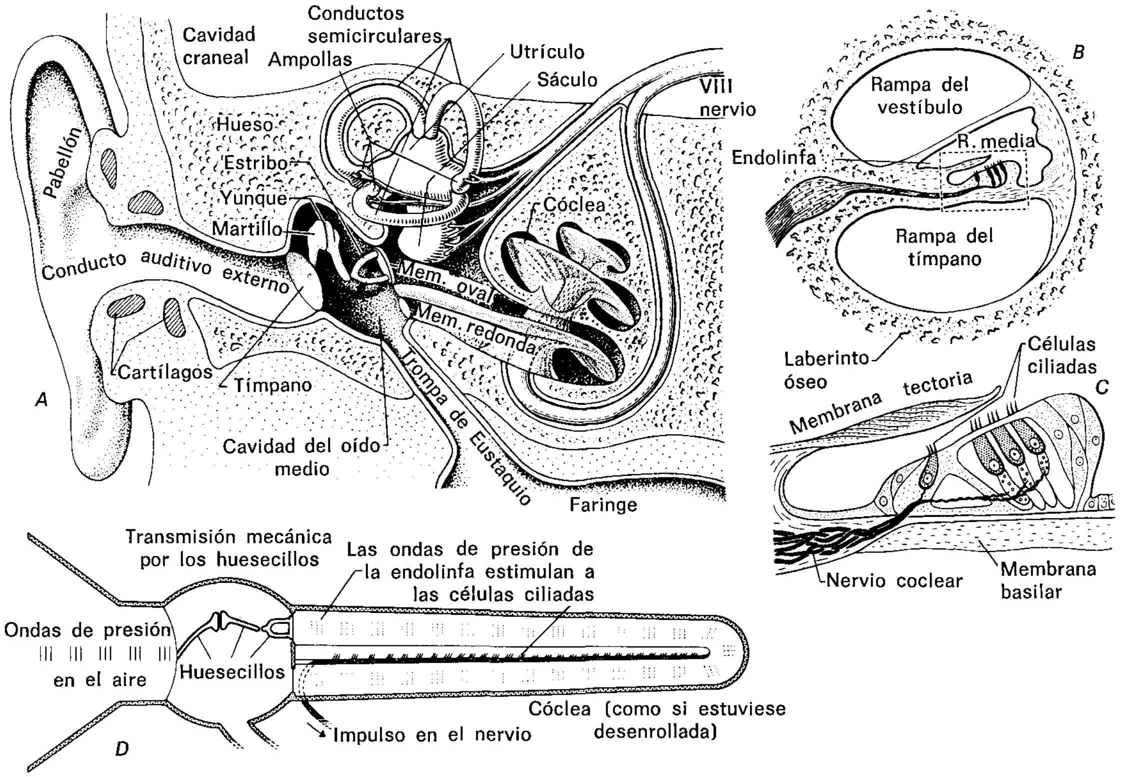

Conductos semicirculares
Cavidad craneal
Ampollas
Utrículo
Sáculo
VIII nervio
Hueso
Estribo
Yunque
Martillo
Pabellón
Conducto auditivo externo
Cóclea
Mem. oval
Mem. redonda
Trompa de Eustaquio
Cartílagos
Tímpano
Cavidad del oído medio
Faringe
A
Endolinfa
Rampa del vestíbulo
R. media
Rampa del tímpano
B
Laberinto óseo
Membrana tectoria
Células ciliadas
C
Nervio coclear
Membrana basilar
Transmisión mecánica por los huesecillos
Las ondas de presión de la endolinfa estimulan a las células ciliadas
Ondas de presión en el aire
Huesecillos
Cóclea (como si estuviese desenrollada)
Impulso en el nervio
D

Fig. 9-16 El mecanismo del oído y del equilibrio en el hombre. *A.* Estructura general del oído; las partes de dentro del cráneo, aumentadas. *B.* Sección transversal de una parte de la cóclea (área de la fig. *C* con líneas de trazos). *C.* Sección aumentada del órgano espiral de Corti con células ciliadas sensitivas. *D.* Diagrama de la transmisión del sonido desde el aire hasta el nervio auditivo.

a la perilinfa de la rampa del vestíbulo (scala vestibuli) situada en la membrana oval (fig. 9-16) provocan el desplazamiento de la rampa media (scala media), que aloja al órgano de Corti. La membrana basilar se desplaza y se produce una fuerza de cizallamiento en los pelos incluidos en la membrana tectoria. La ventana redonda permite que la fuerza de la vibración se disperse al doblarse hacia fuera a la cavidad del oído medio. La membrana basilar es estrecha y rígida cerca de la membrana oval, pero se vuelve más flexible distalmente. Las ondas compresoras de la perilinfa establecen una **onda progresiva** que mueve a la de la membrana basilar, y la membrana se mueve con mayor amplitud allí donde su elasticidad es apropiada para una frecuencia determinada. La estrecha parte basal de la membrana resuena mejor con tonos de alta frecuencia, que estimulan a las células ciliadas de aquel lugar. Las vibraciones de baja frecuencia se desplazan más allá y, por esto, la parte más lejana responde mejor a los tonos bajos. Los impulsos de las fibras nerviosas de la cóclea excitada son transmitidos por el nervio auditivo, y el cerebro reconoce la frecuencia del sonido.

La fuerza de los sonidos depende del número de células ciliadas que se han estimulado. La localización se determina mediante la diferencia del tiempo de llegada de una componente del sonido y mediante su relativa intensidad en cada oído.

Los vertebrados inferiores terrestres carecen de pabellón, la cóclea es muy corta o está representada por un pequeño proceso *(lagena),* y con frecuencia no hay más que un hueso auditivo *(estribo* o *columela).* No obstante, ciertas especies (algunos reptiles, por ejemplo) poseen un elemento adicional, el extraestribo. El oído humano responde a frecuencias de sonido comprendidas entre 20 y 20 000 hertzios (Hz), con una mayor sensibilidad entre los 1000 y los 4000 Hz. Los murciélagos pueden oír frecuencias de hasta 2000 kHz. La música alta y los sonidos de los aviones a reacción y de las motocicletas aceleradas pueden dañar perma-

---

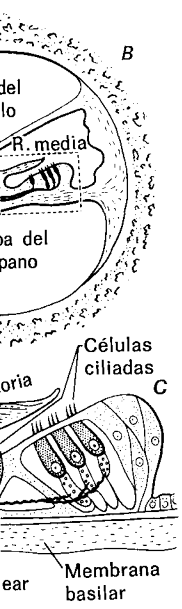
nentemente a l
invertebrados s
principalmente

La detección de
síntesis de las
mento de todo
llega a la tierra
el violeta al ro
tros (nm), y es
(amarillo). Algu
jas) perciben el
que algunos ani

9-16 Luz y vis

Las lombrices d
sibles a la luz
y moluscos exis
estas sencillas e
rios tipos de c
existen ojos sin
rrafos 24-14 y
tienen ojos muy
pero tienen un

El ojo es el n
sentidos de los
ra se asemeja a
un **cristalino** bi
de los objetos e
ble, como sobre
talino está rodea
el **músculo cilia**
bordea el cristal
lo (en los mamíf
talino y éste se
canos. La capa e
juntivo, forma u
te anterior la c
capa o **coroides**
dante pigmento
la luz, excepto l
La capa más int
ceptores: los co
mediante las int
nares, cuyos axo
gundo par cran
una parte espec
iris, disco pigme
pupila a través



del oído; las
cóclea (área
con células
rvio auditivo.

la cóclea excitada son
uditivo, y el cerebro
nido.
depende del número
an estimulado. La lo-
iante la diferencia del
omponente del sonido
sidad en cada oído.
terrestres carecen de
corta o está represen-
so *(lagena)*, y con fre-
hueso auditivo *(estribo*
ertas especies (algunos
n un elemento adicio-
o humano responde a
prendidas entre 20 y
na mayor sensibilidad
z. Los murciélagos pue-
2000 kHz. La música
viones a reacción y de
pueden dañar perma-

---

nentemente a las células ciliadas auditivas. En los invertebrados se encuentran receptores del sonido principalmente en ciertos insectos (fig. 9-11).

Fotorrecepción

La detección de la luz por los animales (y la fotosíntesis de las plantas) utilizan un estrecho segmento de todo el espectro electromagnético que llega a la tierra. El ojo humano es sensible desde el violeta al rojo, desde unos 400 a 700 nanómetros (nm), y es más agudo en torno a los 500 nm (amarillo). Algunos insectos (por ejemplo, las abejas) perciben el ultravioleta, y hay indicaciones de que algunos animales pueden percibir el infrarrojo.

9-16 Luz y vista

Las lombrices de tierra poseen fotorreceptores sensibles a la luz (fig. 22-11), y en varios celentéreos y moluscos existen manchas oculares. A partir de estas sencillas estructuras se han desarrollado varios tipos de ojos (fig. 9-17). En los artrópodos existen ojos simples y compuestos (fig. 24-7; párrafos 24-14 y 25-11). Los moluscos cefalópodos tienen ojos muy parecidos a los de los vertebrados, pero tienen un origen distinto.

El ojo es el más complejo de los órganos de los sentidos de los vertebrados (fig. 9-18). Su estructura se asemeja a la de una cámara fotográfica, con un **cristalino** biconvexo que proyecta las imágenes de los objetos externos sobre su interior fotosensible, como sobre una película fotográfica. El cristalino está rodeado por fibras musculares radiadas, el **músculo ciliar,** que se une a un ligamento que bordea el cristalino. La contracción de este músculo (en los mamíferos) libera la tensión sobre el cristalino y éste se curva para enfocar los objetos cercanos. La capa externa o **esclerótica,** de tejido conjuntivo, forma una caja sólida que tiene en su parte anterior la córnea, transparente. La siguiente capa o **coroides** contiene vasos sanguíneos y abundante pigmento negro, que impide la entrada de la luz, excepto la que entra a través del cristalino. La capa más interna o **retina** contiene los **fotorreceptores:** los **conos** y **bastones,** que se comunican mediante las interneuronas con las células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico (segundo par craneal). En el interior de la córnea, una parte especializada de la coroides forma el **iris,** disco pigmentado con una abertura central o pupila a través de la cual entra la luz hacia el cristalino esférico, situado inmediatamente detrás. La pupila se dilata o se contrae para regular la cantidad de luz que penetra en el ojo. El espacio que existe delante del cristalino contiene el **humor acuoso** y el de detrás contiene el **humor vítreo,** de consistencia gelatinosa; los dos contribuyen a mantener la forma del globo ocular. Seis músculos unidos a la superficie externa del ojo mueven a éste. Los ojos de todos los vertebrados presentan un notable parecido en cuanto a su estructura (músculos, nervios, etc.).

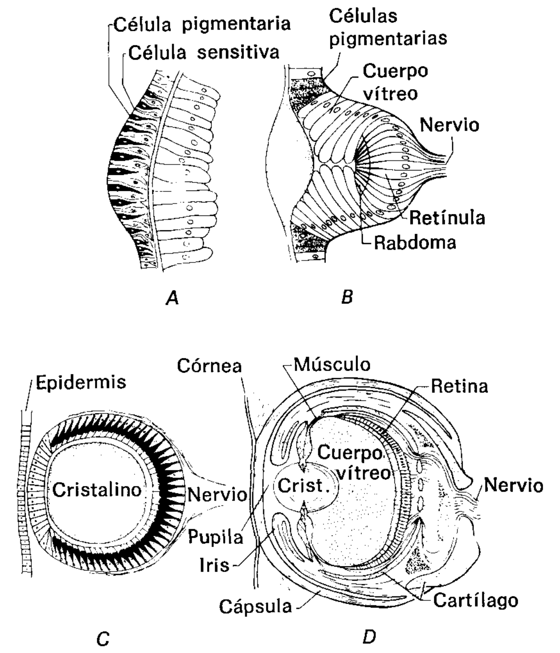


Fig. 9-17 Ojos de algunos invertebrados, vistos en sección media. *A.* Medusa (cnidario). *B.* Larva de coleóptero (insecto). *C.* Caracol (molusco). *D.* Sepia (molusco). *(Modificado de Claus, Grobben y Kuhn.)*

Los bastones y conos son cilios modificados, y sus segmentos externos poseen una gran cantidad de discos planos, donde se encuentran los pigmentos fotosensibles. Los bastones (en el ojo humano hay unos 125 millones) dan con poca luz sensaciones incoloras, y los conos (unos 6,5 millones) son activos cuando la luz es intensa y son sensibles a la luz blanca y a los colores. Los bastones son el doble de sensibles que los conos, pero su resolución es pobre, tal vez porque muchos de ellos se sirven de sólo una célula ganglionar. Se concentran en la periferia de la retina, lo que explica porqué al mirar a los lados del objeto con poca luz mejora su resolución. Algunos animales nocturnos tienen una capa de guanina o de otro material en la parte dor-

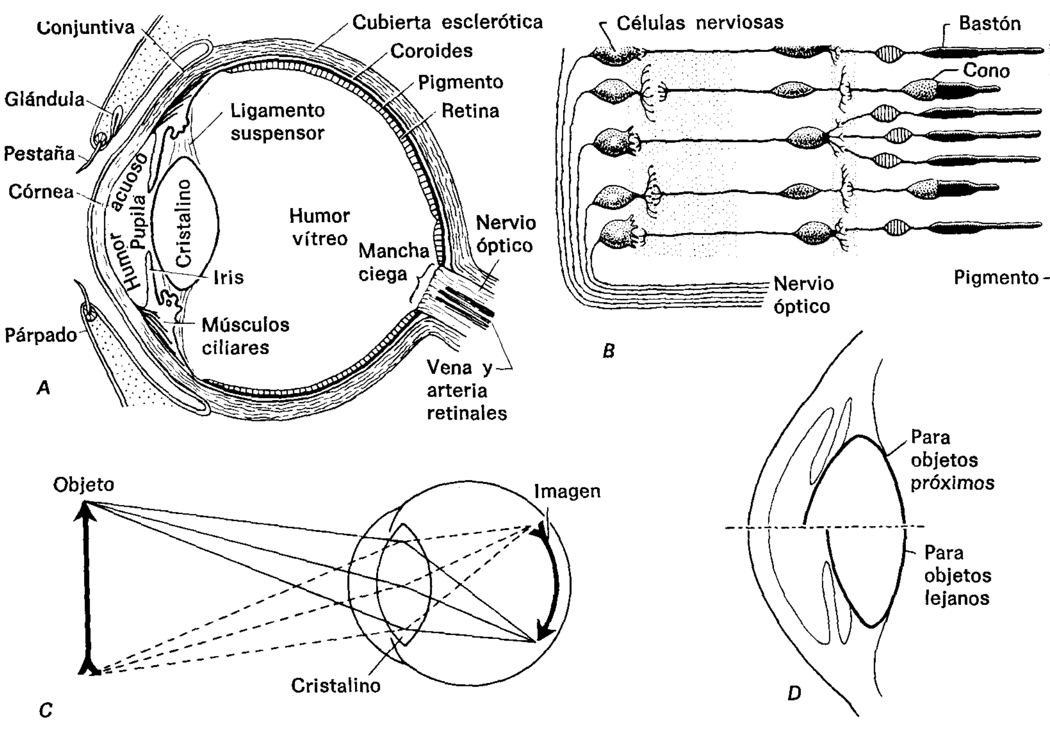

Conjuntiva
Cubierta esclerótica
Coroides
Pigmento
Retina
Glándula
Ligamento suspensor
Pestaña
Córnea
Humor acuoso
Pupila
Cristalino
Humor vítreo
Nervio óptico
Mancha ciega
Iris
Párpado
Músculos ciliares
Vena y arteria retinales
A
Células nerviosas
Bastón
Cono
Nervio óptico
Pigmento
B
Objeto
Imagen
Cristalino
C
Para objetos próximos
Para objetos lejanos
D

Fig. 9-18 El mecanismo de la vista en el hombre. *A.* Sección mediana vertical del ojo. *B.* Esquema aumentado de la estructura de la retina. La luz entra en la retina desde la parte izquierda. *C.* El cristalino sirve para formar una imagen (reducida e invertida) sobre la retina, como el objetivo de una cámara fotográfica produce una imagen sobre la película. *D.* Cambios de forma del cristalino (acomodación) para enfocar objetos próximos o distantes.

sal del ojo que refleja la luz a través de la retina y que proporciona un mayor estímulo a los fotorreceptores.

Hay tres clases de conos, que responden a la luz roja, verde y azul, y, en combinación, a los colores intermedios. Están mezclados unos con otros. Los conos se encuentran en la parte central, y la **fóvea central,** que es una zona rica en conos y carente de bastones que se encuentra alineada con la retina y el cristalino, es la región de mayor agudeza retinal. Algunos conos se sirven sólo de células ganglionares y tienen, por ello, una comunicación directa con el cerebro. Los circuitos nerviosos en la retina y en la corteza visual equilibran los niveles de excitación en la población de conos y de esto se obtiene un resultado que es la percepción del color.

Los fotopigmentos de los conos y bastones son activados por la luz y desencadenan los impulsos nerviosos. Un fotopigmento consta de una pequeña molécula de **cromóforo** (retinaldehído o retinal) unida a una proteína incolora, la **opsina.** El cromóforo (una variante de la vitamina A) es un carotenoide que deriva de las plantas.

La opsina, diferente para cada clase de fotorreceptor, determina el tipo de sensibilidad del fotopigmento: si responde a toda la luz (bastones) o si responde a la roja, verde o azul. La luz que incide sobre el fotopigmento altera el cromóforo, que entonces se separa de la opsina. Al restablecerse la situación inicial el cromóforo es reordenado y el proceso se invierte. El fotopigmento de los bastones es la púrpura visual o rodopsina, que se emblanquece ante la luz y debe estar presente para la visión con poca luz. Después de una exposición a una luz brillante, se necesita que transcurran de 30 a 40 m para la adaptación a la oscuridad (visión con muy poca luz). La deficiencia grave de vitamina A, que impide la formación de cromóforos, dificulta la adaptación a la oscuridad y produce la ceguera nocturna. El pigmento sensible a la luz de los conos es la **yodopsina,** que es semejante a la rodopsina.

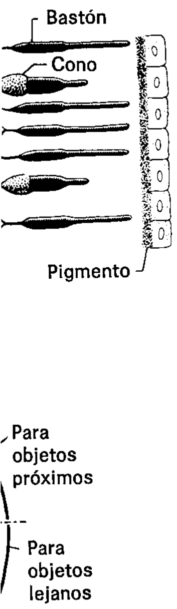
La agudeza de la visión se mejora en muchas es-

---

pecies diurnas :
amarillas en lo
rillos o pigment
que, al igual qu
reducen la luz c
En los mamífer
los objetos cerca
curvatura del cri
ciliar, mientras
anfibios y serpie
adelante para la
chos vertebrados
pero, cuando es
nocular, mediant
mismo objeto en
tipo de visión fa
en la dirección d
dose del que mir
nos animales apre
El color es pe
diurnos, las aves,
las ranas, los prin
mésticos. No obst
ros tienen una vis
ella.

9-17 Fotorrecepto

Los fotorreceptore
primordialmente c
cepción de imágen
giones fotorrecepti
bro o en la piel, f
daderos». En los
han encontrado fo
el cuerpo pineal (
pineal de los rena
y la tuatara, en c
muy parecida a los
los experimentos re
fotorreceptores ext
el ajuste de los rit
los cambios de luz
2) en la adaptació
los cambios estacio
cambios de color rí
y en los peces, y 4
tación direccionales
ranas y salamandra
ceptores extrarretir
mente en las respue
miento a estímulos



ojo. *B.* Esquema
izquierda. *C.* El
omo el objetivo
forma del cris-

vitamina A) es un caro-
plantas.
a cada clase de fotorre-
de sensibilidad del foto-
oda la luz (bastones) o si
o azul. La luz que incide
era el cromóforo, que en-
osina. Al restablecerse la
óforo es reordenado y el
topigmento de los basto-
o rodopsina, que se em-
debe estar presente para
espués de una exposición
cesita que transcurran de
tación a la oscuridad (vi-
. La deficiencia grave de
la formación de cromófo-
ón a la oscuridad y pro-
a. El pigmento sensible a
a **yodopsina,** que es seme-

ón se mejora en muchas es-

pecies diurnas mediante gotitas de aceite rojas o amarillas en los fotorreceptores, cristalinos amarillos o pigmento amarillo en la fóvea (primates), que, al igual que las gafas de sol de color ámbar, reducen la luz dispersa y la aberración cromática. En los mamíferos, aves y lagartos, el enfoque de los objetos cercanos se realiza por cambios en la curvatura del cristalino por la acción del músculo ciliar, mientras que, en la mayoría de los peces, anfibios y serpientes, el cristalino se mueve hacia adelante para la visión de cerca. Los ojos de muchos vertebrados se mueven independientemente, pero, cuando es necesario, pueden tener visión binocular, mediante la cual los dos ojos enfocan el mismo objeto en un lugar del campo visual. Este tipo de visión facilita la detección del movimiento en la dirección de la visual, acercándose o alejándose del que mira, y permite al hombre y a algunos animales apreciar con exactitud las distancias.

El color es percibido por los peces teleósteos diurnos, las aves, los lagartos, algunas serpientes, las ranas, los primates, las ardillas y los gatos domésticos. No obstante, la mayoría de los mamíferos tienen una visión del color pobre o carecen de ella.

9-17 Fotorreceptores extrarretinianos

Los fotorreceptores retinianos están relacionados primordialmente con el modelo de visión, o la percepción de imágenes. Algunos animales poseen regiones fotorreceptivas extrarretinianas en el cerebro o en la piel, fuera de las retinas u ojos «verdaderos». En los vertebrados poiquilotermos se han encontrado fotorreceptores extrarretinianos en el cuerpo pineal (pár. 8-13) y en el ojo medio o pineal de los renacuajos, ranas, algunos lagartos y la tuatara, en cuyo caso tienen una estructura muy parecida a los fotorreceptores de los ojos. De los experimentos realizados se ha deducido que los fotorreceptores extrarretinianos intervienen 1) en el ajuste de los ritmos locomotores circadianos a los cambios de luz diurna (salamandras y ranas), 2) en la adaptación de los ciclos reproductores a los cambios estacionales (aves y lagartos), 3) en los cambios de color rítmicos diarios en los renacuajos y en los peces, y 4) en los movimientos de orientación direccionales (dependientes de la luz) en las ranas y salamandras. Así, parece que los fotorreceptores extrarretinianos intervienen primordialmente en las respuestas fisiológicas y de comportamiento a estímulos luminosos no visuales.

Bibliografía

(Véase también la bibliografía al final del cap. 4.)

Amoore, J. E., J. M. Johnston, Jr., y **M. Rubin.** 1964. The stereochemical theory of odor. *Sci. Am.*, vol. 210, núm. 2, pp. 42-49. *El sentido del olfato puede basarse en la forma de las moléculas y de los receptores nerviosos; cada uno de los siete olores primarios son distinguidos por un receptor de forma apropiada en las terminaciones nerviosas de los nervios olfativos.*

Baker, P. F. 1966. The nerve axon. *Sci. Am.*, vol. 214, núm. 3, pp. 74-82. *Se estudia la conducción del impulso nervioso al eliminar el contenido de un axón gigante del calamar y reemplazarlo por disoluciones diferentes.*

Bullock, T. H., y **G. A. Horridge.** 1965. Structure and function in the nervous system of invertebrates. San Francisco, W. H. Freman and Co. 2 vols. XXVII + 1722 pp., ilus.

DiCara, L. V. 1970. Learning in the autonomic nervous system. *Sci. Am.*, vol. 222, núm. 1, pp. 30-39. *Respuestas del comportamiento consideradas involuntarias (latidos del corazón y contracción intestinal) pueden ser influidas por el aprendizaje.*

Dowling, J. E. 1966. Night blindness. *Sci. Am.*, vol. 215, núm. 4, pp. 78-84. *El papel de la vitamina A en la visión.*

Eccles, J. 1965. The synapse. *Sci. Am,*. vol. 212, número 1, pp. 56-66. *La manera en que una célula nerviosa transmite el impulso nervioso a otra célula.*

Heimer, L. 1971. Pathways in the brain. *Sci. Am.*, vol. 225, núm. 1, pp. 48-60. *Las conexiones entre las células cerebrales y el circuito cerebral a la luz de las nuevas técnicas de tinción y microscopía.*

Hendricks, S. B. 1968. How light interacts with living matter. *Sci. Am.*, vol. 219, núm. 3, pp. 174-186. *La luz activa la fotosíntesis, la visión y el fotoperiodismo mediante la acción de pigmentos específicos.*

Hodgson, E. S. 1961. Taste receptors. *Sci. Am.*, volumen 204, núm. 5, pp. 135-144. *El mecanismo de la recepción del gusto se aclara con el estudio de los pelos de la probóscide de un moscardón.*

Hubel, D. H. 1963. The visual cortex of the brain. *Sci. Am.*, vol. 209, núm. 2, pp. 54-62. *Se estudia la corteza visual para determinar cómo ésta transforma las imágenes de la retina en visión.*

Kalmus, H. 1958. The chemical senses. *Sci. Am.*, volumen 198, núm. 4, pp. 97-196. *Experimentos con los sentidos del olfato y del gusto.*

Kandel, E. 1960. Nerve cells and behavior. *Sci. Am.*, vol. 223, núm. 1, pp. 57-70. *Investigación en los animales marinos primitivos sobre la posibilidad de estudiar la memoria y el aprendizaje al nivel de las células nerviosas y sus interconexiones.*

Katz, B. 1961. How cells comunicate. *Sci. Am.*, volumen 205, núm. 3, pp. 209-220. *Las células se comunican mediante «mensajeros químicos» y los impulsos del sistema nervioso.*

———. 1966. Nerve, muscle, and synapse. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. Paper. IX + 193 pp.

Lentz, T. L. 1968. Primitive nervous systems. New Haven, Conn., Yale University Press. VIII + 148 pp.

Llinás, R. R. 1975. The cortex of the cerebellum. *Sci. Am.*, vol. 232, núm. 1, pp. 56-71. *El modelo de las conexiones de una célula nerviosa ha sido determinado detalladamente y relacionado con su función.*

Livingston, W. K. 1953. What is pain? *Sci. Am.*, volumen 188, núm. 3, pp. 59-66. *La percepción de una lesión interviene una sutil combinación de factores fisiológicos y psicológicos.*

Luria, A. R. 1970. The functional organization of the brain. *Sci. Am.*, vol. 222, núm. 3, pp. 66-78. *Las lesiones del encéfalo aportan claves para las funciones del lenguaje y la escritura.*

MacNichol, E. F., Jr. 1964. Three-pigment color vision. *Sci. Am.*, vol. 211, núm. 6, pp. 48-56. *En las retinas de los vertebrados el color es distinguido por tres pigmentos segregados en tres clases de conos.*

McCashland, B. W. 1968. Animal coordinating mechanisms. Dubuque, Iowa, Wm. C. Brown Co. Editores. 118 pp.

McEwen, B. S. 1976. Interactions between hormones and nerve tissue. *Sci. Am.*, vol. 235, núm. 1, pp. 48-58. *Las hormonas esteroides secretadas por las gónadas y las glándulas suprarrenales son seguidas hasta las células blanco del cerebro. En el animal recién nacido las hormonas sexuales contribuyen a establecer los circuitos cerebrales que controlan el comportamiento posterior.*

Miller, W. H., F. Ratliff y **H. K. Hartline.** 1961. How cells receive stimuli. *Sci. Am.*, vol. 205, núm. 3, pp. 222-238. *Se aclaran las propiedades de las células muy especializadas para controlar los cambios en el ambiente interno y externo mediante el estudio de los receptores visuales de la cacerola de las Molucas.*

Neisser, U. 1968. The processes of vision. *Sci. Am.*, vol. 219, núm. 3, pp. 204-214. *El papel del ojo y del cerebro en la percepción visual y en la memoria visual.*

Petras, J. M., y **C. R. Noback** (dirs.). 1969. Comparative and evolutionary aspects of the vertebrate central nervous system. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, vol. 167; pp. 1-513.

Schneider, D. 1974. The sex-attractant receptor of moths. *Sci. Am.*, vol. 231, núm. 1, pp. 28-35. *Las células receptoras de las antenas del gusano de seda pueden detectar una molécula de substancia atractiva.*

Snider, R. S. 1958. The cerebellum. *Sci. Am.*, vol. 199, núm. 2, pp. 84-90. *Esta misteriosa región del encéfalo es un control de comunicación entre el encéfalo y el cuerpo.*

Stent, G. S. 1972. Cellular communication. *Sci. Am.*, vol. 225, núm. 3, pp. 42-51. *Las células se comunican mediante mensajeros químicos e impulsos nerviosos.*

Walls, G. L. 1942. The vertebrate eye and its adaptative radiation. Bloomfield Hills, Mich., Cranbrook Institute of Science Bulletin 19. XIV + 785 pp. Reimpreso en 1963. Nueva York, Hafner Publishing Co., Inc.

Werblin, F. S. 1973. The control of sensitivity in the retina. *Sci. Am.*, vol. 228, núm. 1, pp. 70-79. *Las interacciones neuronales en la retina contribuyen a explicar cómo el ojo mantiene el contraste ante una amplia gama de iluminación.*

Wilson, V. J. 1966. Inhibition in the central nervous system. *Sci. Am.* vol. 214, núm. 5, pp. 102-110. *Cuando algunos músculos se contraen, otros deben inhibirse. En los vertebrados se produce la inhibición gracias a las neuronas del encéfalo y la medula espinal.*

Young, R. W. 1970. Visual cells. *Sci. Am.*, vol. 223, núm. 1, pp. 80-91. *Los bastones y conos son muy sensibles, y, no obstante, resistentes, y se renuevan constantemente, pero de diferentes maneras.*

10

Reproc

La capacidad d
es una caracterí
ganismos. Los
rrectamente la
riores, pero dura
mas de vida se
inorgánica por
los gusanos y los
y las moscas de
tos. Estas ideas
progresivamente
(1626?-1697) de
las moscas sólo
moscas vivas h
obstante, hasta
creyó que las
se podían forma
Pasteur (1822-1
con un cuello lat
vía de trampa p
el aire, y dejó el
bacterias conteni
por el calor, el m
cipio de la **esteri**
base para destru
lor o mediante s

suales de la cacerola

s of vision. *Sci. Am.*,
El papel del ojo y del
sual y en la memoria

dirs.). 1969. Compara-
ts of the vertebrate
. *N.Y. Acad. Sci.*, vol.

attractant receptor of
úm. 1, pp. 28-35. *Las*
ntenas del gusano de
olécula de substancia

lum. *Sci. Am.*, vol. 199,
teriosa región del en-
nicación entre el encé-

mmunication. *Sci. Am.*,
Las células se comu-
químicos e impulsos

ate eye and its adapta-
Hills, Mich., Cranbrook
tin 19. XIV + 785 pp.
York, Hafner Publishing

rol of sensitivity in the
núm. 1, pp. 70-79. *Las*
la retina contribuyen a
tiene el contraste ante
ción.
in the central nervous
, núm. 5, pp. 102-110.
se contraen, otros de-
ebrados se produce la
euronas del encéfalo y

ells. *Sci. Am.*, vol. 223,
tones y conos son muy
resistentes, y se renue-
de diferentes maneras.

10

Reproducción y desarrollo

La capacidad de producir nuevos individuos vivos es una característica fundamental de todos los organismos. Los biólogos antiguos interpretaron correctamente la reproducción de los animales superiores, pero durante siglos se creyó que muchas formas de vida se originaban a partir de substancia inorgánica por **generación espontánea.** Se creía que los gusanos y los renacuajos se originaban del lodo, y las moscas de las carroñas de los animales muertos. Estas ideas erróneas fueron abandonándose progresivamente después de que Francesco Redi (1626?-1697) demostró, en 1668, que las cresas y las moscas sólo se producen en la carne si unas moscas vivas han puesto huevos sobre ella. No obstante, hasta hace aproximadamente un siglo se creyó que las bacterias y otros microorganismos se podían formar espontáneamente. En 1861 Louis Pasteur (1822-1895) cultivó bacterias en frascos con un cuello lateral largo, en forma de S, que servía de trampa para los organismos suspendidos en el aire, y dejó el frasco *destapado.* Una vez que las bacterias contenidas en el frasco fueron muertas por el calor, el medio permaneció sin vida. El principio de la **esterilización,** por él demostrado, es la base para destruir los microorganismos por el calor o mediante substancias químicas. Actualmente se emplea en cirugía y en medicina, en las conservas de alimentos, en la preparación de la leche *pasteurizada* y en otros aspectos de la vida moderna.

Todas las pruebas concluyentes demuestran que la vida sólo procede de vida preexistente *(omne vivum ex vivo)*; éste es el proceso de la **biogénesis,** o **reproducción.**

Reproducción

10-1 Reproducción asexual

Se presenta (fig. 10-1) cuando los nuevos individuos proceden de un solo «progenitor», sin la intervención de órganos reproductores especiales. Se presenta en muchas plantas mediante la producción de esporas, bulbos y en los animales es más común en las formas acuáticas sésiles como en los cnidarios, esponjas y tunicados y en los gusanos poliquetos y planarias. Es la forma predominante de reproducción en los protistas. La reproducción asexual puede tener lugar por escisión unicelular y esporulación o por gemación pluricelular o fragmentación.

Los protozoos, como *Paramecium,* se reproducen

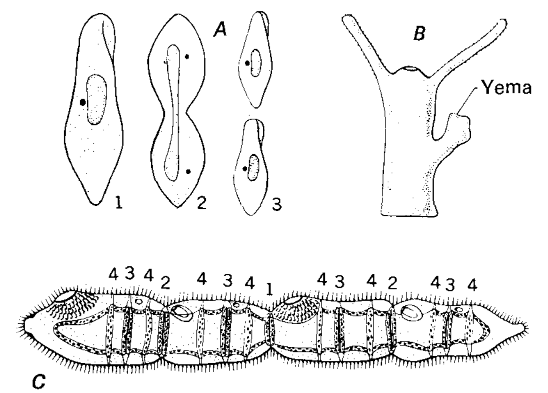


Fig. 10-1 Tipos de reproducción asexual. *A.* Bipartición en *Paramecium. B.* Gemación en *Hydra. C.* Fragmentación en un gusano plano, *Microstomum;* los números indican la secuencia de los planos de escisión que dividirán el animal en dieciséis partes, cada una de las cuales podrá luego convertirse en un individuo. *(Según von Graff.)*

por **escisión,** en la que un animal se divide en dos mitades, generalmente iguales, después de lo cual cada una de ellas crece hasta alcanzar la forma originaria. Primero se divide el núcleo y luego lo hace el citoplasma. En los esporozoos se presenta la escisión múltiple, o **esporulación** *(Plasmodium,* causante de la malaria, etc.), en la que el núcleo se divide repetidas veces y luego el citoplasma se fragmenta de forma que cada núcleo hijo queda rodeado por una porción de citoplasma (cap. 15). La **gemación** es un tipo de reproducción en el que el nuevo individuo surge en forma de excrecencia, o **yema,** sobre un animal más viejo, y adquiere más tarde la forma y tamaño de éste. En las esponjas, cnidarios, briozoos y tunicados la gemación da lugar a colonias de numerosos individuos. Las esponjas de agua dulce también producen numerosas yemas internas, las **gémulas** (pár. 16-9), pluricelulares y encerradas dentro de una densa cubierta común. Las gémulas salen, y, más adelante, cada una de ellas da lugar a un nuevo individuo. Los briozoos producen yemas internas denominadas **estatoblastos,** que, al desarrollarse, dan lugar a nuevos animales. En los TURBELARIOS y NEMERTINOS tiene lugar la **fragmentación,** en la que un individuo se divide en dos o más partes, cada una de las cuales puede dar lugar a un nuevo animal. Algunas anémonas marinas se reproducen a partir de fragmentos de la base del pedúnculo.

Los procesos de reproducción asexual están estrechamente relacionados con los de la **regeneración.** El crecimiento regenerativo es común, en cierto modo, a la mayor parte de los organismos, como en la capacidad de reemplazar partes perdidas por una lesión. Los animales jóvenes y las especies inferiores en la escala evolutiva suelen tener mayor capacidad de regeneración que los más viejos y los superiores. Un esqueje de sauce o de geranio plantado en tierra húmeda se convertirá en una planta completa, y trozos de algunos cnidarios hidroideos, si se colocan en la arena con agua de mar, formarán animales completos. Si se corta a pedazos un gusano plano (Dugesia), cada uno de éstos regenerará un individuo completo, pero menor (fig. 10-2). Las estrellas de mar y otros equinodermos regeneran los brazos y otras partes perdidas. Los cangrejos y otros crustáceos pueden desprender sus apéndices y algunas salamandras y lagartos la cola, cuando se hallan en peligro; este fenómeno se denomina **autotomía** (gr. *auto,* uno mismo + *toma,* cortar). Entonces el animal regenera la parte perdida. La regeneración puede constituir un proceso local, pero también puede implicar una parte local o una reorganización completa de tejidos para producir nuevos órganos y estructuras.

10-2 Reproducción sexual

La mayor parte de los animales y de las plantas se multiplican por **reproducción sexual,** en la cual se forman los nuevos individuos a partir de células sexuales, o **gametos,** producidas por los padres. Dos células de distinta clase (masculina y femenina) se unen para producir un nuevo individuo.

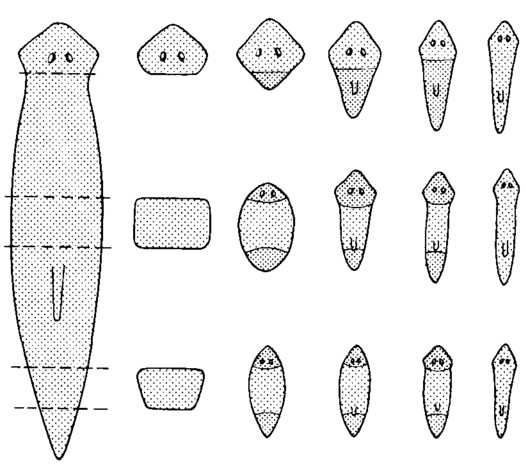


Fig. 10-2 Regeneración en un gusano plano, *Dugesia.* **Las porciones cortadas de un gusano entero (indicadas por línea de trazos) se regeneran gradualmente (punteado oscuro) y forman pequeños gusanos enteros.** *(Según Stempell.)*

Incluso en los
ductores parecidc
animales superior
de los ciliados (l
aparentemente ig
desde el punto de
cambian material
paran para conti
Entre los esporoz
fases se producei
crogametos y mi
manentemente po
biológico. En el 1
ma colonia, o col
ses de individuos
res, uno de cada
lonia.

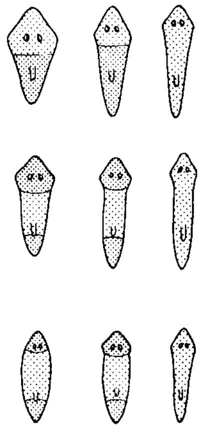
En los animale
junto de caracter
distinguen al **ma**
bos producen **cé**
Las de los mach
espermatozoides
mal); la hembra
Además de las
reproducción, los
den diferir en su
morfología, fisiolc

Las células sex
mados **gónadas,**
tículos y los óvu
órganos sexuales
sexuales presente
los animales tiene
ductos, glándulas
gónadas, constitu
productor, que c
ductoras (fig. 10-

Cuando en el r
tes órganos feme
gusanos planos y
que el animal es
casa). En los nem
brados y virtualm
individuos son m
están **separados.**
dos + *oecium*). E
a las especies mo
anormales de las
ganos masculinos
(algunos gasteróp
en el transcurso
matozoides antes

azar partes perdidas
jóvenes y las espe-
olutiva suelen tener
ión que los más vie-
je de sauce o de ge-
da se convertirá en
de algunos cnidarios
ı arena con agua de
letos. Si se corta a
ıgesia), cada uno de
completo, pero me-
le mar y otros equi-
s y otras partes per-
s crustáceos pueden
gunas salamandras y
llan en peligro; este
omía (gr. *auto,* uno
nces el animal rege-
neración puede cons-
también puede impli-
rganización completa
ros órganos y estruc-

ales y de las plantas
ón sexual, en la cual
los a partir de células
as por los padres. Dos
culina y femenina) se
o individuo.



ısano plano, *Dugesia.* Las
entero (indicadas por lí-
ualmente (punteado oscu-
nteros. *(Según Stempell.)*

Incluso en los protozoos existen procesos reproductores parecidos a los procesos sexuales de los animales superiores (pár. 15-25). En la **conjugación** de los ciliados (*Paramecium,* etc.) dos individuos aparentemente iguales, pero al parecer diferentes desde el punto de vista bioquímico, se unen, intercambian materiales del micronúcleo y luego se separan para continuar dividiéndose por escisión. Entre los esporozoos (*Plasmodium,* etc.), en ciertas fases se producen dos clases de individuos (macrogametos y microgametos); éstos se unen permanentemente por parejas para continuar el ciclo biológico. En el flagelado colonial *Volvox,* la misma colonia, o colonias distintas, producen dos clases de individuos libres que se combinan por pares, uno de cada clase, para originar una nueva colonia.

En los animales pluricelulares, el **sexo** es el conjunto de caracteres estructurales y funcionales que distinguen al **macho** (♂) de la **hembra** (♀). Ambos producen **células sexuales** o **células germen.** Las de los machos son pequeñas y se denominan **espermatozoides** (gr. *sperma,* semilla + *zoon,* animal); la hembra produce **óvulos,** algo mayores. Además de las diferencias en los órganos de la reproducción, los individuos de los dos sexos pueden diferir en su forma externa o interna, en su morfología, fisiología y comportamiento.

Las células sexuales se producen en órganos llamados **gónadas,** los espermatozoides en los **testículos** y los óvulos en los **ovarios.** Estos son los **órganos sexuales primarios,** las únicas estructuras sexuales presentes en los cnidarios. La mayoría de los animales tienen **órganos sexuales accesorios:** conductos, glándulas y otros órganos asociados a las gónadas, constituyendo en conjunto el **sistema reproductor,** que contribuye a las funciones reproductoras (fig. 10-3).

Cuando en el mismo individuo se hallan presentes órganos femeninos y masculinos, como en los gusanos planos y las lombrices de tierra, se dice que el animal es **monoico** (gr. *monos,* uno + *oecium,* casa). En los nematodos, artrópodos, otros invertebrados y virtualmente en todos los vertebrados, los individuos son masculinos o femeninos; los sexos están **separados.** Estos animales son **dioicos** (gr. *di,* dos + *oecium*). El término **hermafrodita** se aplica a las especies monoicas y también a los individuos anormales de las especies dioicas que contienen órganos masculinos y femeninos. Algunos animales (algunos gasterópodos y ostras) cambian de sexo en el transcurso de su vida. Si se producen espermatozoides antes que óvulos, se denomina **protandria;** si los óvulos se producen primero, se denomina **protoginia;** la autofecundación se da en las tenias y en algunos caracoles.

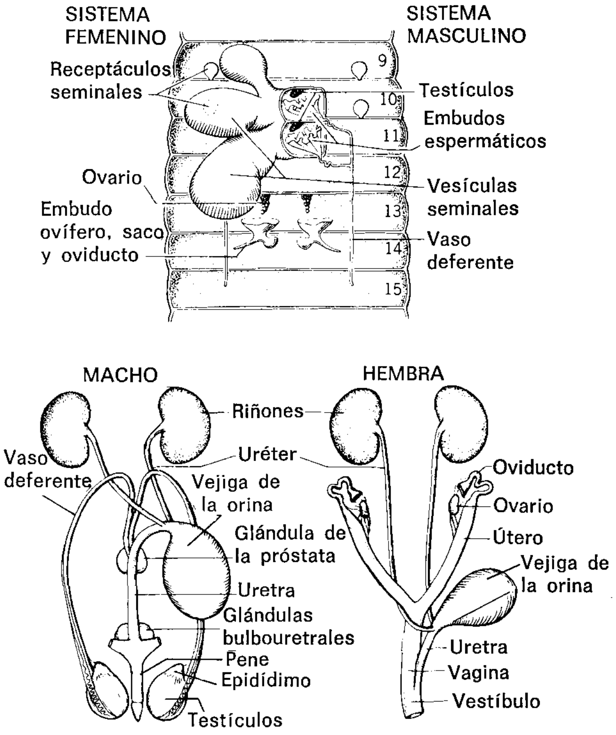


Fig. 10-3 Sistemas reproductores. *Arriba:* Lombriz de tierra (monoica), ambos sistemas en un individuo. *Abajo:* Gato (dioico), los órganos masculinos y los femeninos se hallan en individuos separados. El sistema excretor está también incluido.

La reproducción sexual surgió muy pronto en la evolución y actualmente predomina. Posibilitó la casi infinita fusión y reordenación de los genes de parejas de individuos en sus descendientes y, de este modo, se produjo una mayor variabilidad de la que se hubiera producido en la reproducción asexual. La variabilidad aumenta la capacidad de una población para adaptarse, mediante selección natural (pár. 13-17), a los cambios ambientales.

10-3 Sistemas reproductores

Se presenta gran variedad de detalles estructurales en los sistemas reproductores de los distintos animales, pero básicamente todos responden a un plan común, incluso en ambos sexos (tabla 10-1). En el **sistema reproductor masculino,** los espermatozoides se forman en una serie de compartimientos o

TABLA 10-1
RASGOS ESENCIALES DE LOS SISTEMAS REPRODUCTORES

Sexo	Gónadas	Conductos sexuales	Glándulas accesorias	Almacenamiento de espermatozoides	Órganos terminales
Macho (♂)	Testículos (espermatozoides)	Conductillos eferentes, conducto deferente	Espermatozoides, activación y nutrición	Vesícula seminal	Pene
Hembra (♀)	Ovario (óvulos)	Oviducto (+ útero)	Albumen, yema, cáscara	Receptáculo seminal	Vagina (+ ovopositor)

conductillos de los **testículos** (fig. 10-4*A*). Luego, en la mayoría de los animales, a través de unos conductos estrechos, los conductillos eferentes, pasan a un conducto mayor, el **conducto deferente** (vaso deferente). El extremo inferior de este último está a menudo dilatado y forma la **vesícula seminal,** que almacena los espermatozoides (no en los mamíferos) o aumenta el líquido seminal. El conducto deferente desemboca en la cloaca en los vertebrados inferiores y en la uretra en la mayoría de los mamíferos, donde los espermatozoides salen a través del órgano copulador o **pene.** Órganos copuladores de diferente tipo se encuentran en algunos peces y anfibios y en la mayoría de los reptiles (párs. 29-15, 32-19). En las formas que poseen un riñón mesonéfrico (figs. 7-8, 7-9) algunos peces y anfibios), el conducto de Wolff que drena los riñones sirve también de conducto espermático. No obstante, en los vertebrados superiores, éste se convierte exclusivamente en el conducto deferente. Las **glándulas accesorias** producen secreciones que activan a los espermatozoides o tienen otras funciones y se hallan a lo largo del conducto espermático. En los mamíferos son la próstata y las glándulas bulbouretrales.

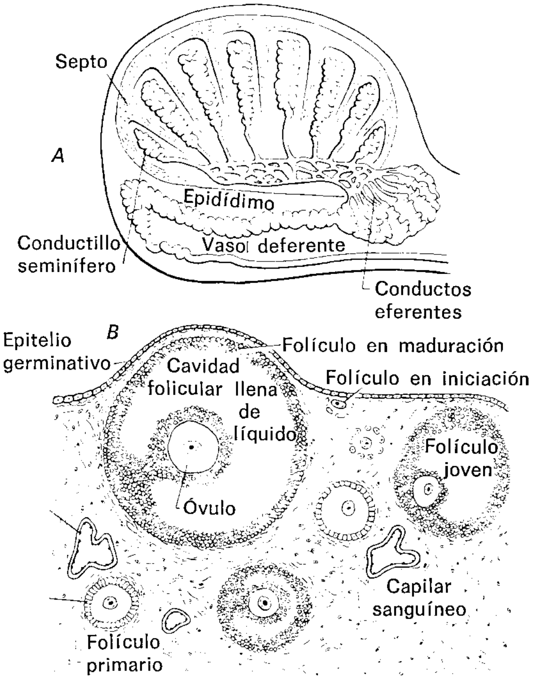


Fig. 10-4 Las gónadas de los mamíferos. *A.* Sección de un testículo. *B.* Pequeña sección de un ovario, muy aumentada, con varios folículos de Graaf.

El **sistema reproductor femenino** produce los óvulos en el **ovario.** En algunos animales, como en la rana, durante su crecimiento el óvulo es rodeado por células foliculares. En los mamíferos cada óvulo se desarrolla dentro de un **folículo de Graaf** que aumenta de tamaño a medida que va madurando el huevo y que finalmente se rompe, liberándolo (fig. 10-4*B*). El líquido de estos folículos contiene hormonas importantes para la reproducción (pár. 35-13). Los ovarios de los mamíferos y de algunos otros animales son macizos, los de la rana tienen forma de saco, y los de los insectos están formados por varios ovaríolos tubulares. El óvulo suele adquirir el vitelo cuando todavía se halla en el ovario. Los óvulos maduros se desprenden del ovario y descienden por el **oviducto,** movidos por la acción de los músculos de las paredes de éste o por los cilios que los tapizan interiormente. Las **glándulas** de las paredes del oviducto pueden rodear el huevo de varias substancias, como el albumen (clara de huevo), o la cáscara en los reptiles, aves y otros animales. El extremo in-

---

ferior del conduct
el almacenamiento
nas especies. En l
ta porción del co
serva los huevos
rrollen dentro del
rifican la cópula,
femenino forma l
macho; a veces e
el almacenamiento

10-4 Origen de l

El origen de las c
terés porque éstas
viduos y para tran
de generación en
tinuidad del plasm
mann (1834-1914)
les, o **plasma ger**
cia independiente
cuerpo o **somatop**
ma germinativo d
(soma) y el plasm
viduos. En algun
tinuidad del plasn
Miastor); en ello
mentación del hu
una célula que or
les. En los verteb
rias se inician en
o son transportada
de luego se desar
el pollo y los mar
mo embrionario
ameboides o son
guíneos. En las r
del vitelo, y en l
aparecen en el pe
alantoides y en el
hasta los surcos
dad directa en lo
célula del nuevo a
reditario estableci
inicia su desarroll

En algunos ani
rante el desarroll
tan de tamaño has
a la madurez sexu
tardíamente. Las c
gónadas se multipl
las somáticas (epi

Órganos terminales

Pene

Vagina
(+ ovopositor)

ıtra en la mayoría de ermatozoides salen a o **pene.** Órganos co- ; encuentran en algu- ıayoría de los reptiles ɔrmas que poseen un 7-9) algunos peces y ɔlff que drena los ri- ucto espermático. No uperiores, éste se con- ɔnducto deferente. Las n secreciones que ac- ɔ tienen otras funcio- conducto espermático. ɔstata y las glándulas

emenino produce los ıos animales, como en to el óvulo es rodeado s mamíferos cada óvu- un **folículo de Graaf** nedida que va madu- mente se rompe, libe- ıido de estos folículos ıtes para la reproduc- ɔs de los mamíferos y on macizos, los de la y los de los insectos ɔvaríolos tubulares. El ɔlo cuando todavía se ɔs maduros se despren- ı por el **oviducto,** mo- músculos de las pare- ıue los tapizan interior- s paredes del oviducto varias substancias, co- uevo), o la cáscara en ıimales. El extremo in-

ferior del conducto está ensanchado y sirve para el almacenamiento temporal de los huevos en algunas especies. En los mamíferos y otros animales esta porción del conducto forma el útero, que conserva los huevos en su interior para que se desarrollen dentro del cuerpo. En las especies que verifican la cópula, la parte terminal del conducto femenino forma la **vagina** para recibir el pene del macho; a veces existe un **receptáculo seminal** para el almacenamiento del esperma recibido.

10-4 Origen de las células sexuales

El origen de las células sexuales tiene especial interés porque éstas sirven para formar nuevos individuos y para transmitir los caracteres hereditarios de generación en generación. La teoría de la continuidad del plasma germinativo, de Augusto Weismann (1834-1914), sostiene que las células sexuales, o **plasma germinativo,** contienen una substancia independiente de los agentes externos y del cuerpo o **somatoplasma.** En cada generación el plasma germinativo de los padres produce el cuerpo (soma) y el plasma germinativo de los nuevos individuos. En algunos invertebrados es clara la continuidad del plasma germinativo (*Ascaris, Sagitta, Miastor*); en ellos, desde el principio de la segmentación del huevo puede seguirse el curso de una célula que originará las futuras células sexuales. En los vertebrados, las células germen primarias se inician en lugares distantes y luego migran, o son transportadas, a los surcos germinativos donde luego se desarrollan las gónadas. En la rana, el pollo y los mamíferos se inician en el endodermo embrionario y migran mediante movimientos ameboides o son transportadas en los vasos sanguíneos. En las ranas aparecen en el endodermo del vitelo, y en los embriones de los mamíferos aparecen en el pedúnculo del saco vitelino, en el alantoides y en el intestino, y luego se desplazan hasta los surcos germinativos. Hay una continuidad directa en los cromosomas, con lo que cada célula del nuevo animal contiene el mecanismo hereditario establecido en el huevo **(zigoto)** cuando inicia su desarrollo.

En algunos animales las gónadas aparecen durante el desarrollo embrionario, pero no aumentan de tamaño hasta que los individuos se acercan a la madurez sexual; en otros casos se forman más tardíamente. Las células germen primitivas de las gónadas se multiplican por mitosis, como las células somáticas (epitelio); los cromosomas se dividen longitudinalmente en mitades completamente equivalentes, de manera que cada célula hija reciba idéntica dotación de cromosomas. El núcleo de cada una contiene una dotación doble de cromosomas, el **número diploide,** $2n$ (excepto en algunas abejas macho haploides, etc.). En cada par, un cromosoma procede del progenitor masculino y otro del femenino. Los dos miembros de cada par se denominan **cromosomas homólogos.** Se parecen en tamaño y forma, pero pueden diferir en su contenido genético (cap. 11). Al aproximarse la madurez sexual las células germinales se multiplican rápidamente; se denominan entonces **espermatogonios** en los machos y **oogonios** en las hembras. Sin embargo, antes de ser aptas para la reproducción deben cambiar sus caracteres físicos y fisiológicos.

10-5 Maduración y meiosis

El proceso de transformación de los espermatogonios en espermatozoides y de los oogonios en óvulos constituye la **gametogénesis,** y las células maduras resultantes son los **gametos** (figs. 10-5 a 10-7). Los cambios nucleares que se realizan durante este proceso reciben la denominación de **meiosis.** Los gametos masculinos y femeninos difieren en la forma, tamaño y fisiología, pero los cambios meióticos que experimentan los núcleos son semejantes.

La *meiosis consiste en dos divisiones nucleares* que se suceden sin intervalo, denominadas **primera y segunda división meiótica.** Difieren de la mitosis en dos rasgos importantes: 1) el número final de cromosomas de un gameto es solamente la mitad (el **número haploide,** n) del existente en un espermatogonio u oogonio (o en una célula somática), y la dotación de cromosomas de los gametos maduros sólo posee un miembro de cada pareja de homólogos existente en las células no maduras; 2) en esta reducción, la distribución de los cromosomas se hace al azar, o sea, que cada gameto puede recibir indistintamente *un miembro u otro* de cada pareja. A consecuencia de esto, al unirse en la fecundación dos gametos de sexo opuesto el número de cromosomas del nuevo individuo será el de la especie ($2n$). La manera cómo se dividen y segregan los cromosomas durante la maduración, juntamente con la reunión al azar de los óvulos y espermatozoides en la fecundación, proporciona una base lógica para muchos de los fenómenos de la herencia observados, si se da por supuesto que los cromosomas son portadores de los determinantes, o genes, para los caracteres he-

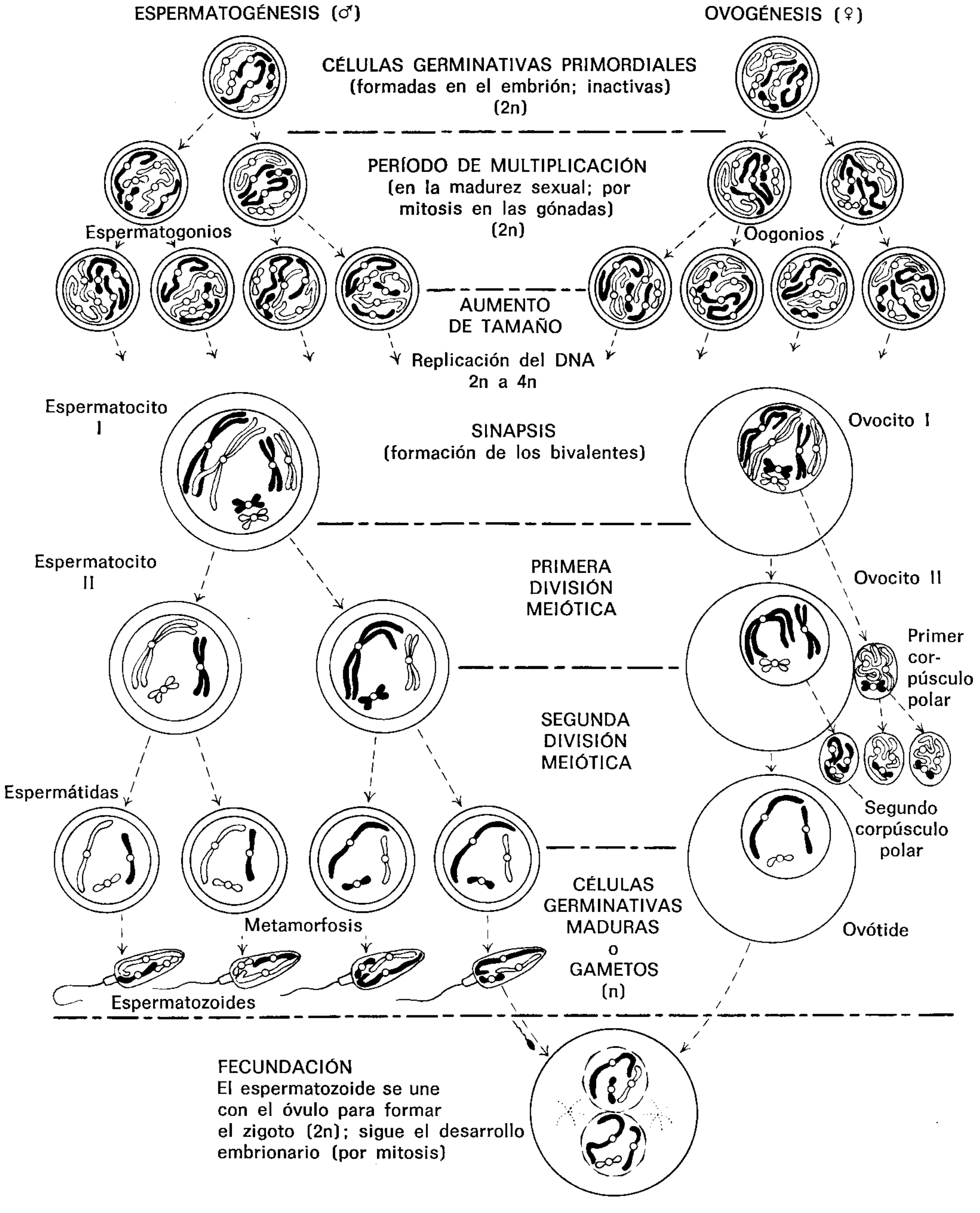
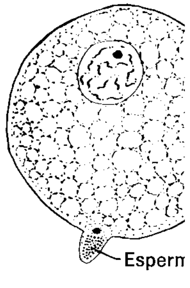

ESPERMATOGÉNESIS (♂)
OVOGÉNESIS (♀)
CÉLULAS GERMINATIVAS PRIMORDIALES
(formadas en el embrión; inactivas)
(2n)
PERÍODO DE MULTIPLICACIÓN
(en la madurez sexual; por
mitosis en las gónadas)
(2n)
Espermatogonios
Oogonios
AUMENTO
DE TAMAÑO
Replicación del DNA
2n a 4n
Espermatocito
I
SINAPSIS
(formación de los bivalentes)
Ovocito I
Espermatocito
II
PRIMERA
DIVISIÓN
MEIÓTICA
Ovocito II
Primer
corpúsculo
polar
SEGUNDA
DIVISIÓN
MEIÓTICA
Espermátidas
Segundo
corpúsculo
polar
CÉLULAS
GERMINATIVAS
MADURAS
o
GAMETOS
(n)
Ovótide
Metamorfosis
Espermatozoides
FECUNDACIÓN
El espermatozoide se une
con el óvulo para formar
el zigoto (2n); sigue el desarrollo
embrionario (por mitosis)

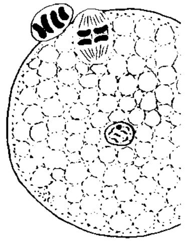
Fig. 10-5 Maduración de las células germen y fecundación; esquemático. El proceso de maduración es similar en los dos sexos en cuanto a las divisiones nucleares y a los cromosomas, pero difiere en lo que se refiere al citoplasma (*izquierda*, macho; *derecha*, hembra). Para cada fase se indica el número de cromosomas (2*n*, etc.). Se supone que la especie tiene 6 cromosomas (número diploide); los cromosomas derivados de la generación anterior se representan en blanco (maternos) y negro (paternos), respectivamente. El cambio del número diploide al número haploide de cromosomas tiene lugar durante la primera división meiótica. Compárese con la figura 3-10 (mitosis) para detalles de las fases en la división.

reditarios. La segreg ción en la recombina rece en los individu pítulo 11).

Los acontecimient los cromosomas du para ambos sexos (i división meiótica cc los estadios desde la en la mitosis (pár. 3 de cromosomas de (rante la primera div 1) los filamentos d ponen los cromosom y los cromosomas s estructuras separada con gránulos espaci collar. La replicació cromosomas constan **tidas hermanas** unic cromosomas de cad **lente,** se alinean má sí. Dado que cada c cromátidas hermana tro cromátidas y se

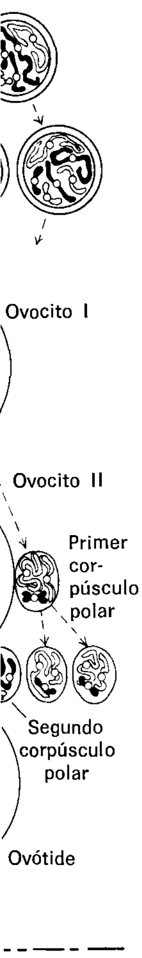
Entrada del
espermatozoid





Segunda divisi
de maduració

Fig. 10-6
ción para l
púsculo po
de fecunda


Ovocito I
Ovocito II
Primer corpúsculo polar
Segundo corpúsculo polar
Ovótide

de madura-
somas, pero
ada fase se
ıas (número
(maternos)
e de cromo-
l0 (mitosis)

reditarios. La segregación al azar explica la variación en la recombinación de los caracteres que aparece en los individuos de la nueva generación (capítulo 11).

Los acontecimientos básicos que tienen lugar en los cromosomas durante las meiosis son iguales para ambos sexos (fig. 10-5). Tanto en la primera división meiótica como en la segunda se suceden los estadios desde la profase hasta la telofase como en la mitosis (pár. 3-10). La reducción del número de cromosomas de diploide a haploide ocurre durante la primera división meiótica. En la *profase I,* 1) los filamentos difusos de cromatina que componen los cromosomas de la interfase se engrosan, y los cromosomas se hacen visibles en forma de estructuras separadas. Parecen largos y filiformes, con gránulos espaciados como las cuentas de un collar. La replicación del DNA es completa, y los cromosomas constan de un par idéntico de **cromátidas hermanas** unidas por el centrómero. 2) Los cromosomas de cada par homólogo, llamado **bivalente,** se alinean más o menos paralelamente entre sí. Dado que cada cromosoma homólogo posee dos cromátidas hermanas, cada bivalente contiene cuatro cromátidas y se denomina **tétrada** ($4n$). El centrómero de cada cromosoma no se divide por entonces y es compartido por las cromátidas hermanas. 3) Los pares de cromosomas se acortan y engrosan y se entrelazan formando una **sinapsis.** Puede ocurrir el **entrecruzamiento** (pár. 11-16). Una porción de una cromátida del cromosoma paterno se cambia por una cromátida del cromosoma materno. Esto produce cromosomas con una mezcla de genes paternos y maternos. 4) Los cromosomas homólogos se separan, pero permanecen unidos en puntos específicos denominados **quiasmas,** donde probablemente ha tenido lugar el entrecruzamiento de los genes (fig. 11-8; pár. 11-16). Las cromátidas de cada cromosoma son ahora claramente visibles, pero ya no son idénticas al tener sus partes cambiadas. Los centrómeros permanecen sin dividirse. 5) Los cromosomas se engruesan y los quiasmas se desvanecen. El nucleolo y la membrana nuclear desaparecen y las tétradas se desplazan hacia la placa ecuatorial. En la *metafase I* se forma el huso con los bivalentes dispuestos al azar en la placa ecuatorial, y los centrómeros de los dos cromosomas homólogos se orientan hacia polos opuestos. En la *anafase 1* un par materno va hacia un polo del huso y el par paterno hacia

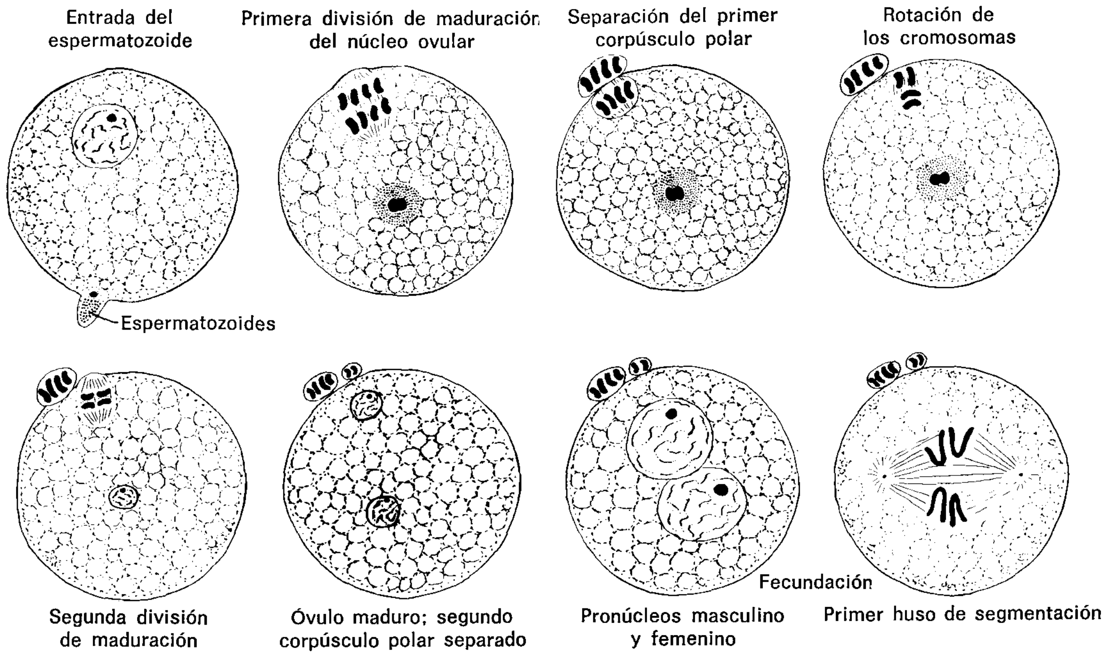

Entrada del espermatozoide
Primera división de maduración del núcleo ovular
Separación del primer corpúsculo polar
Rotación de los cromosomas
Espermatozoides
Fecundación
Segunda división de maduración
Óvulo maduro; segundo corpúsculo polar separado
Pronúcleos masculino y femenino
Primer huso de segmentación

Fig. 10-6 Maduración del óvulo, entrada del espermatozoide, unión de los pronúcleos y preparación para la primera segmentación en el gusano cilíndrico *Ascaris megalocephala.* (El primer corpúsculo polar es desplazado fuera de la superficie celular del óvulo por la elevación de la capa de fecundación.)

el opuesto. Esto es la **segregación.** La segregación de los distintos bivalentes es al azar: por segregación independiente. Las cromátidas maternas de un bivalente pueden migrar al huso con cromátidas maternas *o* paternas de otro bivalente. Así, algunos pares maternos y algunos paternos de cromátidas se dirigen a un polo y los de origen opuesto al otro. La segregación de los cromosomas tiene una gran importancia porque contribuye a la variabilidad genética. En especies como la humana, con 23 pares de cromosomas homólogos, la posibilidad de que dos espermatozoides tengan cromosomas idénticos es de 2^{23}. En la *telofase 1* y en la *interfase* la célula puede o no dividirse. En las células eucarióticas a menudo no se forma ninguna pared celular ni membrana nuclear, y los cromosomas pueden entrar directamente en la segunda división meiótica.

En la *segunda división meiótica* se forma otra vez el huso y los cromosomas se disponen ecuatorialmente. Los centrómeros se dividen y se separan las cromátidas hermanas, que ahora se dirigen como cromosomas distintos a los polos opuestos de la célula. El citoplasma se divide y los cromosomas se alargan. El resultado de las dos divisiones meióticas es la formación de cuatro células, cada una con *n* cromosomas, el número haploide. De cada par de cromosomas homólogos cada célula contiene un representante de cada par.

10-6 Espermatogénesis

Cuando un macho alcanza la madurez sexual, los espermatogonios de los testículos se multiplican por mitosis numerosas veces; después se inicia la espermatogénesis. Los espermatogonios aumentan de tamaño, convirtiéndose en **espermatocitos de primer orden.** Cada espermatocito de primer orden sufre entonces la primera división meiótica (2*n* a *n*) y da origen a dos **espermatocitos de segundo orden** (cada uno con *n* cromosomas pero duplicados). Estos se dividen a su vez (segunda división meiótica) para formar las **espermátidas,** cada una con un número haploide de cromosomas.

Después de la segunda división, las espermátidas experimentan una **maduración.** Expulsan gran parte del citoplasma, el núcleo se concentra en una pequeña cabeza (intensamente tingible) que contiene la masa del DNA haploide y el **acrosoma,** generalmente en la punta del espermatozoide, con lisinas (enzima) para disolver la membrana del óvulo. Detrás de la cabeza se halla una pieza media con uno o dos centriolos y mitocondrios muy enrollados (o un mitocondrio) que son los que suministran la energía necesaria para el movimiento de la cola flagelar recién formada. Este es el gameto masculino maduro o **espermatozoide.** La maduración y la metamorfosis suelen completarse antes de que el espermatozoide sea expulsado del testículo (fig. 10-7).

10-7 Ovogénesis

Las gónadas de las hembras producen menos células sexuales que las de los machos. El óvulo adquiere la mayor parte de sus caracteres físicos antes de la maduración. En el ovario los oogonios se convierten en **ovocitos de primer orden,** creciendo a menudo por adición de vitelo. La sinapsis, la formación de los bivalentes y la reducción cromosómica ocurren como en los machos; el huso se forma cerca del límite de la célula. Por tanto, en la primera división meiótica virtualmente todo el citoplasma subsiste con un núcleo para formar el

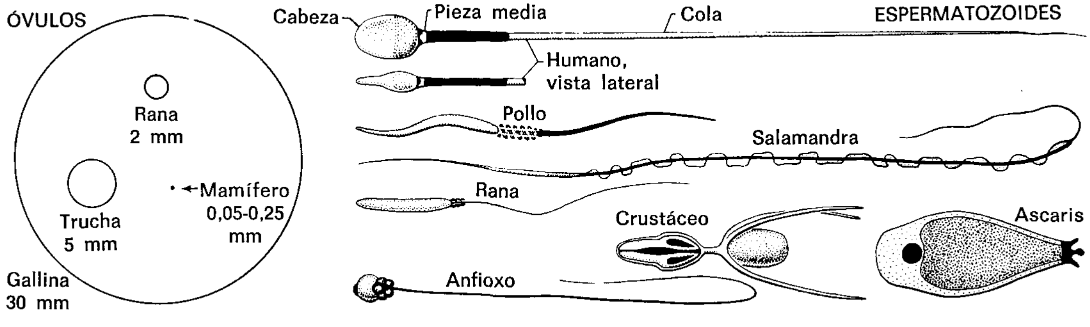


Fig. 10-7 Gametos de varios animales. Óvulos; tamaño natural, diámetro en milímetros. Espermatozoides, muy aumentados, pero no a la misma escala. *(Principalmente según Retzius.)*

---

ovocito de segun
superficie de la c
polar microscópi
visión meiótica e
la **ovótide,** y el c
segundo corpúscu
ca de una ovótide
como en la esperr
en la posición de
en un gameto fen
produce un solo
nucleares que prc
polares son equiv
espermatozoides
meiosis puede oc
óvulo ya ha sido
permatozoide per
para completarse.

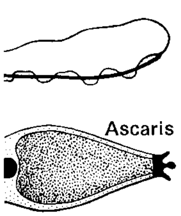
Durante el pro
macena los mater
embrionario. Los
no dirigidos por
de estos material
mular vitelo, por
con vistas a las fu
tan grandes canti
van **cromosomas**
ovocitos de salam
síntesis activa de
y se denominan
doble hélice de I
también activo y
dida que la madu
mas se contraen y
ficie del óvulo. D
ras proteínas se
macenado y de
cree que los patro
para actuar en es
eliminación de u
proceso puede dep
externa del óvulo,

El óvulo está p
fluir en la embrio
les presentan **pol**
largo del eje ante
de el polo animal
tablece la direcció
subsecuente difere
rante el crecimien
y puede ser una p
10-15), dado que
desplazado los co

ito de primer orden
visión meiótica (2*n*
atocitos de segundo
somas pero duplica-
ez (segunda división
ermátidas, cada una
omosomas.
isión, las espermáti-
ción. Expulsan gran
se concentra en una
tingible) que con-
le y el **acrosoma,** ge-
ermatozoide, con li-
membrana del óvulo.
una pieza media con
ondrios muy enrolla-
son los que suminis-
el movimiento de la
. Este es el gameto
tozoide. La madura-
en completarse antes
a expulsado del tes-

producen menos cé-
machos. El óvulo ad-
us caracteres físicos
l ovario los oogonios
primer orden, crecien-
vitelo. La sinapsis, la
la reducción cromo-
machos; el huso se
célula. Por tanto, en
virtualmente todo el
úcleo para formar el

ERMATOZOIDES



os. Esperma-
)

ovocito de segundo orden; el otro núcleo pasa a la superficie de la célula como un **primer corpúsculo polar** microscópico. Igualmente, en la segunda división meiótica el citoplasma con un núcleo forma la **ovótide,** y el otro núcleo pasa al exterior como **segundo corpúsculo polar.** La dotación cromosómica de una ovótide resulta de la segregación al azar, como en la espermátida. Mediante un ligero cambio en la posición del núcleo, la ovótide se transforma en un gameto femenino u **óvulo.** Así cada oogonio produce un solo óvulo; no obstante, las divisiones nucleares que producen el óvulo y los corpúsculos polares son equivalentes a las que dan lugar a los espermatozoides (fig. 10-5). Según las especies, la meiosis puede ocurrir en el ovario, o cuando el óvulo ya ha sido expulsado, o requiere que el espermatozoide penetre en el citoplasma del óvulo para completarse.

Durante el proceso de maduración, el óvulo almacena los materiales necesarios para el desarrollo embrionario. Los primeros estadios embrionarios, no dirigidos por los genes nucleares, dependerán de estos materiales almacenados. Además de acumular vitelo, por productos nucleares aumentarán con vistas a las futuras divisiones mitóticas. Se juntan grandes cantidades de DNA y RNA. Se observan **cromosomas plumosos,** especialmente en los ovocitos de salamandra. Se cree que representan la síntesis activa de RNAm por los patrones de DNA y se denominan así por sus asas ahuecadas de la doble hélice de DNA. El nucleolo del ovocito es también activo y produce RNA ribosómico. A medida que la maduración se completa, los cromosomas se contraen y se desplazan cerca de la superficie del óvulo. Durante la fecundación, las primeras proteínas se construyen a partir del RNA almacenado y de las reservas de aminoácidos. Se cree que los patrones de RNA mensajero se liberan para actuar en ese momento, tal vez mediante la eliminación de una proteína «enmascarante». El proceso puede depender de la reacción de la capa externa del óvulo, la **corteza.**

El óvulo está preparado de otro modo para influir en la embriogénesis. Todos los óvulos animales presentan **polaridad,** una diferenciación a lo largo del eje anteroposterior que se extiende desde el polo animal al vegetativo. La polaridad establece la dirección de la futura segmentación y subsecuente diferenciación del embrión. Surge durante el crecimiento y la diferenciación del ovocito y puede ser una propiedad de la capa cortical (pár. 10-15), dado que persiste después de que se hayan desplazado los componentes visibles del óvulo por centrifugación. En los equinodermos y moluscos viene impuesto por el punto de fijación del ovocito a la pared del ovario, por donde entran los suministros. Este punto llega a ser el polo vegetativo. No obstante, en muchos animales, incluidos los mamíferos, no hay una influencia evidente del ovario en la polaridad.

10-8 Gametos

Los gametos de los distintos animales difieren en forma y tamaño, y los de los dos sexos, en cualquier especie, son completamente diferentes. El óvulo (si no se consideran las cubiertas o cáscaras) es esférico u oval e inmóvil y puede contener vitelo para alimentar al individuo que tiene que desarrollarse. Los mayores óvulos son los de algunos tiburones (180 por 140 mm); el óvulo humano tiene sólo 0,15 mm de diámetro, y los óvulos de algunos invertebrados son todavía menores. Los espermatozoides son móviles y pueden nadar en los líquidos. Suelen ser filiformes, pero también los hay ameboides y de otras formas particulares. Sus dimensiones suelen ser microscópicas; los del hombre tienen de 52 a 62 µm de longitud, pero los de un sapo *(Discoglossus)* miden 2000 µm (2 mm). El espermatozoide suele tener un tamaño muy inferior al del óvulo de su misma especie; en los gametos humanos la relación es aproximadamente de 1 a 195 000. Los óvulos humanos necesarios para producir la población actual de la Tierra, que es de unos 4000 millones de individuos, cabrían en un sombrero de copa, y los espermatozoides necesarios para fecundarlos cabrían en un dedal.

10-9 Fecundación

La unión de un espermatozoide maduro y de un óvulo constituye la **fecundación,** y la célula resultante es el **zigoto.** La fusión de dos núcleos haploides (n) forma el zigoto que tiene el número diploide ($2n$) de la especie. La fecundación comprende la penetración del espermatozoide y, también, procesos fisiológicos que afectan al óvulo y al espermatozoide. La fecundación constituye un proceso irreversible y generalmente específico de la especie, ya que solamente en casos excepcionales un espermatozoide «extraño» es capaz de fecundar un óvulo. La fecundación estimula la segmentación y desarrollo del huevo, y al mismo tiempo determina la combinación de los caracteres hereditarios de ambos progenitores. Según las especies, el espermatozoide penetra en el óvulo en distintas fases de maduración, pero la fusión de los núcleos espermático y ovular solamente tiene lugar después de terminada la ovogénesis. En algunos invertebrados tiene lugar la fecundación en el primer estadio del ovocito de primer orden, en la mayoría de los mamíferos en la segunda metafase y en los cnidarios y equinodermos en el estadio del pronúcleo femenino. Se producen substancias en la superficie de los gametos que facilitan su unión. Por ejemplo, en los erizos de mar, se libera fertilizina (una glucoproteína) a partir de la capa gelatinosa del óvulo. Está interactúa con una substancia de la superficie del espermatozoide denominada **antifertilizina** (una proteína ácida) de un modo que sugiere una reacción antígeno-anticuerpo. Parece que la fertilizina activa al espermatozoide y contribuye a que se fije a la superficie del óvulo. Tiende también a protegerla de los espermatozoides extraños. Se han demostrado reacciones comparables en otros animales. Muchas clases de espermatozoides producen **lisinas espermáticas** (enzimas semejantes a lisosomas) que contribuyen en la penetración de la superficie del óvulo. Se encuentran en la vesícula **acrosómica** de la punta de la cabeza del espermatozoide o en otras partes (figura 10-8).

Los estudios sobre la fecundación se han centrado en el óvulo del erizo de mar, pero los hallazgos pueden aplicarse también a otros animales. Después de la fecundación tienen lugar una serie de cambios en el interior del óvulo: 1) Hay un im-

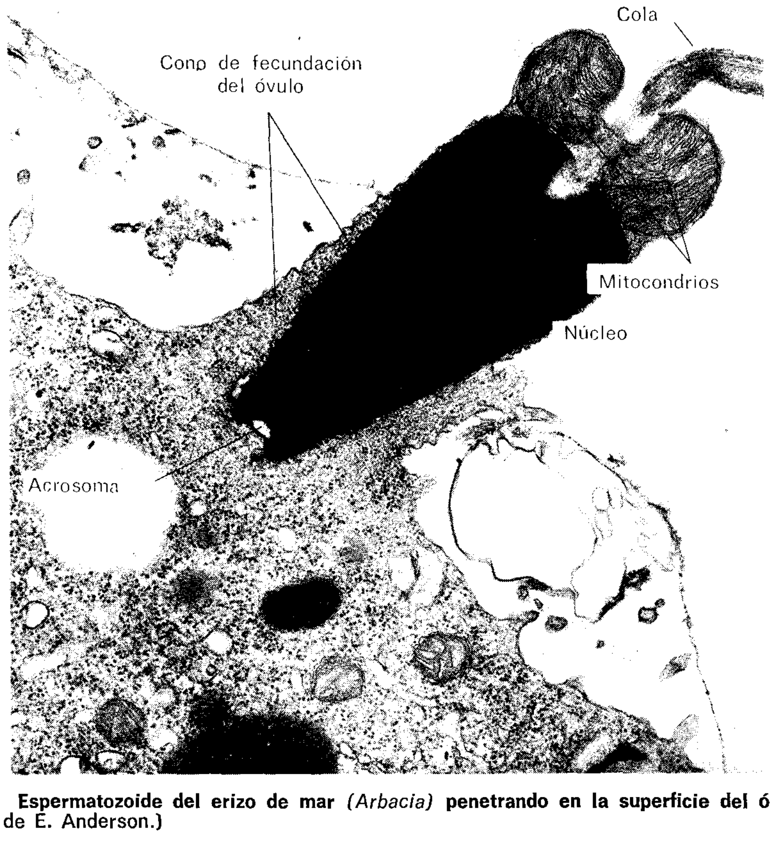


Fig. 10-8 Espermatozoide del erizo de mar *(Arbacia)* penetrando en la superficie del óvulo. (Por cortesía de E. Anderson.)

---

portante cambi
bios de permea
y activa reorg
denominada **re**
tiende por toda
de color y se
fecundación. E
viene la fusión
gránulos cortic
membrana vitel
la membrana se
los gránulos se
porción se func
perficie inferior
contribuye a bl
permanece en l
agua y forma l
copolisacárida),
buye en la for
rivitelino, entre
ción. Aunque la
ción suele bloq
en algunos óvu
seen mucho vit
mia. 3) Un **con**
del citoplasma d
de. 4) El óvulo
de respiración a
dían la síntesis
res de energía so
sis de DNA. 5)
nino se aproxim
segmentación. El
lo (pár. 3-9) nece
el centríolo del

Algunos anima
den autofecunda
fecundación cru
procedentes de
mente, los anim
los y los esperma
se forman simult

En la **fecunda**
espermatozoides
agua (muchos in
nos); 2) el mach
por ejemplo sob
óvulos y los esp
o 3) la expulsió
matozoides se v
y sapos). En la **fe**
loca paquetes de
sobre el fondo d

n antígeno-anticuer-
ctiva al espermato-
e a la superficie del
egerla de los esper-
mostrado reacciones
s. Muchas clases de
as espermáticas (en-
que contribuyen en
e del óvulo. Se en-
mica de la punta de
o en otras partes (fi-

lación se han centra-
nar, pero los hallaz-
n a otros animales.
enen lugar una serie
vulo: 1) Hay un im-

el óvulo. (Por

portante cambio en la membrana del óvulo y cambios de permeabilidad. 2) Tiene lugar una extensa y activa reorganización de la corteza del óvulo denominada **reacción cortical.** Rápidamente se extiende por toda la superficie del óvulo un cambio de color y se forma una **capa** (o membrana) **de fecundación.** En la formación de esta capa interviene la fusión de las membranas que rodean a los **gránulos corticales** de la corteza del óvulo con la membrana vitelina del mismo (fig. 10-9). Entonces la membrana se alza lentamente y el contenido de los gránulos se dispone de diferentes maneras: una porción se funde como una película sobre la superficie inferior de la membrana vitelina y allí contribuye a bloquear a los espermatozoides; otra permanece en la superficie del óvulo, absorbe el agua y forma la **capa hialina** (principalmente mucopolisacárida), muy adherente; el tercero contribuye en la formación de líquido del espacio perivitelino, entre la capa hialina y la de fecundación. Aunque la elevación de la capa de fecundación suele bloquear a los demás espermatozoides, en algunos óvulos, especialmente en los que poseen mucho vitelo, puede producirse la **polispermia.** 3) Un **cono de fecundación,** una proyección del citoplasma del óvulo, engloba al espermatozoide. 4) El óvulo se activa metabólicamente; su tasa de respiración aumenta. Los obstáculos que impedían la síntesis proteínica y los sistemas liberadores de energía son eliminados; se estimula la síntesis de DNA. 5) Los **pronúcleos** masculino y femenino se aproximan y se fusionan y comienza la segmentación. El espermatozoide aporta el centríolo (pár. 3-9) necesario para la formación del huso; el centríolo del óvulo deja de funcionar.

Algunos animales monoicos o hermafroditas pueden autofecundarse; pero lo más frecuente es la **fecundación cruzada,** la combinación de gametos procedentes de dos distintos individuos. Generalmente, los animales monoicos producen los óvulos y los espermatozoides en distinta época, pero si se forman simultáneamente suelen ser autoestériles.

En la **fecundación externa** 1) los huevos y los espermatozoides son expulsados libremente en el agua (muchos invertebrados, algunos peces marinos); 2) el macho y la hembra están muy juntos, por ejemplo sobre un nido, cuando expulsan los óvulos y los espermatozoides (lampreas, trucha), o 3) la expulsión simultánea de huevos y espermatozoides se verifica durante un abrazo (ranas y sapos). En la **fecundación interna** 4) el macho coloca paquetes de espermatozoides (espermatóforos) sobre el fondo de un estanque o río y uno o más de ellos pasan al receptáculo seminal de la hembra (salamandras acuáticas), o los espermatóforos son depositados en la cavidad del manto de la hembra (cefalópodos); 5) mediante copulación, los espermatozoides pasan del macho a la vagina de la hembra para fecundar más tarde el óvulo en los conductos reproductores (nematodos, algunos moluscos, lombrices de tierra, la mayoría de los artrópodos, algunos peces, todos los reptiles, aves y mamíferos). Son muchas las especies acuáticas que practican la fecundación interna, y ésta es necesaria en todas las terrestres, ya que los espermatozoides sólo pueden desplazarse en un medio líquido. En los vertebrados de fecundación interna, el espermatozoide asciende por el oviducto, donde el huevo suele ser fecundado.

10-10 Tipos especiales de reproducción sexual

El desarrollo de un óvulo sin entrada de un espermatozoide se denomina **partenogénesis** (gr. *parthenos,* virgen + *genesis,* origen). Se presenta más comúnmente en invertebrados como los rotíferos (figura 19-17), pulgones y trips, algunos coleópteros, muchas hormigas, abejas y avispas, y algunos crustáceos; en algunos rotíferos y trips se desconocen los machos. Entre los vertebrados se conoce la partenogénesis en las lagartijas europeas *(Lacerta)* y los lagartos de cola de látigo de América del Norte *(Cnemidophorus).* Los áfidos presentan una serie de generaciones de hembras partenogenéticas durante la primavera y el verano, pero más adelante ambos sexos se producen por partenogénesis (figura 25-32). En las abejas, la reina produce huevos fecundados (con espermatozoides de su receptáculo seminal) que se desarrollan en hembras, obreras o reinas; pero también pone huevos no fecundados que producen machos o zánganos haploides (n) (pár. 25-18).

Las larvas de la cecidomia *Miastor* producen huevos que se desarrollan partenogenéticamente, produciendo otras larvas. En las duelas del hígado (TREMATODOS) una fase larvaria, el esporocisto, produce huevos no fecundados que dan lugar a otra fase denominada redia (pár. 18-10). Estos ejemplos de partenogénesis en las larvas recibe el nombre de **pedogénesis.**

Los huevos maduros de algunos erizos de mar, de las ranas y de otros animales, que normalmente son fecundados, por la acción de determinados estímulos pueden desarrollarse por **partenogénesis artificial,** como demostró Jacques Loeb en el año

1900. Los estímulos empleados son: una sacudida, calor, ácidos orgánicos diluidos y soluciones hipertónicas (agua con concentraciones salinas superiores a lo normal). Pinchando miles de huevos de rana con agujas, Loeb provocó el desarrollo de numerosos huevos y obtuvo más de 200 renacuajos, consiguiendo casi un centenar de individuos (de ambos sexos) hasta o más allá de la metamorfosis. Las ranas así obtenidas eran diploides en su número de cromosomas porque no habían experimentado la división de reducción (véase párrafo 10-5). Los métodos para provocar la partenogénesis artificial son distintos, pero todos los que son eficaces determinan el mismo resultado: la activación del huevo.

La **poliembrionía** consiste en la producción de dos o más individuos a partir de un solo huevo, por separación de las células en las primeras fases del desarrollo. Esto ocurre en los casos de gemelos idénticos en el hombre, también en algunos armadillos (4 individuos por huevo), en los briozoos y en algunos HIMENÓPTEROS parásitos. En este último grupo algunos huevos producen un solo embrión, mientras que otros producen de 8 a unos 1000.

10-11 Reproducción en general

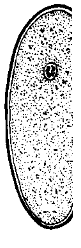
La mayoría de las especies tienen un **período de reproducción** definido. En las regiones frías y templadas éste suele ser en primavera o en verano, cuando el alimento es abundante y son favorables otras condiciones necesarias para la supervivencia de la prole. Muchos invertebrados no se reproducen hasta que la temperatura ambiental alcanza un mínimo. Otras especies están influidas por la clase de alimento disponible. En algunas aves y mamíferos el aumento de la duración del día actúa sobre las gónadas, a través de la hipófisis, induciendo la cría.

En algunos animales, las condiciones favorables para el apareamiento puede que no coincidan con las mejores condiciones para el desarrollo y nacimiento de la cría. Por tanto puede haber un retraso entre el apareamiento y la fecundación o el desarrollo del embrión. El esperma puede almacenarse en el conducto reproductor, a veces en estructuras especiales, como en algunas salamandras, en las aves y en los murciélagos. Los canguros hembra se aparean inmediatamente después de haber dado a luz y mientras amamantan a la cría. El embrión resultante, en el estadio de blastocisto (pár. 10-18), permanece en estado latente y libre en la cavidad uterina, preparado para desarrollarse más cuando disminuyan las demandas de atención por parte de la cría, haya una inesperada pérdida de la cría o sea necesaria una brusca prolongación del esfuerzo reproductor. Los canguros pueden tener un blastocisto en diapausa, una cría en la bolsa y un lactante fuera de ella.

La mayor parte de los animales son **ovíparos;** las hembras ponen huevos (fig. 10-9), de los que luego emergen los nuevos individuos. Muchos invertebrados acuáticos, casi todos los insectos, los peces, anfibios y todas las aves, son ovíparos. Otros animales paren hijos vivos. Algunos de éstos son **ovovivíparos;** producen huevos con mucha yema, que se desarrollan dentro de los oviductos («útero») de la hembra. Ciertos insectos, tiburones, y el celacanto *Latimeria,* lagartos y serpientes constituyen ejemplos de ello. Los mamíferos y algunos otros animales *(Peripatus, Salpa)* son **vivíparos;** producen pequeños huevos que se conservan y nutren en el útero de la hembra.

El **número de huevos** producidos por cada hembra durante el período de reproducción es inversamente proporcional a la probabilidad media de supervivencia de la descendencia hasta alcanzar la madurez. El número es mayor en los casos en que la supervivencia es más difícil. Algunos parásitos producen varios millones de huevos, el pez luna *(Mola mola)* hasta 28 000 000, el bacalao hasta 9 000 000 al año; una trucha de arroyo, hasta 500; la codorniz unos 14, el petirrojo, de 3 a 5; un ciervo o un carnero, 1 ó 2, y el caballo, solamente 1. Algunas especies verifican varias puestas o crías sucesivamente. La **velocidad de desarrollo** hasta el nacimiento es bastante constante en las aves y en los mamíferos, pero en otros animales varía según la temperatura ambiente y otras condiciones. El tiempo necesario es aproximadamente característico de cada especie, y va desde unas pocas horas o días en algunos invertebrados hasta muchos meses en los mayores mamíferos, 9 meses en el hombre y 20 en el elefante.

Es frecuente que los animales tengan **costumbres reproductoras** especiales, que contribuyen al mayor éxito de la reproducción. Entre ellas se halla el tejo, que reúne a los sexos para el apareamiento, el empleo de nidos para proteger los huevos y los cuidados de los progenitores a los huevos o a los pequeños. Las hembras de algunos crustáceos, insectos y arañas, y los individuos de uno u otro sexo en ciertos peces y anfibios, llevan los huevos sobre el cuerpo o en bolsas. Las aves se sientan encima



INSECT

Fig. 10-

de los huevos y lo
po de los padres
vos a velocidad
consigue un resul
rrollo dentro del
ñas, avispas y ab
nido; los termes
protegen a las la
pequeñuelos de l
gido por sus pad
alimentan de la
mamarias de la m

10-12 Proporció

La relación nu
pecie constituye
ricamente debería
metos productore
realidad, o bien
o la mortalidad
posteriores es dis
de machos es mu
natal como en e
sexos tiene impo
sería beneficioso
ducción de más

El punto de parti
vo individuo por
activado o **zigoto.**

do latente y libre
para desarrollarse
andas de atención
nesperada pérdida
usca prolongación
nguros pueden te-
na cría en la bolsa

ales son **ovíparos;**
10-9), de los que
iduos. Muchos in-
s los insectos, los
on ovíparos. Otros
unos de éstos son
con mucha yema,
viductos («útero»)
iburones, y el cela-
bientes constituyen
s y *algunos otros*
vivíparos; produ-
servan y nutren en

dos por cada hem-
oducción es inver-
abilidad media de
a hasta alcanzar la
n los casos en que
Algunos parásitos
uevos, el pez luna
el bacalao hasta
arroyo, hasta 500;
, de 3 a 5; un cier-
ballo, solamente 1.
as puestas o crías
desarrollo hasta el
e en las aves y en
imales varía según
as condiciones. El
damente caracterís-
e unas pocas horas
hasta muchos me-
9 meses en el hom-

tengan **costumbres**
ntribuyen al mayor
e ellas se halla el
ra el apareamiento,
er los huevos y los
los huevos o a los
unos crustáceos, in-
de uno u otro sexo
an los huevos sobre
s se sientan encima

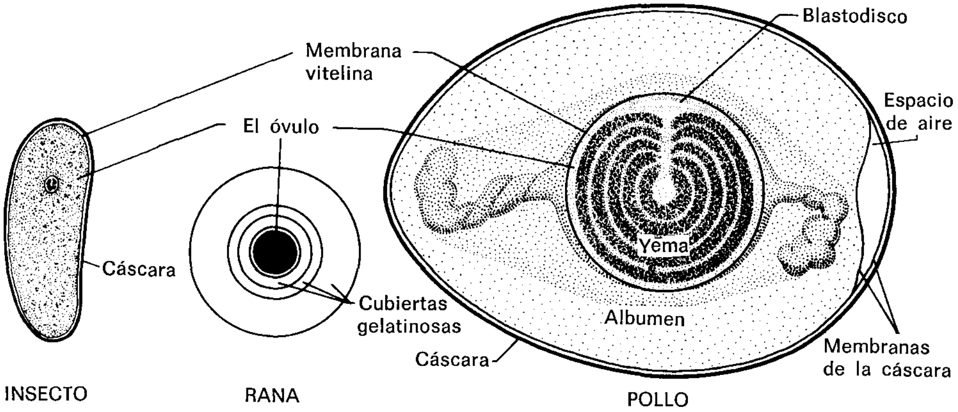


Fig. 10-9 Cubiertas protectoras de algunos huevos de animales.

de los huevos y los incuban, y así el calor del cuerpo de los padres determina el desarrollo de los huevos a velocidad uniforme. En los mamíferos se consigue un resultado semejante mediante el desarrollo dentro del cuerpo de la madre. Algunas arañas, avispas y abejas disponen de alimento en su nido; los termes y las abejas sociales alimentan y protegen a las larvas en sus nidos coloniales; los pequeñuelos de las aves reciben el alimento recogido por sus padres, y los mamíferos jóvenes se alimentan de la leche segregada por las glándulas mamarias de la madre.

10-12 Proporción de los sexos

La relación numérica entre los sexos de una especie constituye la proporción de los sexos. Teóricamente debería haber el mismo número de gametos productores de hembras que de machos. En realidad, o bien se producen en número diferente o la mortalidad en la fase embrionaria o en fases posteriores es distinta. En el hombre la mortalidad de machos es muy elevada tanto en el período prenatal como en el posnatal. La proporción de los sexos tiene importancia en la cría de animales, y sería beneficioso si pudiera conseguirse la producción de más hembras.

Desarrollo

El punto de partida para la producción de un nuevo individuo por reproducción sexual es el huevo activado o **zigoto.** Mediante repetidas divisiones mitóticas se producen numerosas células que se diferencian para producir los tejidos y órganos del individuo en desarrollo o **embrión.** La ciencia que estudia este tema es la **embriología.** A continuación nos referiremos al principio del desarrollo en la rana (figs. 10-14) y mencionaremos algunos rasgos del de las salamandras, aves y mamíferos.

10-13 Segmentación y formación de la blástula

Poco después de que un óvulo es fecundado, el zigoto unicelular se divide en dos células; estas dos se dividen en cuatro, y así sucesivamente. Este proceso de **segmentación** divide la substancia del huevo en un número creciente de pequeñas células o **blastómeros,** cada uno de los cuales tiene el mismo número de cromosomas. Las divisiones de segmentación son excepcionales porque no están separadas por períodos de crecimiento celular; la masa del zigoto es la misma al principio de la segmentación y al final. La distribución del tamaño de las células y la clase de división está en función de la cantidad y distribución del vitelo. La segmentación se denomina **holoblástica** cuando toda la célula huevo se divide; es **meroblástica** cuando sólo se divide una parte de la célula, como en el pollo (pár. 14-6; fig. 10-10).

A medida que progresa la segmentación, las células se disponen de manera que forman una pelota vacía o **blástula,** dentro de la cual aparece la cavidad de segmentación o **blastocele** (fig. 10-10). Entonces pueden distinguirse dos regiones principales: un polo o **hemisferio animal** superior, constituido por células pequeñas y oscuras, que contie-

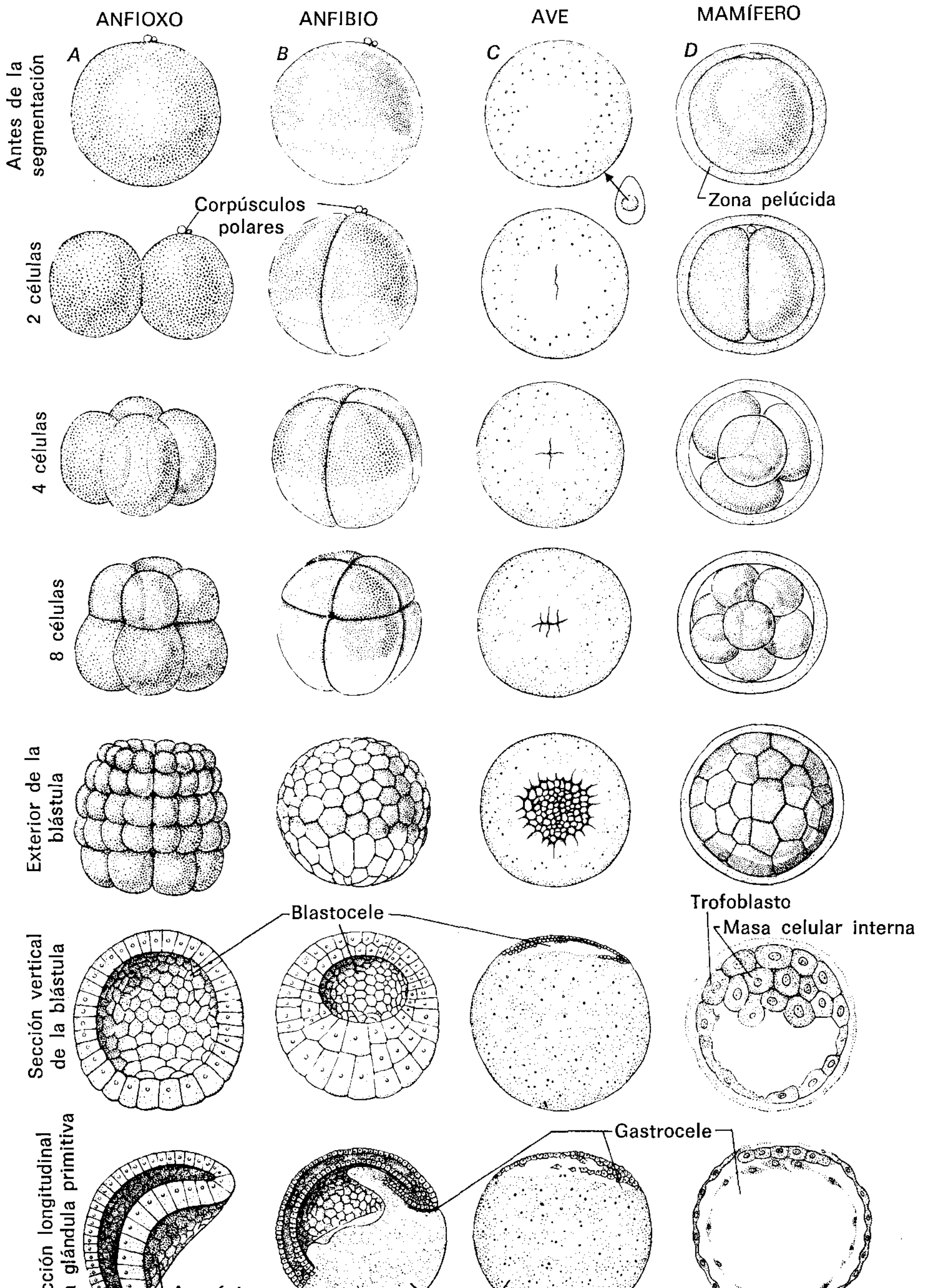

ANFIOXO
ANFIBIO
AVE
MAMÍFERO
Antes de la segmentación
A
B
C
D
Corpúsculos polares
Zona pelúcida
2 células
4 células
8 células
Exterior de la blástula
Blastocele
Trofoblasto
Masa celular interna
Sección vertical de la blástula
Gastrocele
Sección longitudinal de la glándula primitiva
Arquénteron
Vitelo

Fig. 10-10 Fases de segmentación y de gastrulación en huevos de cordados. *A.* ANFIOXO, segmentación holoblástica, poco vitelo; diámetro del huevo, 0-1 mm. *(Según Hatschek.)* *B.* ANFIBIO (rana), segmentación holoblástica modificada, mucho vitelo; diámetro, 2 mm. *(Distintos autores.)* *C.* AVE, segmentación meroblástica discoidal en el pequeño blastodisco; gran masa de vitelo; diámetro 30 mm. *(Según Blount; y Patten, Early embriology of the chick, McGraw-Hill Book Company.)* *D.* MAMÍFERO, segmentación holoblástica prácticamente sin vitelo; en la blástula se forma un trofoblasto externo y una masa interna de células; la gástrula formada por emigración de células endodérmicas de la masa celular interna (involución); al principio de la segmentación el huevo está rodeado por la zona pelúcida que posteriormente desaparece. *(Según Gregory; y Patten, Embryology of the pig, McGraw-Hill Book Company.)*

ne poco vitel
de células m
gránulos de vi
ginal de célul

10-14 Gástru

A medida que
se, comienza a
lución directa
media luna g
de la corteza
los primeros
Se forma una
se forma por
poro, que deri
hemisferio aní
más rapidez q
tivo, más gran
abertura se ex
finalmente for
el **blastóporo,**
misferio veget
yendo cada ve
se denomina **e**
embrión, las c
blastóporo y f
que se va agra
la cavidad del
plegamiento se
que el arquént
obliterando gr
ginación se re
masa total del
cimiento no fc
ción. La gást
1) una capa e
células del hen
de **endodermo**
las del hemisfe
cera capa, el
contiene en es
puede denomi
parte del meso
bre los labios
obstante, la po
desplaza hacia
cedida por el n
la cabeza. Esta
que se formará
todermo produ
el sistema nerv

interna

, segmen-
O (rana),
C. AVE,
diámetro
pany.) D.
un trofo-
e células
el huevo
y *Patten,*

ne poco vitelo, y un **hemisferio vegetativo** opuesto, de células mayores y de color pálido, ricas en gránulos de vitelo. Entre ellos existe una **zona marginal** de células de tamaño medio.

10-14 Gástrula

A medida que las células continúan multiplicándose, comienza a producirse un enrollamiento o **involución** directamente por debajo del centro de la media luna gris, un área claramente pigmentada de la corteza del huevo, importante porque dirige los primeros estadios del desarrollo (pár. 10-15). Se forma una estrecha abertura, y el pliegue que se forma por encima es el **labio dorsal del blastóporo,** que deriva de la media luna. Las células del hemisferio animal se desplazan hacia dentro con más rapidez que las células del hemisferio vegetativo, más grandes y escasas y ricas en vitelo. La abertura se extiende lateralmente y hacia abajo y finalmente forma un anillo de tejido involucionado, el **blastóporo,** que se desplaza por encima del hemisferio vegetal, cargado de vitelo, y lo va incluyendo cada vez más. Este proceso de crecimiento se denomina **epibolia.** Una vez en el interior del embrión, las células involucionadas se alejan del blastóporo y forman las paredes de una cámara que se va agrandando, el **arquénteron** (gastrocele), la cavidad del intestino primitivo. El proceso de plegamiento se denomina **invaginación.** A medida que el arquénteron se agranda, el blastocele se va obliterando gradualmente. La epibolia y la invaginación se realizan sin que haya cambios en la masa total del embrión, lo que indica que el crecimiento no forma parte del proceso de gastrulación. La gástrula completa está constituida por 1) una capa externa de **ectodermo,** formada por células del hemisferio animal, 2) una capa interna de **endodermo** (entodermo), constituida por células del hemisferio vegetal y, entre ellas, 3) una tercera capa, el **mesodermo.** Dado que esta última contiene en este estadio el presunto notocordio, puede denominarse **cordomesodermo.** La mayor parte del mesodermo se invagina al enrollarse sobre los labios ventral y dorsal del blastóporo. No obstante, la porción que da origen al notocordio se desplaza hacia dentro, sobre el labio dorsal, precedida por el mesodermo de la **placa precordal** de la cabeza. Estas son las **hojas germinativas** de las que se formarán varios órganos y tejidos. El ectodermo producirá la cubierta externa del cuerpo, el sistema nervioso y los órganos de los sentidos; el endodermo formará el revestimiento del tubo digestivo, sus glándulas y estructuras asociadas; y el mesodermo dará lugar a los tejidos de sostén, los músculos, el revestimiento de la cavidad del cuerpo y otras partes (tabla 10-2).

10-15 Simetría y ejes del cuerpo

El eje anteroposterior del embrión está típicamente relacionado con el eje de polaridad del óvulo, determinado en el ovario (pár. 10-7). En los anfibios (también en muchos moluscos y anélidos), los ejes dorsoventral y derecho e izquierdo se establecen simultáneamente en la fecundación. El punto de penetración del espermatozoide determina el plano de simetría bilateral y, en la mayoría de los casos, también el plano del primer surco de segmentación. La **media luna gris** (pár. 10-14, fig. 10-11) se forma en la parte medio dorsal, con su punto medio en un meridiano (en relación con el eje anteroposterior del huevo) situado a 180° del punto de fecundación. El meridiano de la penetración del espermatozoide tiene, pues, una posición medio ventral. El plano de simetría se encuentra entre los dos. La media luna se forma durante la rotación de la corteza del huevo. La rotación viene indicada por un cambio del pigmento cortical del huevo relativo al endoplasma. La rotación se verifica hacia el polo vegetativo, situado en la parte ventral, por donde entra el espermatozoide. La media luna tiene una importancia especial porque dirige el desarrollo posterior. En los amniotas (figura 10-14), el eje de simetría no se establece hasta el final de la segmentación.

Al final de la gastrulación, cuando todo el endodermo se ha invaginado, el eje original del huevo ha experimentado un giro de 90 grados (figura 10-11*A* y *G*). El primitivo extremo inferior del eje se encuentra entonces en el blastóporo completado, marcando el extremo posterior del futuro animal. Las células del cordomesodermo indican la región dorsal; y poco después de la gastrulación el par de pliegues neurales de la superficie, más hacia adelante del blastóporo, constituyen una indicación externa de la superficie dorsal.

10-16 El embrión

Después de la gastrulación se inicia la **diferenciación** del embrión. En las tres hojas blastodérmicas se forman evaginaciones, invaginaciones, espesa-

TABLA 10-2
ESQUEMA GENERAL DE LA DIFERENCIACIÓN EMBRIONARIA DE UN VERTEBRADO

Primeras fases	Formación de las hojas germinativas	Divisiones embrionarias	Tejidos y órganos del adulto
Maduros Espermatozoide Óvulo Zigoto (huevo fecundado) Segmentación Blástula Gástrula	Ectodermo		Epidermis y estructuras epidérmicas (pelos, glándulas: sudoríparas, mamarias, sebáceas, etc.), esmalte de los dientes, revestimiento de la cavidad bucal, nariz y cloaca (parte) Receptores
		Placa y pliegues neurales	Sistema nervioso
	Mesodermo	Notocordio	Notocordio; posteriormente rodeado de vértebras
		Mesénquima	Esqueleto; otros tejidos de sostén y conjuntivos; músculos de la cabeza Sistema circulatorio (corazón, vasos, sangre) Dermis (parte)
		Epímero (somito)	Dermis (parte) Músculos voluntarios
		Mesómero (intermedio)	Sistema excretor; algunas estructuras genitales (vaso deferente)
		Hipómero (placa lateral)	Peritoneo y mesenterios Músculos involuntarios de los conductos digestivo y reproductor La mayor parte del sistema reproductor
			Células germen
	Endodermo	Intestino primitivo	Epitelio del tubo digestivo, excepto la boca y el conducto anal Faringe Oído medio Tiroides, timo y paratiroides Revestimiento del sistema respiratorio Hígado y páncreas Revestimiento de la vejiga de la orina y de la uretra

mientos, divisiones y otros cambios que determinan la formación de los órganos y sistemas de órganos.

El sistema nervioso se inicia dorsalmente como un par de **pliegues neurales.** Entre éstos se hunde el ectodermo, y los pliegues se juntan para formar el **tubo** (conducto) **neural,** cuyo extremo anterior es más ancho y dará lugar al **encéfalo.** A cada lado, entre el tubo neural y el ectodermo, una línea de células forma las **crestas neurales,** que producirán las raíces dorsales o sensitivas de los nervios espinales que salen de la medula. Las raíces

órganos del adulto

y estructuras epi-
s (pelos, glándulas:
aras, mamarias, se-
etc.), esmalte de
ntes, revestimiento
avidad bucal, nariz
a (parte)
s

ervioso

o; posteriormente
de vértebras

; otros tejidos de
y conjuntivos;
os de la cabeza
circulatorio
n, vasos, sangre)
parte)

parte)
voluntarios

excretor; algunas
uras genitales
deferente)

y mesenterios
involuntarios de
nductos digestivo
oductor
r parte del sistema
luctor

germen

del tubo digestivo,
to la boca y el
cto anal

edio
, timo y paratiroides
miento del sistema
atorio
y páncreas
miento de la vejiga
orina y de la uretra

uyo extremo anterior
al **encéfalo.** A cada
y el ectodermo, una
crestas neurales, que
es o sensitivas de los
e la medula. Las raíces

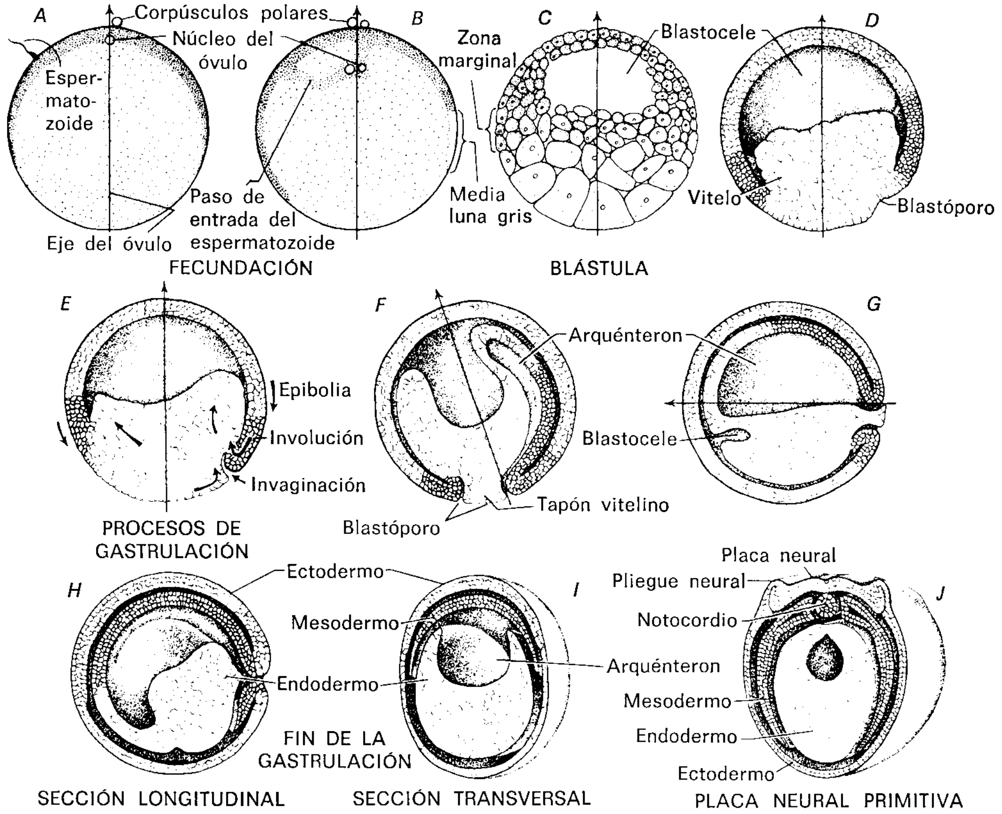

A
Corpúsculos polares
Núcleo del óvulo
B
Esper-mato-zoide
Paso de entrada del espermatozoide
Eje del óvulo
FECUNDACIÓN
C
Zona marginal
Blastocele
D
Media luna gris
Vitelo
Blastóporo
BLÁSTULA
E
Epibolia
Involución
Invaginación
PROCESOS DE GASTRULACIÓN
F
Arquénteron
G
Blastocele
Tapón vitelino
Blastóporo
H
Ectodermo
Mesodermo
Endodermo
I
Arquénteron
FIN DE LA GASTRULACIÓN
Placa neural
Pliegue neural
Notocordio
J
Mesodermo
Endodermo
Ectodermo
SECCIÓN LONGITUDINAL
SECCIÓN TRANSVERSAL
PLACA NEURAL PRIMITIVA

Fig. 10-11 Embriología primitiva de la rana. La flecha larga indica el eje del huevo. *A.* Espermatozoide en la superficie del óvulo. *B.* El paso de entrada del espermatozoide (en el plano del papel) divide en dos partes simétricas la media luna gris y determina el plano de la primera segmentación. *C.* Blástula tardía. *D.* El blastóporo se está formando y empieza la gastrulación. *E.* Procesos de la gastrulación. *F, G.* La gastrulación continúa; rotación del huevo sobre su eje; se establecen las direcciones anteroposterior y dorsoventral. *H, I.* Se completa la gástrula. *J.* Se inicia la formación de los sistemas de órganos. *D-H.* Secciones longitudinales; *I, J.* Secciones transversales. (Comparar con las figuras 10-7, 10-10, 31-15.) *(A-C y E-G dibujados de nuevo con el permiso de W. C. Curtis y M. C. Guthrie, Textbook of general Zoology, John Wiley & Sons, Inc.; D, H-J dibujados de nuevo de H. Spemann, Embryonic development and induction, Yale University Press.)*

motoras aparecen después ventralmente en la medula. Las crestas neurales también contribuyen en la formación de los ganglios simpáticos, las células de Schwann de las fibras nerviosas, las células pigmentarias y de elementos importantes del cartílago del complejo branquial.

El encéfalo primitivo está formado por tres vesículas: el **cerebro anterior** (prosencéfalo), **medio** (mesencéfalo) y **posterior** (rombencéfalo). El cerebro anterior produce los hemisferios cerebrales y el diencéfalo, y del cerebro posterior derivan el cerebelo y el bulbo raquídeo. A cada lado del cerebro anterior se forma una **vesícula óptica** redondeada; cuando éstas tocan el ectodermo, al lado de la región cefálica, lo estimulan para que forme una gruesa **vesícula,** que posteriormente se convierte en el cristalino. Entre tanto, la superficie externa de las vesículas ópticas se hace cóncava por invaginación y forma la **retina.**

El endodermo del intestino primitivo se convierte en el revestimiento del **tubo digestivo.** Delante, en la futura faringe, tres evaginaciones de cada lado del tubo digestivo se unen con tres invaginaciones correspondientes de los lados del cuello; éstas se abren para formar las **hendiduras branquiales.** Una evaginación ventral impar, situada detrás de la faringe, forma el **esbozo del hígado,** que dará lugar al hígado y al conducto biliar. En la región de la cabeza, en posición ventral, se forma una invaginación del ectodermo *(estomodeo)* y otra similar *(proctodeo)* en el extremo posterior. Más avanzado el desarrollo embrionario estas invaginaciones se abren y se unen con el endodermo del tubo digestivo; el estomodeo se convierte en la **cavidad bucal** y el proctodeo en el conducto anal, ambos tapizados por ectodermo. Durante la vida larvaria se extiende hacia atrás una evaginación de la faringe y forma dos lóbulos; la parte anterior da origen a la laringe y la tráquea y los lóbulos a los pulmones.

Durante la gastrulación el mesodermo crece hacia dentro y penetra entre el ectodermo y el endodermo. Las células de su porción dorsal media se disponen en forma de varilla sólida, el **notocordio,** situado entre el tubo nervioso y el intestino primitivo para servir de eje de sostén del cuerpo. El futuro mesodermo de cada lado del notocordio pronto crece hacia abajo, formando una placa curva entre el ectodermo y el endodermo, uniéndose ventralmente debajo de la masa vitelina. La delgada parte inferior *(hipómero)* de cada placa se divide en dos capas. La externa se adhiere al ectodermo, formando el **peritoneo parietal,** y la interna rodea el intestino (y posteriormente otros órganos) para constituir el **peritoneo** visceral (y el músculo liso del intestino); el espacio que queda entre estas capas es la cavidad del cuerpo o **celoma.** La parte superior del mesodermo *(epímero)* de cada lado del tubo nervioso y del notocordio forma una serie longitudinal de bloques segmentarios o **somitos.** Cada somito se diferencia en tres partes: una parte externa delgada *(dermátomo)* se convierte en la **dermis** de la piel; una parte interna y gruesa *(miótomo)* origina después los **músculos voluntarios,** y, muy cerca del notocordio, unas células esparcidas *(esclerótomo)* crecen alrededor del tubo nervioso y del notocordio para formar las **vértebras** (esqueleto axial), primero cartilaginosas pero luego reemplazadas por hueso. Entre las placas ventrales y los somitos, una tercera porción *(mesómero)* es precursora del **sistema excretor** y de partes del sistema reproductor.

Los demás detalles del desarrollo embrionario son demasiado numerosos para estudiarlos aquí. Pasados algunos días (según la especie de rana y la temperatura del agua), el embrión sale de su cubierta gelatinosa y emerge en forma de renacuajo o **larva.** Poco después empieza a comer y a crecer. Durante algunos meses continúa el desarrollo, y después tiene lugar la **metamorfosis,** mediante la cual la larva se transforma en rana (fig. 31-16).

10-17 Desarrollo del pollo
(figs. 10-10*C* y 10-12)

Los huevos de las aves, reptiles y muchos peces (y también de los mamíferos monotremas) poseen

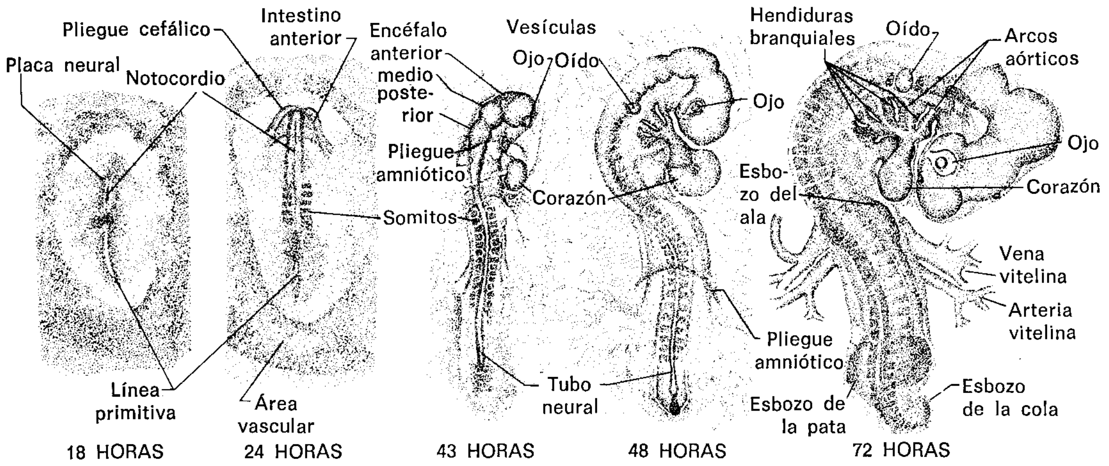


Fig. 10-12 El embrión de pollo durante las primeras 72 horas de desarrollo (x 8). La gastrulación (figura 10-10 *C*) probablemente ocurre antes de la puesta del huevo. A las 21 horas de incubación aparece el primer somito; después de unas 30 horas, en la fase de nueve somitos, el corazón empieza a latir y venas vitelinas (no representadas) de la superficie del vitelo aportan substancias alimenticias. Durante el segundo día el extremo anterior experimenta un giro de manera que el lado izquierdo del embrión queda junto al vitelo; este giro se completa al cuarto día. A las 48 horas el pliegue amniótico cubre los dos tercios anteriores del embrión. *(Según Patten, Early embryology of the chick, McGraw-Hill Book Company.)*

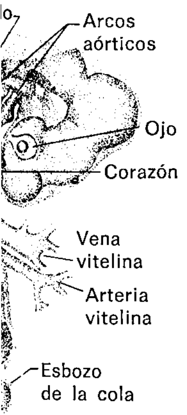
Fig. 10
(× 13
blasto.

tanto vitelo que
tal. Ésta se inici
disco, situada e
mentación super
placa de células
férica de la rana
dermo. Llega a
pesor. Sus capas
respectivamente,
primitiva media
extremo posteric
eje anteroposteri
se corresponde c
terior con el lab
un surco, a mec
y tal vez tambiéı
de la línea, se de
para formar el ı
dodermo se forı
das del blastodeı
plana por encim
la parte anterior
sodermo se desp
entre el ectoder
endodermo, pero
duce sólo mesc
sunto notocordi
rior, enfrente de
tadios mucho m
de mesénquima
una red de cél

segmentarios o **somi-**
en tres partes: una
omo) se convierte en
rte interna y gruesa
s **músculos volunta-**
·dio, unas células es-
alrededor del tubo
ra formar las **vérte-**
cartilaginosas pero
Entre las placas ven-
ra porción *(mesóme-*
excretor y de partes

sarrollo embrionario
ra estudiarlos aquí.
la especie de rana y
embrión sale de su
n forma de renacua-
eza a comer y a cre-
ntinúa el desarrollo,
norfosis, mediante la
en rana (fig. 31-16).

iles y muchos peces
monotremas) poseen



IAS

gastrulación
incubación
corazón em-
substancias
que el lado
as 48 horas
embryology

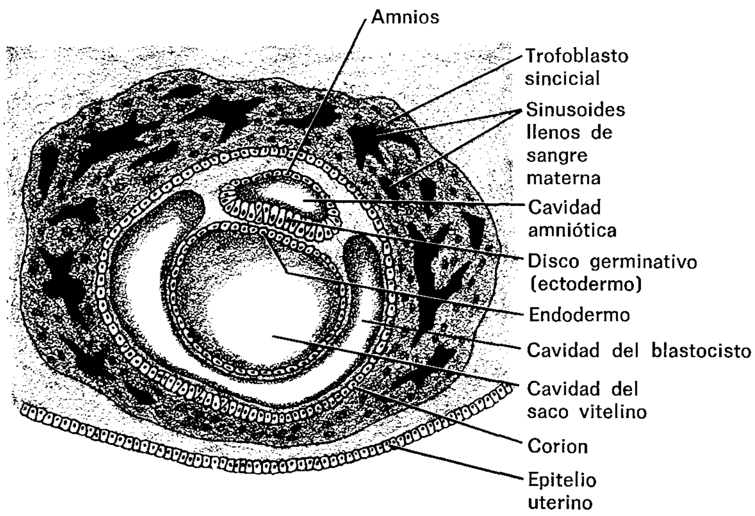


Fig. 10-13 Embrión humano implantado (blastocisto), enteramente incluido en el tejido materno (× 135). Aparecen los sinusoides llenos de sangre materna en el interior del sincicio del trofoblasto. El embrión se desarrolla en el área del disco germinativo.

tanto vitelo que es imposible su segmentación total. Ésta se inicia en una pequeña área de **blastodisco,** situada en el polo animal. Mediante segmentación superficial (meroblástica) se forma una placa de células que corresponde a la blástula esférica de la rana y que recibe el nombre de **blastodermo.** Llega a tener tres o cuatro células de espesor. Sus capas superior e inferior se denominan, respectivamente, **epiblasto** e **hipoblasto.** Una **línea primitiva** media (fig. 10-12) se desarrolla en el extremo posterior del blastodermo y prefigura el eje anteroposterior del futuro embrión. La línea se corresponde con el blastóporo y su extremo anterior con el labio dorsal. En su interior aparece un surco, a medida que las células del epiblasto, y tal vez también células que se multiplican dentro de la línea, se desplazan hacia abajo y lateralmente para formar el mesodermo y el ectodermo. El endodermo se forma también de células desprendidas del blastodermo. Se extiende como una lámina plana por encima de la masa vitelina. A partir de la parte anterior de la línea primitiva, el cordomesodermo se desplaza lateralmente y hacia adelante entre el ectodermo (derivado del epiblasto) y el endodermo, pero la mitad posterior de la línea produce sólo mesodermo extraembrionario. El presunto notocordio aparece en el eje anteroposterior, enfrente de la línea. Durante los primeros estadios mucho mesodermo se encuentra en forma de mesénquima primario (mesoblasto; tabla 10-2), una red de células laxamente conectada. Finalmente el mesodermo se divide en dos láminas con la futura cavidad celómica en medio. Los somitos se desarrollan en el mesodermo, a cada lado del notocordio. Los **pliegues neurales** aparecen en el ectodermo, por encima del notocordio y crecen para formar el tubo neural. Mientras tanto, aparece un **pliegue cefálico** en el extremo anterior de la línea primitiva; en él se halla el primer esbozo del futuro encéfalo y del intestino anterior. El desarrollo ulterior del embrión de pollo es muy semejante al de la rana en lo que se refiere a la manera de formarse los órganos. En los primeros días aparecen las bolsas y las **hendiduras branquiales,** pero después se cierran. El endodermo y el mesodermo se extienden en todas direcciones, rodeando el vitelo, para formar el **saco vitelino** (fig. 10-14), que queda encerrado por la pared ventral del cuerpo antes de la eclosión.

10-18 Desarrollo de los mamíferos (figs. 10-10*D* y 10-13)

Los huevos de los mamíferos vivientes más inferiores (MONOTREMAS) se parecen a los de las aves y reptiles por tener cierto tamaño (en el ornitorrinco 1,3 + 1,8 cm), mucho vitelo, y ser puestos exteriormente. Los huevos de todos los mamíferos superiores o placentarios son pequeños, virtualmente sin vitelo, y se desarrollan dentro de la hembra. Se segmenta todo el huevo, aparece una cavidad llena de líquido dentro de la masa globular de células en división para formar la blástula o **blastocisto.** La cavidad está encerrada por una sola capa de células, el **trofoblasto;** hacia un lado del agrupamiento de células se encuentra la **masa celular interna** (fig. 10-10). El blastocisto se implanta en el revestimiento uterino, y el trofoblasto, ahora un sincicio, rompe los vasos sanguíneos para que comience la formación de la placenta (fig. 10-13). Durante la implantación tiene lugar la gastrulación. Una parte de la masa celular interna próxima al blastocele se rompe formando el ectodermo. Como en el pollo, se forma una línea primitiva y el mesodermo crece a partir de ella entre las otras dos hojas germinativas; aparece el notocordio. El embrión se desarrolla en la parte anterior de la línea primitiva. Su desarrollo posterior se parece mucho al del pollo, incluyendo la formación de las bolsas y hendiduras branquiales (fig. 13-5), que pronto se cierran. Se forma un vestigio del saco vitelino, una cavidad incluida por el mesodermo, pero carente de vitelo (fig. 10-13). Esto se ha interpretado como indicación de que los mamíferos derivan de un tronco (los reptiles) con huevos con mucho vitelo y que al adquirir otros medios de desarrollo y de alimentación el embrión no han perdido todos los rasgos de su forma primitiva de desarrollo.

El desarrollo de los mamíferos es mucho más lento que en la mayoría de los vertebrados inferiores o que en los invertebrados. La rata alcanza su fase de ocho células en el oviducto el tercer día, tiene la blástula en el útero del cuarto al séptimo día, llega a la fase de la línea primitiva el octavo día y desarrolla los somitos I a VI (en comparación con un pollo de 25 h) el décimo día. Después de que se han formado las membranas embrionarias y la placenta, el desarrollo es rápido y el nacimiento tiene lugar unas tres semanas después de la fecundación.

10-19 Membranas embrionarias (fig. 10-14)

Al depender del ambiente en que tiene lugar el desarrollo y del modo de vida del organismo, son necesarias unas estructuras especiales que protejan al embrión y satisfagan sus necesidades metabólicas durante el desarrollo embrionario. Por ejemplo, en la mayor parte de los vertebrados, los nutrientes se encuentran en el interior de la membrana del saco vitelino, que se halla en la parte externa del cuerpo. Este sistema extraembrionario del mantenimiento de la vida alcanza su máximo desarrollo en los **huevos terrestres** (cleidoicos) de los vertebrados, una estructura que hizo posible el desarrollo en la tierra, fuera del cuerpo materno. Sus características principales son la abundancia de vitelo y un interior líquido encerrado en una cáscara más o menos impenetrable. Un paso crucial fue la evolución del **amnios,** que proporcionó al embrión un medio circundante líquido. El amnios es un saco cerrado que rodea al embrión y está lleno de un **líquido amniótico** acuoso que mantiene húmedo al embrión y le protege de golpes y adherencias. Esta estructura se encuentra en los reptiles, las aves y los mamíferos: los **amniotas.** El corion participa en la construcción de una membrana respiratoria debajo de la cáscara y contribuye a la for-

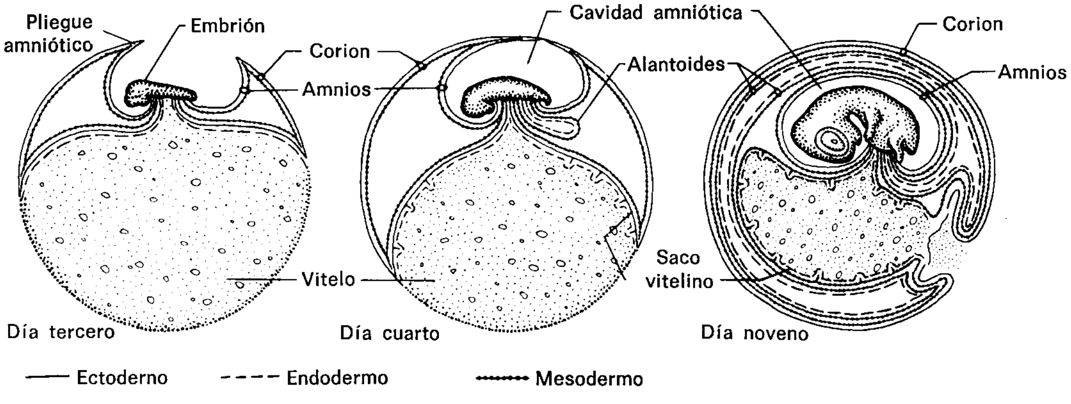


Fig. 10-14 Tres fases en el desarrollo de las membranas embrionarias del pollo. Obsérvese que cada membrana está compuesta de dos capas de tejido embrionario. Secciones longitudinales esquemáticas; la cáscara, las membranas de la cáscara y la albúmina no se representan (compárese con las figuras 10-10, 10-12). La presencia del amnios caracteriza a los reptiles, aves y mamíferos: los amniotas.

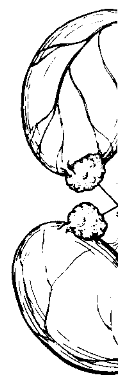


Fig. 10-
vea la p
zonal cc
el cordó

mación de la plac
está estrechament
ra 10-14). El sacc
y suministra los r
pora al tubo dige
tino posterior y s
forman el **corioal**
que sirven para la
membranas se ro

10-20 Placenta y

Unas prolongacio
corioalantoides e
red uterina, y la
brionaria, que así
(fig. 10-15). Enton
el oxígeno de la s
del embrión a tra
las, y el anhídrid
creticias de desecl
ta, pero no existe
ción materna y la
xión entre el em
diferentes mamífe
placenta. Esta pu
esparcidas (cerdo
roedores y hombr
cilíndrica (gato y
es compleja; desa
timiento del útero

mo día. Después
ranas embriona-
rápido y el naci-
anas después de

(fig. 10-14)

e tiene lugar el
l organismo, son
les que protejan
esidades metabó-
nario. Por ejem-
tebrados, los nu-
or de la membra-
en la parte exter-
aembrionario del
a su máximo de-
cleidoicos) de los
izo posible el de-
rpo materno. Sus
abundancia de vi-
ado en una cás-
Un paso crucial
e proporcionó al
quido. El amnios
l embrión y está
oso que mantiene
de golpes y adhe-
tra en los reptiles,
nniotas. El corion
na membrana res-
ontribuye a la for-

Corion
Amnios

vese que
tudinales
(compá-
y mamí-

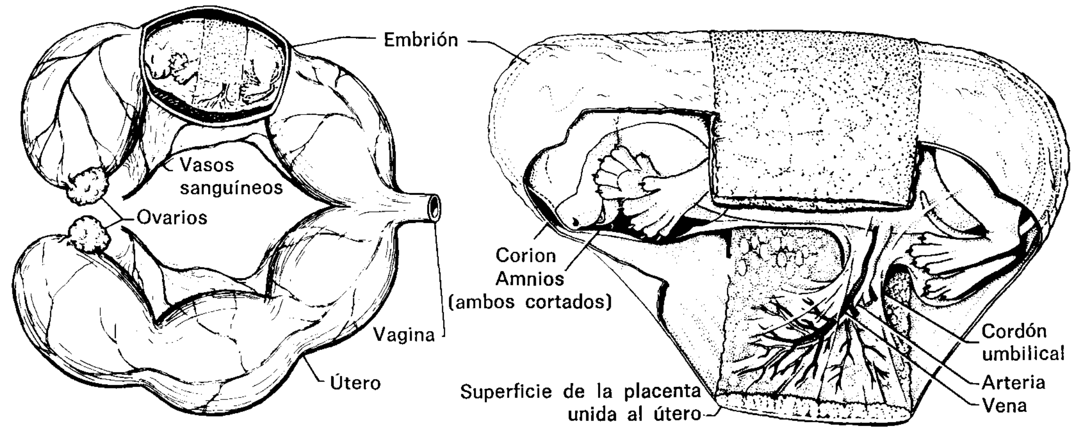


Fig. 10-15 *Izquierda:* Aparato reproductor completo de la gata; el útero está abierto para que se vea la posición de un embrión de los seis presentes. *Derecha:* Embrión de gato con la placenta zonal cortada y parte de las membranas embrionarias omitidas para que se vea la relación entre el cordón umbilical, los vasos sanguíneos y las membranas.

mación de la placenta en los mamíferos. Su origen está estrechamente asociado al del amnios (figura 10-14). El saco vitelino está muy vascularizado y suministra los nutrientes. Gradualmente se incorpora al tubo digestivo. El alantoides sale del intestino posterior y se sitúa junto al corion, y ambos forman el **corioalantoides.** Tiene vasos sanguíneos que sirven para la respiración y la excreción. Estas membranas se rompen y son eliminadas al nacer.

10-20 Placenta y cordón umbilical

Unas prolongaciones vasculares, o **vellosidades,** del corioalantoides encajan en depresiones de la pared uterina, y la estructura mixta, maternal y embrionaria, que así se forma, constituye la **placenta** (fig. 10-15). Entonces las substancias alimenticias y el oxígeno de la sangre materna pasan a la sangre del embrión a través de las varias capas de células, y el anhídrido carbónico y las substancias excreticias de desecho se mueven en dirección opuesta, pero no existe conexión directa entre la circulación materna y la del embrión. El grado de conexión entre el embrión y la madre varía en los diferentes mamíferos, así como la forma de la placenta. Esta puede ser **difusa,** con vellosidades esparcidas (cerdo y vaca), **discoidal** (murciélagos, roedores y hombre) y **zonal,** en forma de banda cilíndrica (gato y otros carnívoros). La placenta es compleja; desaparecen ciertos tejidos de revestimiento del útero, y los vasos sanguíneos embrionarios de las vellosidades del corion están bañados en la sangre materna (fig. 35-4). Cuando el embrión ha adquirido la forma característica de mamífero, se denomina **feto.** De la superficie ventral del abdomen sale un **cordón umbilical** blando y flexible que contiene dos arterias y una vena que comunican con los capilares de la placenta. Cuando el feto ha terminado de crecer, se produce el **nacimiento** *(parto).* La vagina de la madre se dilata y unas lentas contracciones rítmicas del útero van empujando el feto hacia fuera. En este proceso el amnios se rompe o bien es cortado rápidamente por la madre para que el recién nacido pueda respirar aire; pronto se separa el cordón umbilical. La placenta es expulsada con el feto o desciende después y suele comérsela la madre. En algunos peces y reptiles vivíparos hay una placentación muy simple. En el escinco europeo *(Chalcides chalcides)* por ejemplo, se desarrollan pliegues en el oviducto, entre los tejidos maternos y el corioalantoides del embrión. Los monotremas y generalmente los marsupiales carecen de placenta.

10-21 Papel de las hormonas en la reproducción

Las hormonas (cap. 8) regulan la secuencia y la duración de los procesos reproductores. Donde esto se comprende mejor es en los vertebrados, especialmente en los mamíferos, en los cuales varias hormonas de la hipófisis anterior son de gran importancia, juntamente con otras que se forman en los órganos reproductores. Todo esto se estudia en el párrafo 35-13.

10-22 Ideas sobre el desarrollo

Aristóteles y los romanos reconocieron que era necesaria la copulación entre un macho y una hembra para la producción de descendencia en el hombre, en los animales domésticos y en algunos animales salvajes, pero la relación causal entre la cópula y el nacimiento de pequeños todavía la desconocen algunos pueblos primitivos. Los espermatozoides fueron descubiertos por Hamm y Van Leeuwenhoek en 1677, y pronto se supuso que tenían un significado en el desarrollo. En 1824, Prevost y Dumas demostraron que si se filtra el líquido seminal de la rana para eliminar los espermatozoides antes de depositarlo sobre un huevo no fecundado, éste no se desarrolla. La penetración del espermatozoide en el óvulo y la unión del núcleo masculino con el femenino fueron observadas por primera vez en el erizo de mar por Fol y Oskar Hertwig, independientemente, en 1875. Entre tanto, los embriólogos elaboraban dos teorías contrapuestas para explicar el desarrollo. La **teoría de la preformación,** defendida por Malpighi, Bonnet y otros naturalistas de los siglos XVII y XVIII, admitía que el óvulo o el espermatozoide contenían un germen completamente preformado, pero pequeño e invisible, que durante el desarrollo aumentaba de tamaño hasta hacerse visible. Algunos artistas incluso representaban al presunto «homunculus» (pequeño hombre) dentro de la cabeza del espermatozoide humano. La **teoría de la epigénesis,** opuesta a la anterior, suponía que el huevo carecía de organización interna y que alguna fuerza externa *(vis essentialis)* determinaba el desarrollo. Los cuidadosos estudios llevados a cabo por Wolff (1759) con el pollo en desarrollo significaron un fuerte golpe para la teoría de la preformación. La embriología moderna comparte ambos conceptos. El ovocito contiene una información preformada en la secuencia nucleotídica del DNA, pero el embrión se origina epigenéticamente a partir de constituyentes de un citoplasma muy desordenado bajo la dirección del material genético. El problema del desarrollo resulta ser en gran parte el de la recuperación de la información a partir del depósito de información de DNA.

10-23 Factores en la diferenciación

En la construcción de un organismo pluricelular entran en juego una serie de complejidades desconcertantes. Muchas de ellas son todavía desconocidas, y otras, como la regulación molecular de la síntesis proteica, se conocen al menos parcialmente (pár. 2-29). Incluso con las teorías que explican esta última no es posible explicar por qué las células migran a ciertas áreas del embrión, cómo se organizan en tejidos y órganos definidos, y cómo se mantiene un equilibrio tal que un tejido u órgano no invada todo el espacio del embrión. En otras palabras, cada tejido u órgano o grupo de células de un organismo no debe desarrollarse separadamente de los demás. La diferenciación de los tejidos y la regulación del crecimiento se llevan a cabo, en una medida muy considerable, mediante el intercambio de información entre las células por medio de mensajes químicos que encauzan el crecimiento de todas las partes del embrión. Además de los organizadores (pár. 11-25), varios procesos contribuyen a la diferenciación y al control.

El óvulo y el huevo, respectivamente, están organizados antes y después de la fecundación. El grado de organización difiere entre las especies. La organización del huevo influye en el modelo de segmentación y puede predeterminar las estructuras embrionarias que derivarán de las diferentes partes del huevo. La segmentación puede ser determinada, indeterminada o intermedia. En la segmentación **determinada,** que se encuentra en los huevos de ctenóforos, algunos moluscos, anélidos y tunicados, la separación de los blastómeros o grupos de células durante la segmentación da lugar a que cada uno produzca solamente parte del embrión que se formaría a partir del huevo entero. Esto indica que los materiales del huevo están organizados antes que la segmentación y que los primeros blastómeros reciben un contenido de información fija. Estos huevos se denominan **en mosaico.** Por el contrario, en la segmentación **indeterminada,** que se encuentra en los huevos de algunas medusas, equinodermos y vertebrados, los blastómeros individuales pueden separarse, hasta la fase de cuatro células, y cada uno producirá un embrión completo, pero más proporcionalmente pequeño: con los huevos del *Amphioxus* ocurre lo mismo en la fase de dos células; y si se separan cuidadosamente los blastómeros de una salamandra en la fase de dos células, se formarán dos embriones completos si la segmentación es bilateral. En estos casos, si el blastómero se parte, puede producir un individuo distinto y completo. Cada célula es **equipotente** (o totipotente) y **reguladora,** capaz de regular su propio desarrollo independientemente o de producir parte de un embrión junto con los

---

otros blastómeros.
cuatro segmentacio
mero queda fijado.
Una característic
media luna gris, tie
diferenciación. Han
bajando con huevo
había un desarrollo
rística. Curtis (196
extirpó una peque
nopus antes de la
de la fecundación
media luna gris, sin
mal. Sin embargo,
dia luna gris, esta
de propiedades esp
el desarrollo antes
En los anfibios s
zación en la blástul
rece un rasgo dete
tales[1] y trasplantes
Con numerosos est
ble el trazado del
en la superficie de
en la fig. 10-16. En
do cada blastóme
separado) y al fina
ferenciadas las cél
pales regiones del
Antes de la gastrul
en gran parte bajo
de los materiales
10-7). Cuando com
requiere la inform
los genes nucleare
gran aumento de
experimentan los
a la hora de la gast
A medida que a
lulas, los grupos
influyen recíproca
cooperativa ***(conce***
cantidad de célula
no podrían produ
ejemplo, se separa
se cultiva separad
dose normalmente
de su área. No ob

---

[1] El movimiento
del embrión pueden
cie con colorantes vi
a la célula, y siguie
de las manchas de

n todavía descono-
ón molecular de la
al menos parcial-
las teorías que ex-
e explicar por qué
as del embrión, có-
rganos definidos, y
tal que un tejido
cio del embrión. En
gano o grupo de cé-
desarrollarse sepa-
iferenciación de los
imiento se llevan a
siderable, mediante
entre las células por
ue encauzan el cre-
el embrión. Además
25), varios procesos
y al control.
tivamente, están or-
la fecundación. El
ntre las especies. La
e en el modelo de
rminar las estructu-
ín de las diferentes
ación puede ser de-
termedia. En la seg-
se encuentra en los
moluscos, anélidos y
s blastómeros o gru-
nentación da lugar a
mente parte del em-
ir del huevo entero.
del huevo están or-
tación y que los pri-
contenido de infor-
denominan **en mosai-**
mentación **indetermi-**
s huevos de algunas
ertebrados, los blas-
epararse, hasta la fase
producirá un embrión
ionalmente pequeño:
xus ocurre lo mismo
i se separan cuidado-
na salamandra en la
narán dos embriones
es bilateral. En es-
parte, puede produ-
ompleto. Cada célula
) y **reguladora,** capaz
lo independientemente
mbrión junto con los

otros blastómeros. No obstante, después de tres o cuatro segmentaciones, el destino de cada blastómero queda fijado.

Una característica de la corteza del huevo, la media luna gris, tiene una gran importancia en la diferenciación. Hans Spemmann (1869-1941), trabajando con huevos de tritón, demostró que no había un desarrollo normal si faltaba esta característica. Curtis (1962) prosiguió estos estudios. Se extirpó una pequeña mancha de la corteza de *Xenopus* antes de la fecundación, también después de la fecundación y antes de que se formara la media luna gris, sin interferir con el desarrollo normal. Sin embargo, cuando se hubo formado la media luna gris, esta porción de corteza fue dotada de propiedades especiales y su extirpación detuvo el desarrollo antes de la gastrulación.

En los anfibios se demostró la presunta organización en la blástula y el tiempo o fase en que aparece un rasgo determinado mediante colorantes vitales[1] y trasplantes de pequeñas áreas del embrión. Con numerosos estudios de este tipo ha sido posible el trazado del destino de las áreas específicas en la superficie de la blástula, tal como se indica en la fig. 10-16. Entre la fase de dos células (cuando cada blastómero puede producir un embrión separado) y al final de la gastrulación, quedan diferenciadas las células de cada una de las principales regiones del embrión primitivo (fig. 10-16). Antes de la gastrulación, la diferenciación continúa en gran parte bajo la influencia cortical y depende de los materiales almacenados en el huevo (pár. 10-7). Cuando comienza la gastrulación, el proceso requiere la información genética proveniente de los genes nucleares. Esto viene indicado por el gran aumento de RNA*m* y por la incapacidad que experimentan los huevos activados artificialmente a la hora de la gastrulación en ausencia del núcleo.

A medida que aumentan las poblaciones de células, los grupos de células en multiplicación se influyen recíprocamente. Mediante la **interacción cooperativa** *(concepto de masa crítica)* una gran cantidad de células es capaz de producir lo que no podrían producir unas pocas células. Si, por ejemplo, se separa un trozo grande de embrión y se cultiva separadamente, continuará desarrollándose normalmente y producirá los tejidos propios de su área. No obstante, si el mismo trozo se corta en muchos trozos pequeños, los tejidos más especializados no se desarrollarán aunque el tejido viva. Parece ser que es necesaria una masa crítica para que sea posible el desarrollo posterior del tejido.

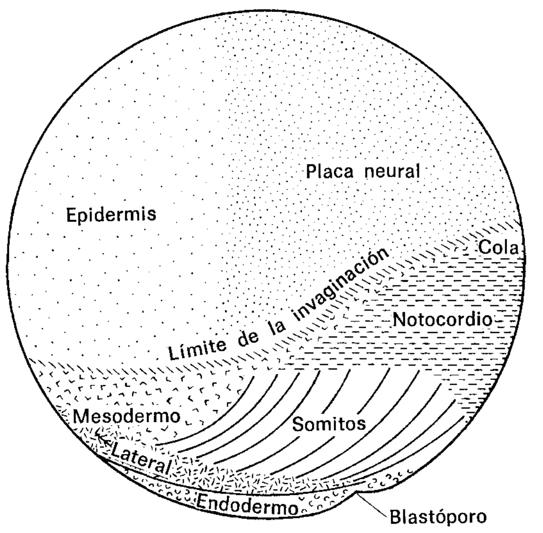


Fig. 10-16 Localización de las áreas formativas en un huevo de tritón ***(Triturus)*** **al principio de la gastrulación.** La epidermis y la placa neural se formarán del ectodermo; la placa lateral, los somitos y el notocordio, del mesodermo. *(Modificado de Vogt.)*

Un tejido puede inducir una respuesta específica de desarrollo en otro tejido. Un tejido que se ha desarrollado primero puede originar una respuesta en los tejidos próximos no diferenciados. La determinación inductora del destino de los tejidos durante el desarrollo embrionario fue atribuida por Spemmann a los **organizadores.** Se creyó que el **principio inductor** era una proteína que de algún modo afectaba al mecanismo del DNA sintético de las células que reaccionaban.

En las **inducciones sinérgicas,** dos o más tejidos en desarrollo actúan recíprocamente y hacen que cada uno de ellos se desarrolle de diferente manera que si estuvieran separados. Por ejemplo, en un embrión de rata, los conductillos secretores y colectores del riñón potencial inician su desarrollo en dos mapas de tejido diferentes. Para que el desarrollo progrese con normalidad, las dos deben de estar íntimamente asociadas. Esto se ha demostrado separando las masas en medios de cultivo. En el proceso de **inhibición,** una célula o masa de tejido impide el crecimiento de otra célula o tejido.

El labio dorsal del blastóporo es un **inductor** especialmente potente y la respuesta de los tejidos

---

[1] El movimiento y destino de las porciones locales del embrión pueden determinarse marcando la superficie con colorantes vitales que tiñen, pero que no dañan a la célula, y siguiendo entonces la situación posterior de las manchas de color.

que reaccionan es muy específica. Si al principio de la gastrulación se implanta en el labio dorsal un trozo de la presunta epidermis, contribuirá a la formación de los segmentos musculares, pared intestinal y otros órganos correspondientes a la región donde se halle; en todo caso, contribuye a la formación de derivados del mesodermo o del endodermo, pero no del ectodermo. Pedazos de tejido que deben dar mesodermo lateral, trasplantados en el ectodermo de una gástrula, se convertirán en epidermis (ectodermo). Mas, si parte del labio dorsal se transplanta bajo el ectodermo lateral, inducirá allí la formación de un embrión secundario sobre el embrión huésped. El notocordio y otros derivados del labio dorsal se originan del trasplante, pero los tejidos nerviosos se forman a partir del ectodermo local del huésped, que normalmente habría dado lugar a epidermis (fig. 10-17).

Un ejemplo de inducción en fases más avanzadas puede verse en el desarrollo del cristalino del ojo, que sólo tiene lugar en presencia de una vesícula óptica. Si se extirpa la vesícula no se desarrollará un cristalino dondequiera que una vesícula óptica esté en contacto con el ectodermo. Aunque los inductores tienen una capacidad persistente para inducir, la capacidad de los tejidos blanco para responder aumenta y disminuye. La copa óptica en desarrollo dirige y determina, pero el tejido que responde es capaz de responder morfológicamente sólo durante un espacio de tiempo limitado.

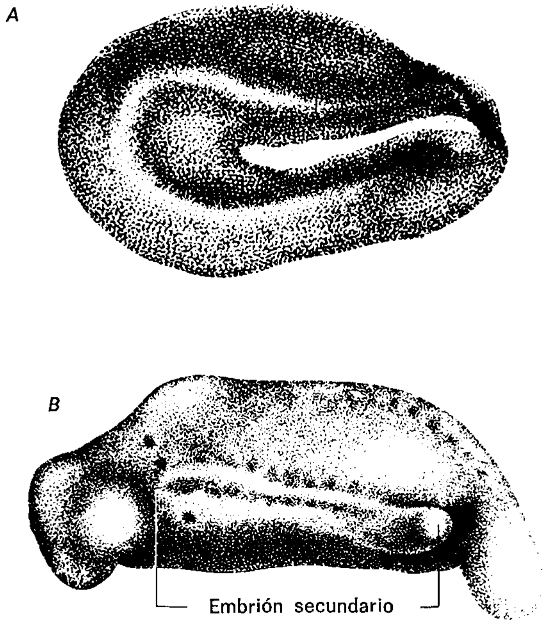


Fig. 10-17 Efecto de un organizador implantado durante el desarrollo primitivo de la salamandra *(Triturus taeniatus)*. *A.* Vista lateral que muestra la placa neural secundaria inducida por el implante de un trozo de labio del blastóporo de otra especie *(T. cristatus)*. La franja blanca es tejido del donante *T. cristatus;* el resto de la placa ha sido inducido. La placa neural del huésped, en posición dorsal, no se ve. *B.* Fase más adelantada con un embrión secundario en el que se ven las vesículas auriculares, el tubo nervioso, dos hileras de somitos y el esbozo caudal. *(Según Spemann y Mangold, 1924.)*

Se han obtenido pruebas de la secuencia de la organización mediante trasplantes recíprocos de presuntas porciones de epidermis y placa neural (ambas ectodérmicas) en embriones de dos tritones con huevos de distinto color. La futura epidermis oscura de *Triturus taeniatus,* trasplantada a la región de la placa neural de *T. cristatus,* que es de color más claro, se transforma en placa neural si el trasplante se hace en una gástrula joven, pero continúa siendo piel oscura, incluso en el cerebro, si se trasplanta en la gástrula tardía. El trasplante inverso produce resultados opuestos. En los trasplantes precoces, la región determina la naturaleza de la diferenciación subsiguiente, mientras que, en los más tardíos, el material trasplantado ya está «determinado» con respecto a la clase de tejido que ha de producir (fig. 10-17).

10-24 Expresión génica

En el desarrollo embrionario las células somáticas se especializan para formar los tejidos y sistemas de órganos del cuerpo. Esta especialización viene determinada, en última instancia, por la información genética contenida en sus núcleos. Sin embargo, todos estos núcleos derivaron de una fuente común, el núcleo del zigoto, y, con raras excepciones (cambios de cromosomas en las células somáticas), todos reciben una información[1] genética. ¿Qué es, pues, lo que controla la diferenciación celular? Parece que ésta se inicia por el efecto del citoplasma variable del huevo sobre estos núcleos genéticamente idénticos. Si el citoplasma induce en los núcleos cambios que producen una restricción irreversible en la capacidad de desarrollo, este hecho debería ser detectado por experimentos de transferencia de núcleos. En tales experimentos, un núcleo celular de un embrión en la fase de blástula, o todavía más avanzada, se inyecta en un huevo recién puesto y no fecundado, del cual se

---

[1] En *Ascaris* y en algunos insectos hay una pérdida de material cromosómico en las células somáticas.

---

ha separado el núc
muestra hasta qué
un nuevo ambient
normal, y, por con
formación genética
del embrión result
del núcleo original
ser trasplantados a
de seguirse su desa
tenerse un número
original de célula
si las anormalidad
un trasplante son
a factores no nucl
dos.

Se han hecho m
en los anfibios, co
se utilizan núcleos
tula o de la gástr
centaje de traspla
normales; no par
nucleares irreversi
esto se realiza con
resultantes se van
sivamente. Result
con *Xenopus,* qu
células se diferen
paces de soportar
un trasplante. No
de núcleos de cél
han dado lugar a
interesante el hec
núcleo mejora su
en un nuevo am
un trasplante rep

Estos estudios
pus, los núcleos
renciación no sue
tivos que afecten
la información es
núcleos de las c
sultado de una
material genético
del ambiente cel
cromosomas en

Allen, R. D. 195
Am., vol. 201, n

vesícula no se desa-
iera que una vesícu-
ı el ectodermo. Aun-
capacidad persisten-
de los tejidos blanco
minuye. La copa óp-
ɜrmina, pero el tejido
sponder morfológica-
ı de tiempo limitado.
e la secuencia de la
lantes recíprocos de
rmis y placa neural
ɔriones de dos trito-
:olor. La futura epi-
:eniatus, trasplantada
ıral de *T. cristatus,*
transforma en placa
ɛ en una gástrula jo-
oscura, incluso en el
a gástrula tardía. El
ɹultados opuestos. En
gión determina la na-
ı subsiguiente, mien-
el material trasplan-
ɔn respecto a la clase
(fig. 10-17).

las células somáticas
los tejidos y sistemas
especialización viene
ncia, por la informa-
s núcleos. Sin embar-
varon de una fuente
, y, con raras excep-
ɲas en las células so-
información [1] gené-
ontrola la diferencia-
se inicia por el efecto
ıuevo sobre estos nú-
. Si el citoplasma in-
ɿue producen una res-
ɔacidad de desarrollo,
ado por experimentos
ɛn tales experimentos,
ıbrión en la fase de
:ada, se inyecta en un
cundado, del cual se

sectos hay una pérdida
; células somáticas.

ha separado el núcleo. El desarrollo que sigue demuestra hasta qué grado el núcleo trasplantado a un nuevo ambiente puede promover el desarrollo normal, y, por consiguiente, indica el grado de información genética que lleva en sí. Los núcleos del embrión resultante (todos ellos descendientes del núcleo original trasplantado) pueden, a su vez, ser trasplantados a otros huevos anucleados y puede seguirse su desarrollo. De esta forma puede obtenerse un número de embriones de un solo núcleo original de célula somática y puede determinarse si las anormalidades en embriones originados por un trasplante son debidas a cambios en el núcleo, a factores no nucleares o a una interacción de los dos.

Se han hecho muchos experimentos de trasplante en los anfibios, con *Rana* y *Xenopus*. En *Rana*, si se utilizan núcleos de las primeras fases de la blástula o de la gástrula, se desarrollarán un alto porcentaje de trasplantes y se formarán renacuajos normales; no parece que hayan ocurrido cambios nucleares irreversibles. No obstante, a medida que esto se realiza con fases más tardías, los trasplantes resultantes se van haciendo más anormales progresivamente. Resultados similares se han obtenido con *Xenopus*, que indican que a medida que las células se diferencian, sus núcleos son menos capaces de soportar el desarrollo normal después de un trasplante. No obstante, incluso los trasplantes de núcleos de células de la piel de ranas adultas han dado lugar a larvas que son casi normales. Es interesante el hecho de que, en algunos casos, un núcleo mejora su capacidad de dirigir la actividad en un nuevo ambiente citoplasmático después de un trasplante repetido en dicho ambiente.

Estos estudios indican que, al menos en *Xenopus*, los núcleos de las células somáticas en diferenciación no suelen experimentar cambios restrictivos que afecten a su contenido genético. Más bien la información especializada proporcionada por los núcleos de las células somáticas, o bien es el resultado de una inactivación parcial de parte del material genético, o bien depente exclusivamente del ambiente celular en el que se encuentran los cromosomas en un momento dado.

Bibliografía

Allen, R. D. 1959. The moment of fertilization. *Sci. Am.*, vol. 201, núm. 1, pp. 123-134 *Lo que ocurre en el óvulo tras la fecundación que impide la entrada de otros espermatozoides.*

Austin, C. R., y **R. V. Short** (dirs.). 1972. Embryonic and fetal development. Nueva York. Cambridge University Press. VIII + 158 pp. *Desarrollo de los mamíferos.*

Balinsky, B. I. 1978. Introducción a la Embriología. 2.ª ed. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 672 pp., 470 ilus. Texto general.

Beermann, W. et al. 1966. Cell differentiation and morphogenesis. Amsterdam, North-Holland Publishing Co; Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. VIII + 209 pp. *Información sobre la diferenciación en los animales y plantas. Con numerosos contribuyentes.*

Bell, Eugene (dir.). 1967. Molecular and cellular aspects of development. Nueva York, Harper & Row, Publishers, Incorporated. XI + 525 pp.

Berrill, N. J., y **Gerald Karp.** 1976. Development. McGraw-Hill Book Co. VIII + 566 pp. *Embriología desde el punto de vista de la biología del desarrollo.*

Bonner, James. 1965. The molecular biology of development. Nueva York, Oxford University Press. 185 pp., 18 figs.

Davidson, E. H. 1968. Gene activity in early development. Nueva York, Academic Press, Inc. XI + 375 pp.

DeHan, R. L., y **H. Ursprung** (dirs.). 1965. Organogenesis. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. 816 pp., ilus.

de Terra, Noël. 1974. Cortical control of cell division. *Sci.*, vol. 184, núm. 4136, pp. 530-539.

Ebert, J. D. 1965. Interacting systems in development. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. VIII + 227 pp.

Edwards, R. G., y **R. E. Fowler.** 1970. Human embryos in the laboratory. *Sci. Am.*, vol. 223, núm. 6, pp. 44-54. *El cultivo de óvulos y embriones del hombre y de otros mamíferos.*

Epel, D. 1977. The program of fertilization. *Sci. Am.*, vol. 237, núm. 5, pp. 128-138. *La fusión del óvulo y del espermatozoide desencadena rápidos cambios en la concentración iónica que impiden la fusión de otros espermatozoides e inicia el desarrollo del embrión.*

Fischberg, M., y **A. W. Blackler.** 1961. How cells specialize. *Sci. Am.*, vol. 205, núm. 3, pp. 124-140. *Los primeros pasos de la diferenciación del embrión están programados en el óvulo antes de la fecundación.*

Gray, G. W. 1957. The organizer. *Sci. Am.*, vol. 197, núm. 5, pp. 79-88. *Historia de los estudios embriológicos sobre las cualidades organizadoras del labio del blastóporo de los embriones de anfibios.*

Gurdon, J. B. 1968. Transplanted nuclei and cell differentiation. *Sci. Am.*, vol. 219, núm. 6, pp. 24-35. *Información sobre la forma en que los genes son controlados durante el desarrollo embrionario.*

Hamilton, W. J., J. D. Boyd y **M. W. Mossman.** 1962. Human embryology. 3.ª ed. Baltimore, The Williams & Wilkins Co. VIII + 493 pp., 510 figs. *Incluye un capítulo excelente sobre el desarrollo comparado de los vertebrados.*

Holliday, R., y **J. E. Pugh.** 1975. DNA modification mechanisms and gene activity during development. *Sci.,* vol. 187, núm. 4173, pp. 226-232.

Lash, Jay, y **J. R. Whittaker** (dirs.). 1974. Concepts of development. Stamford, Conn. Sinauer Associates, Inc. X + 469 pp. *Desarrollo animal para estudiantes más avanzados. Con muchos contribuyentes.*

Lillie, F. R. 1952. The development of the chick. 3.ª ed. Rev. by H. L. Hamilton. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. XI + 624 pp., ilus. *Una obra americana clásica.*

Moscona, A. A. 1961. How cells associate. *Sci. Am.,* vol. 205, núm. 3, pp. 142-162. *Describe las células que promueven las uniones y agregaciones celulares.*

Patten, B. M., y **B. M. Carlson.** 1974. Foundations of embryology. 3.ª ed. Nueva York, McGraw-Hill Book Co. XIX + 650 pp.

Rugh, Roberts. 1951. The frog: its reproduction and development. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. X + 336 pp., ilus.

———. 1962. Experimental embryology. Techniques and procedures. 3.ª ed. Minneapolis, Burgess Publishing Co. IX + 501 pp., ilus.

Saunders, J. W. 1970. Patterns and principles of animal development. Nueva York, The Macmillan Co. XIII + 282 pp., ilus.

Spemann, Hans. 1938. Embryonic development and induction. New Haven, Conn., Yale University Press. XII + 401 pp., 192 figs. *Experimentos con embriones de anfibio.*

Torrey, T. W. 1962. Morphogenesis of the vertebrates. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. VIII + 600 pp. ilus. *Anatomía comparada y embriología integrada.*

Waddington, C. H. 1966. Principles of development and differentiation. Nueva York, The Macmillan Co. X + 115 pp.

Wessells, N. K. 1971. How living cells change shape. *Sci. Am.,* vol. 225, núm. 4, pp. 76-82. *Cómo los microtúbulos y los microfilamentos posibilitan el movimiento celular.*

Whittaker, J. R. 1968. Cellular differentiation. Belmont, Calif., Dickenson Publishing Co., Inc. 111 pp.

Willier, B. H., y **J. M. Oppenheimer.** 1974. Foundations of experimental embriology. 2.ª ed. Hafner Publishing Co., Inc. XXIV + 277 pp. *Artículos clásicos de distinguidos biólogos del desarrollo.*

Witschi, E. 1956. Development of vertebrates. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XVI + 588 pp., 370 figs.

11

Herenci

Los animales y las
semejantes a ellos
siempre difiere en
cierto grado. Los
dres de ojos azule
la sordera y el es
ración en generaci
vista son caracter
Esta transmisión
a otra constituye
La herencia tra
en la descendencia
nismos vivientes
tentes, que proced
fiesta en caractere
tos e incluso en
superiores y del h
individuos de una
variaciones. Estas
ducidas por el a
temperatura u otr
nes hereditarias, q
dientes sin interve
es la ciencia que e
zas debidas a la h
desarrollo.

eapolis, Burgess Pub-

and principles of ani-
‹, The Macmillan Co.

development and in-
'ale University Press.
rimentos con embrio-

esis of the vertebra-
& Sons, Inc. VIII +
parada y embriología

iples of development
rk, The Macmillan Co.

g cells change shape.
pp. 76-82. *Cómo los*
mentos posibilitan el

fferentiation. Belmont,
Co., Inc. 111 pp.
ner. 1974. Foundations
2.ª ed. Hafner Publis-
Artículos clásicos de
sarrollo.
of vertebrates. Filadel-
+ 588 pp., 370 figs.

11

Herencia y genética

Los animales y las plantas generan otros individuos semejantes a ellos mismos. No obstante, la prole siempre difiere entre sí y de sus progenitores en cierto grado. Los griegos observaron que los padres de ojos azules tienen hijos de ojos azules, que la sordera y el estrabismo se transmitían de generación en generación, y que ciertos defectos de la vista son característicos de determinadas familias. Esta transmisión de caracteres de una generación a otra constituye la **herencia.**

La herencia trata de las características basadas en la descendencia, es decir, la presencia en organismos vivientes de cualidades, manifiestas o latentes, que proceden de los antepasados. Se manifiesta en caracteres físicos y fisiológicos, en instintos e incluso en rasgos psíquicos de los animales superiores y del hombre. Las diferencias entre los individuos de una misma especie se denominan **variaciones.** Estas son de dos tipos: **variaciones inducidas por el ambiente** debidas al alimento, la temperatura u otros factores externos, y **variaciones hereditarias,** que aparecen en algunos descendientes sin intervención del ambiente. La **genética** es la ciencia que estudia las diferencias y semejanzas debidas a la herencia, así como su origen y su desarrollo.

La genética ha contribuido al estudio de la evolución, de la embriología y de otras ciencias. Se han obtenido muchos conocimientos de la herencia humana, algunos de los cuales han tenido aplicación práctica. Tiene un valor cultural al disipar muchas creencias erróneas relativas a la herencia. La genética ayuda a la agricultura, pues permite mejorar la forma, producción, resistencia a las enfermedades y otros rasgos de los animales domésticos y de las plantas cultivadas.

Poco se sabía respecto a la herencia hasta el siglo XVIII, en que progresó notablemente el conocimiento de la sexualidad de las plantas y de la hibridización en las mismas. Kölreuter (1733-1806) y otros obtuvieron distintos híbridos fértiles mediante polinización artificial y describieron los caracteres de los padres y de las plantas híbridas, pero no poseía todavía una compresión clara del proceso de la herencia.

11-1 Mendel

El primero en realizar experimentos decisivos sobre la herencia y en formular las leyes básicas de la genética fue Gregor Johann Mendel (1822-1884) monje del monasterio de agustinos de Brünn, Austria (fig. 1-10). Vio claramente que todos los experimentos anteriores con híbridos no habían permitido deducir leyes generales sobre la herencia porque no se había analizado el comportamiento de los caracteres aisladamente, en generaciones sucesivas, ni se habían obtenido registros numéricos completos de los resultados. Para vencer estas dificultades, Mendel planeó cuidadosos experimentos. Eligió el guisante *(Pisum)* para sus estudios y empleó dos años en la selección de razas con caracteres claros y distintivos y en comprobar que cada raza originaria era pura. Durante los seis años siguientes realizó numerosos cruzamientos por polinización artificial, siguiéndolos todos durante dos o tres generaciones. Mendel llevó un registro estadístico de todas las plantas y semillas de cada clase que fueron producidas, analizó estos resultados y de ellos dedujo las dos leyes más importantes de la herencia. Su trabajo fue publicado en 1866 en una revista poco conocida, y no llamó la atención mundial hasta el año 1900, cuando de Vries, Correns y Von Tschermak lo dieron a conocer, después de haber llegado, independientemente, a conclusiones similares.

El conocimiento de los descubrimientos de Mendel dio gran impulso al estudio de la herencia, y, desde entonces, se ha recogido una gran cantidad de datos por parte de numerosos genéticos y biólogos moleculares que han experimentado con diferentes microorganismos, plantas y animales. Ha sido de gran valor el empleo de la mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster,* por T. H. Morgan y otros. Este pequeño insecto (fig. 11-1) se cultiva fácilmente en botellas que contengan alimento o un medio de cultivo para las larvas; una pareja da 200 ó más descendientes, y puede obtenerse una generación cada 10 o 14 días. A continuación vinieron los impresionantes descubrimientos de los fisicoquímicos, en especial los de Wilkins, Watson y Crick, que proporcionaron la base molecular para la comprensión de la genética. A los microorganismos —mohos y bacterias (virus bacterianos)— se les ha ido prestando una mayor atención como fuentes de información genética. Se reproducen con rapidez y pueden crecer fácilmente en el laboratorio bajo control. Una bacteria especialmente conocida es la *Escherichia coli.* Con un material tan abundante fue posible investigar problemas que requieren muchos individuos y generaciones, y aplicar el análisis matemático a los resultados.

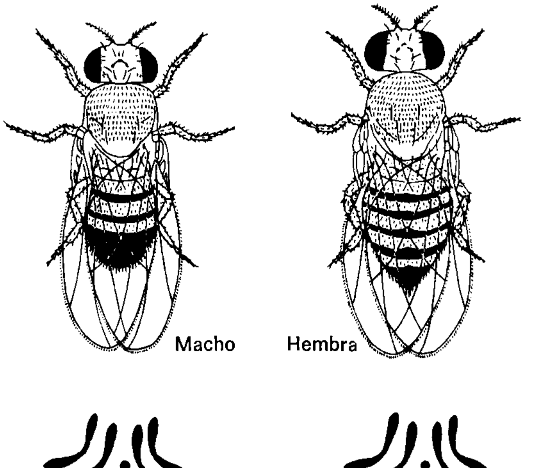


Fig. 11-1 La mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster,* **empleada en los estudios de genética.** Muy aumentada. Se representan las dotaciones diploides de cromosomas, indicándose los cromosomas sexuales (XY, XX). El macho es más pequeño, con tres bandas negras en el abdomen, extendiéndose la última por debajo del extremo posterior, que es redondeado. La hembra es de mayor tamaño, tiene el abdomen hinchado pero terminado en punta, con cinco bandas negras que no se unen ventralmente.

11-2 Cruzamiento monohíbrido

Es un cruzamiento en que los padres difieren en un par de caracteres alternativos. Cuando se cruza un conejo de Indias negro, de raza, pura, con uno blanco (fig. 11-2), todos los individuos (híbridos) de la generación hija $(F_1)^1$ son negros, tanto si el progenitor negro es de un sexo como del otro. Estos híbridos negros, al cruzarse entre sí, dan en la generación siguiente (F_2) una población en la que, *por término medio,* tres cuartos son negros, como el abuelo negro, y un cuarto blancos, como el abuelo blanco. El carácter pelaje blanco desaparece en la F_1 y vuelve a aparecer inalterado en la F_2. Si los individuos blancos de la F_2 se cruzan entre sí, solamente se obtiene descendencia (F_3) blanca, mientras que los individuos negros de la F_2, algunos (1/3) producen solamente descendencia negra, y otros (2/3) producen individuos blancos y negros, como en la generación F_2. Así, como dijo Mendel, cuando se juntan mediante un cruzamiento dos caracteres alternativos o contrastantes dis-

---

[1] La generación paterna de un cruzamiento se designa por P_1, la primera generación de descendientes es la F_1 (primera filial), la segunda F_2, y así sucesivamente.

Fig. 11-
se cruz

tintos, uno es **do**
neración siguiente
te). En la genera
racteres se **segreg**
porción de 3 a 1
en términos mod
Los factores de
En el ejemplo (fi
machos negros d
gro) y los de las
co). Estos factor
gametos de los h
su asociación en
contiene sólo un
factores responsa
ternativos o con
estudió, se deno

11-3 Mecanism

Mendel fue el pr
ter visible y «lo
Evidentemente, e
llarse en las célu
cundación para
algo que lo repr
ción debe de hal
del carácter se d
es la unidad de

lo una gran cantidad
rosos genéticos y bió-
xperimentado con di-
antas y animales. Ha
) de la mosca del vi-
ter, por T. H. Mor-
insecto (fig. 11-1) se
s que contengan ali-
para las larvas; una
lientes, y puede obte-
0 o 14 días. A conti-
nantes descubrimien-
especial los de Wil-
roporcionaron la base
ón de la genética. A
s y bacterias (virus
prestando una mayor
ormación genética. Se
den crecer fácilmente
l. Una bacteria espe-
herichia coli. Con un
posible investigar pro-
s individuos y genera-
atemático a los resul-

rido

los padres difieren en
ivos. Cuando se cruza
e raza, pura, con uno
individuos (híbridos)
on negros, tanto si el
sexo como del otro.
zarse entre sí, dan en
una población en la
s cuartos son negros,
cuarto blancos, como
r pelaje blanco desa-
parecer inalterado en
os de la F_2 se cruzan
ne descendencia (F_3)
viduos negros de la F_2,
nente descendencia ne-
individuos blancos y
ón F_2. Así, como dijo
ediante un cruzamien-
s o contrastantes dis-

n cruzamiento se desig-
ión de descendientes es
nda F_2, y así sucesiva-

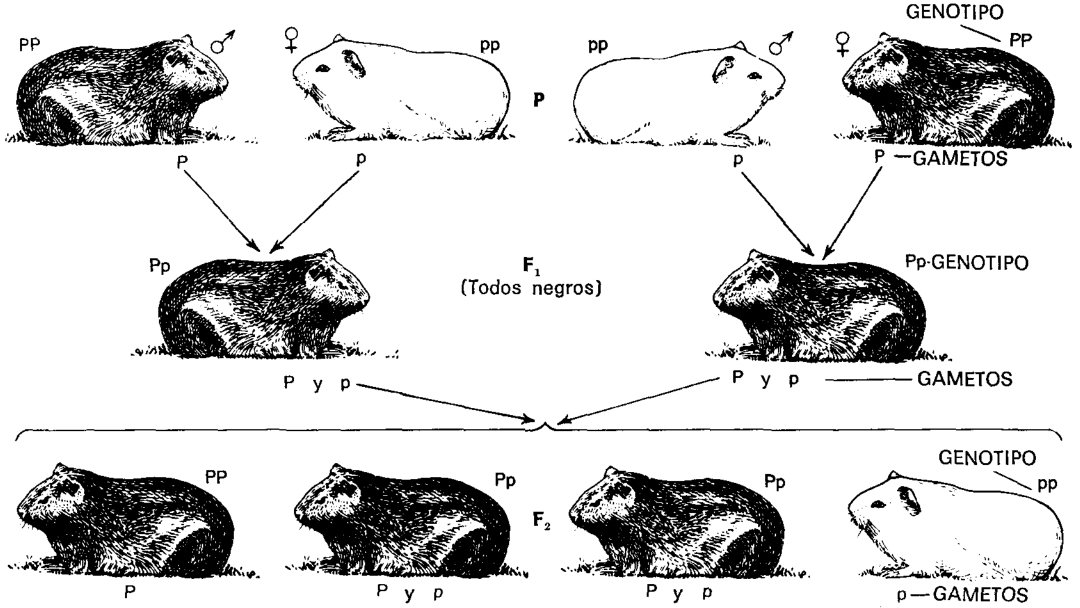


Fig. 11-2 Cruzamiento monohíbrido. Herencia del color del pelaje en el conejo de Indias cuando se cruzan individuos blancos y negros de raza pura.

tintos, uno es **dominante** (se manifiesta) en la generación siguiente (F_1) y el otro es **recesivo** (latente). En la generación siguiente (F_2) estos dos caracteres se **segregan,** por término medio, en una proporción de 3 a 1. Por consiguiente, cabe enunciar, en términos modernos, **la primera ley de Mendel:** *Los factores de un par de caracteres se segregan.* En el ejemplo (fig. 11-2) todos los gametos de los machos negros de raza pura llevan el factor *P* (negro) y los de las hembras blancas el factor *p* (blanco). Estos factores reaparecen inalterados en los gametos de los híbridos de la F_1, no influidos por su asociación en los híbridos. Cada gameto es puro; contiene sólo uno u otro de los dos factores. Los factores responsables de un par de caracteres alternativos o contrastantes, como los que Mendel estudió, se denominan **alelos.**

11-3 Mecanismo de la herencia

Mendel fue el primero en distinguir entre el carácter visible y «lo» que determinaba su aparición. Evidentemente, el carácter como tal no puede hallarse en las células germen que se unen en la fecundación para producir un nuevo individuo, pero algo que lo representa y es la causa de su producción debe de hallarse allí. Este **factor** determinante del carácter se denomina **gen** (pár. 11-18). Un gen es la unidad de la herencia que se transmite en un gameto y que rige el desarrollo de un carácter, por interacción con otros genes, el citoplasma y el ambiente.

Puesto que los gametos son los únicos elementos que pasan de los padres a la generación siguiente, en ellos debe hallarse el mecanismo de la herencia. Repetiremos (cap. 10) que: 1) en la meiosis, cada célula que debe convertirse en un gameto recibe, por repartición al azar, uno u otro miembro de cada pareja de cromosomas homólogos; 2) en la fecundación se conjugan el azar un espermatozoide y un óvulo; 3) los cromosomas del núcleo del óvulo y del espermatozoide se unen y constituyen un zigoto, y 4) durante el crecimiento embrionario, y posteriormente, cada célula del nuevo individuo recibe por mitosis el mismo número de cromosomas iguales derivados del zigoto. Puesto que la herencia, en la reproducción sexual, implica la transmisión de caracteres de los dos padres, se considera que los cromosomas son el medio para que esto ocurra. En ciertos experimentos se ha demostrado que: 1) un óvulo sin núcleo y luego fecundado por un espermatozoide produce un individuo que sólo tiene caracteres paternos; 2) los óvulos maduros que se desarrollan por partenogénesis artificial dan lugar a animales que sólo presentan caracteres maternos, y 3) puede eliminarse parte del protoplasma de ciertos óvulos y, no obstante, si el núcleo del óvulo es fecundado por un esperma-

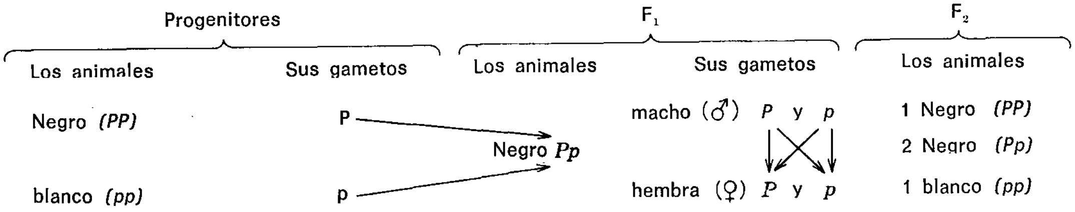


Fig. 11-3 Herencia en un cruzamiento monohíbrido.

tozoide, resultará un individuo con caracteres de ambos padres. Así pues, la transmisión de los caracteres hereditarios depende más del núcleo que del citoplasma.

A partir de los estudios de la biología molecular resulta claro que los cromosomas son las principales estructuras portadoras del material hereditario y que la mayor parte de los genes se encuentran en los cromosomas.

11-4 Explicación de la proporción mendeliana

Ya que los híbridos resultan de la combinación de dos gametos procedentes uno de cada progenitor, en su células germen debe de tener lugar un proceso de segregación que explique la distribución de los genes necesaria para la producción de los caracteres de la F$_2$. Mendel comprobó esto, pero no conoció el mecanismo de que dependía. Las divisiones de reducción, durante la maduración, y la unión al azar del óvulo y el espermatozoide, descubiertas posteriormente, explican esta segregación.

Si representamos por *P* el gen dominante que condiciona el pelaje negro (o pigmentado) en el conejo de Indias, y por *p* el recesivo que lo condiciona blanco, las fórmulas genéticas de los padres (que contienen el número diploide de cromosomas) son *PP* y *pp,* y las de sus gametos respectivos (haploides) serán *P* y *p.* Al unirse los gametos de los padres en la fecundación, toda la descendencia de la generación F$_1$ resultante será *Pp* y negra.

Los individuos de la F$_1$, tanto los masculinos como los femeninos, producirán dos clases de gametos, *P* y *p,* en una relación 1: 1. Las combinaciones posibles en la F$_2$ serán *PP* (negro), *Pp* y *pP* (negros) y *pp* (blanco), con una proporción media de tres individuos negros por uno blanco. Lo que ocurre en este cruce lo podemos observar esquematizado en la figura 11-3.

Individuos tales como los padres que son «puros» y contienen los dos genes iguales para el mismo carácter (*PP* o *pp*), se denominan **homozigotos.** Los híbridos de la F$_1$, que son negros, pero, no obstante, poseen el gen para el blanco *(Pp),* se denominan **heterozigotos;** contienen dos clases de genes en un par de alelomorfos. La constitución genética completa de un individuo, tanto la manifiesta como la latente, constituye su **genotipo;** y su aspecto, es decir, el conjunto de caracteres evidentes, constituye su **fenotipo.** Los dos progenitores y dos individuos de la F$_2$ *(PP* y *pp)* son homozigotos, pero los híbridos de la F$_1$ y dos de la F$_2$ *(Pp)* son heterozigotos; los híbridos de la F$_1$ son de fenotipo negro y su genotipo es *Pp.* En la F$_2$ los blancos son homozigotos recesivos; de los negros, 1/3 son homozigotos dominantes, que sólo dan descendencia negra, y 2/3 son heterozigotos. El análisis puede representarse (fig. 11-4) uniendo en tres llaves los fenotipos, genotipos y gametos de las generaciones paterna, primera filial y segunda filial respectivamente.

Se han hallado muchos otros caracteres que siguen la primera ley de Mendel.

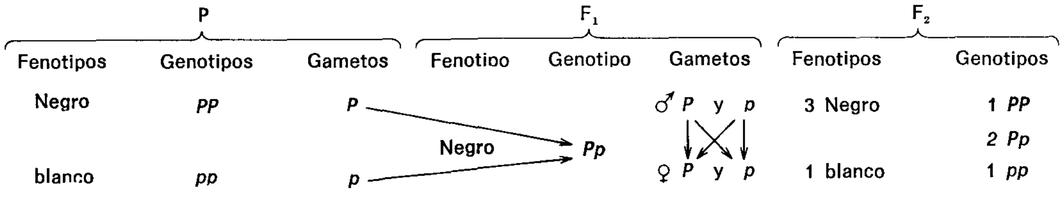


Fig. 11-4 Genética en un cruzamiento monohíbrido.

11-5 Ley de la p

La distribución de
los óvulos y los es
(pár. 11-3), por lo
el número de indi
rísticas distintivas
porción teórica es
monohíbrido Men
7324 semillas de g
minante) y 1850 r
porción de 8,96: 1
En otro experimen
fue de 3,01: 1.

Las diferencias
proporciones teóri
casos por la **ley d**
un suceso determ
de suceder que su
define como la rel
duce un suceso y
puede ilustrarse t
cualquier tirada
cara o cruz son
cara dos, tres o m
bilidades de que
tirada sucesiva. F
ces, las cruces apa
las caras, consigu
Si se tiran al aire
po, el resultado n
y cinco cruces. E
cruces, 4 cruces y
es menos frecuen
o 10 cruces. En 1
vez, el número n
fue 5, tal como e
meros mayores y
te hasta 0 y 10

---

[1] La herencia d
mente una propor
tirada de una mon
milias numerosas
hembras, represen
normal. La talla d
gue un modelo di
factores genéticos
rre en un cruzami
una variabilidad
categorías separad
Si comparamos la
ricanos de raza b
sultante se ajusta
que varía entre 1,
cercana a 1,73 m

11-5 Ley de la probabilidad

La distribución de los cromosomas y la unión de los óvulos y los espermatozoides se realiza al azar (pár. 11-3), por lo que, en cualquier cruzamiento, el número de individuos que presenta las características distintivas raramente corresponde a la proporción teórica esperada. Así, en un cruzamiento monohíbrido Mendel obtuvo en la generación F_2 7324 semillas de guisante. 5474 eran redondas (dominante) y 1850 rugosas (recesivo), o sea, una proporción de 8,96: 1 en lugar de la 3: 1 esperada. En otro experimento (8023 semillas) la proporción fue de 3,01: 1.

Las diferencias entre los resultados reales y las proporciones teóricas son explicables en todos los casos por la **ley de la probabilidad,** según la cual un suceso determinado tiene más probabilidades de suceder que su alternativo. La **probabilidad** se define como la relación entre las veces que se produce un suceso y el total de sucesos posibles. Esto puede ilustrarse tirando una moneda al aire. En cualquier tirada las probabilidades de que salga cara o cruz son iguales (50: 50). A veces saldrá cara dos, tres o más veces seguidas, pero las probabilidades de que esto suceda disminuyen con cada tirada sucesiva. Finalmente, probando muchas veces, las cruces aparecerán con igual frecuencia que las caras, consiguiéndose la proporción esperada. Si se tiran al aire diez monedas a un mismo tiempo, el resultado más frecuente será de cinco caras y cinco cruces. El caso de que salgan 4 caras y 6 cruces, 4 cruces y 6 caras, 3 caras y 7 cruces, etc., es menos frecuente, y es raro que salgan 10 caras o 10 cruces. En 100 pruebas con 10 monedas a la vez, el número más frecuente de caras (y cruces) fue 5, tal como era de esperar (fig. 11-5). Los números mayores y menores decrecieron sucesivamente hasta 0 y 10 [1]. El gráfico resultante no es enteramente simétrico, pero terminaría siéndolo si el número de tiradas se aumentara.

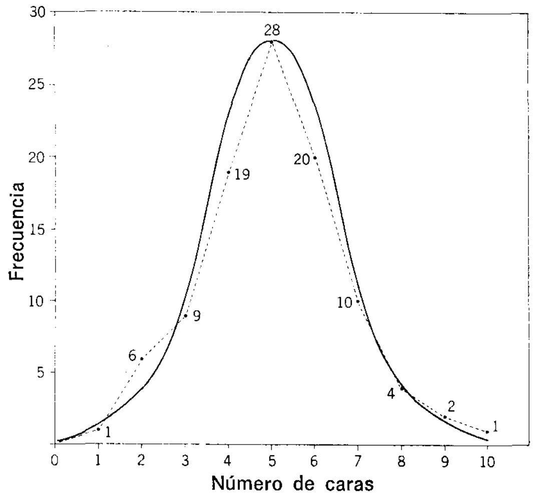


Fig. 11-5 Resultado de tirar 10 monedas 100 veces (.), y gráfico resultante (línea de trazos), juntamente con la curva normal de distribución (línea continua).

La curva «normal» de distribución representa los resultados esperados de un número infinito de tiradas. Con esta curva como base teorética se puede predecir, con cálculos estadísticos apropiados, la probabilidad (pero nunca la certeza) de ocurrencia de un suceso o carácter particular.

11-6 Codominancia

En algunos caracteres, los híbridos de la F_1 son intermedios entre los padres. Esta dominancia incompleta ocurre en las gallinas andaluzas, que resultan de cruzar un individuo negro con otro blanco manchado y tienen el plumaje azul en la F_1, y en la F_2 se obtiene la proporción de 1 negro, 2 azules y 1 blanco manchado (figs. 11-6 y 11-7). En este caso, los homozigotos dominantes son negros, los heterozigotos son azules, y los homozigotos recesivos son blancos manchados, como se indica en

---

[1] La herencia del sexo en el hombre sigue generalmente una proporción de 50 : 50, lo mismo que en la tirada de una moneda, aunque ocasionalmente haya familias numerosas que tengan todos sus hijos varones o hembras, representando así los extremos de la curva normal. La talla de los seres humanos, sin embargo, sigue un modelo diferente, siendo influida por diversos factores genéticos y no por una única pareja como ocurre en un cruzamiento mendeliano monohíbrido. Tiene una variabilidad continua, en lugar de clasificarse en categorías separadas tales como altos, medios y bajos. Si comparamos las tallas de 1000 varones adultos americanos de raza blanca tomados al azar, la gráfica resultante se ajusta perfectamente a una curva normal que varía entre 1,40 y 2,15 m con su mayor frecuencia cercana a 1,73 m. Una muestra no tomada al azar y que incluyera también mujeres adultas, niños o miembros de otras razas debería rechazarse.

Los libros clásicos de estadística biológica proporcionan las fórmulas para la comprobación del ajuste de los resultados obtenidos a las proporciones teóricas, las «dimensiones de la muestra» necesarias para predecir que un determinado acontecimiento tendrá lugar en 99 casos entre 100, y otros métodos para determinar la precisión matemática de los resultados experimentales obtenidos con material biológico.

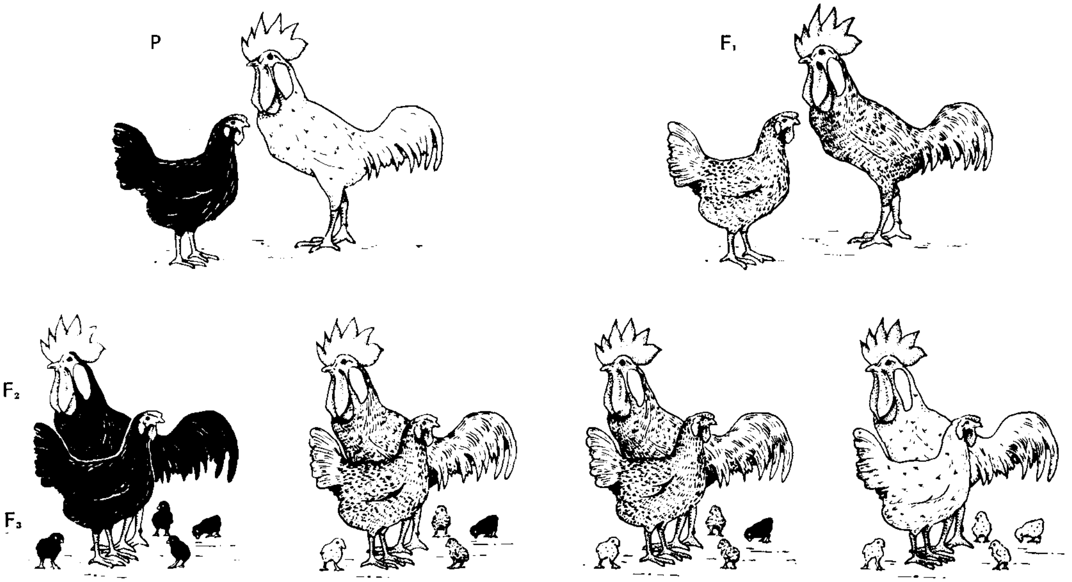


Fig. 11-6 Codominancia de un carácter mendeliano en la gallina andaluza. Las gallinas «azules» son ligeramente moteadas. *(Modificado de Hesse-Doflein.)*

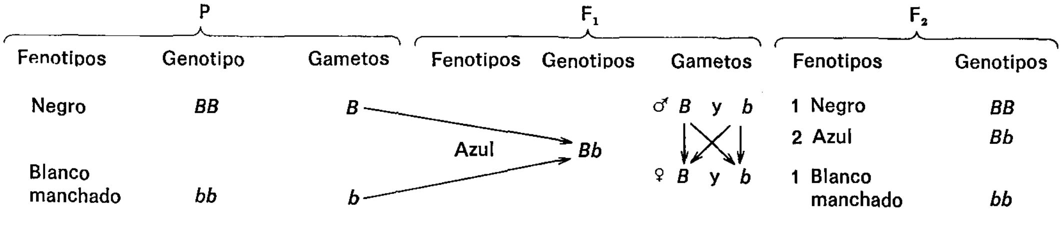
la figura 11-7. Es evidente que la primera ley de Mendel se aplica tanto en este caso como cuando la dominancia es completa, aunque los individuos heterozigotos, por ser azules, se reconocen fácilmente.

11-7 Cruzamiento

Los descendientes que presentan el carácter dominante en un cruzamiento son iguales fenotípicamente pero pueden ser heterozigotos u homozigotos para este carácter. Para determinar su genotipo se emplea el **cruzamiento de prueba,** que consiste en cruzar un híbrido dominante con un individuo recesivo puro. Si, en el conejo de Indias, el individuo que se analiza es homozigoto *(PP),* toda la descendencia del cruzamiento retrógrado con el recesivo *(pp)* será negra *(Pp)*; en cambio, si se prueba un heterozigoto *(Pp),* la descendencia será aproximadamente la mitad negra *(Pp)* y la mitad blanca *(pp)* (fig. 11-8). Se denomina **cruzamiento retrógrado** cuando el cruzamiento de prueba se realiza con un abuelo recesivo puro. En genética aplicada, el cruzamiento de prueba se emplea como un medio rápido para «purificar» (hacer homozigotas) razas útiles.

11-8 Cruzamiento dihíbrido

Cuando los padres difieren en dos pares de caracteres, los híbridos de la F_1 se denominan **dihíbridos;** en este caso halló Mendel que cada par de caracteres se hereda independientemente del otro. Esto puede comprobarse (fig. 11-9) cruzando conejos de Indias de pelo negro o pigmentado *(P)* dominante sobre el blanco *(p),* y pelo encrespado



P			F₁			F₂	
Fenotipos	Genotipo	Gametos	Fenotipos	Genotipos	Gametos	Fenotipos	Genotipos
Negro	*BB*	*B*			♂ *B* y *b*	1 Negro	*BB*
			Azul	*Bb*		2 Azul	*Bb*
Blanco manchado	*bb*	*b*			♀ *B* y *b*	1 Blanco manchado	*bb*

Fig. 11-7 Modelo de la herencia en la codominancia.

(R) dominante sob
un animal de pelo
y blanco lo halla
11-10.
Cada sexo form
tabla de Punnett ¹
mientos posibles
Los fenotipos de l
pados (todos los q
progenitor domina
el progenitor rece
binaciones, de las
gros lisos *(Pr)* y
proporción 9 : 3 :
miento dihíbrido
gros por 3 + 1 =
13 = 12 encrespa
sos. Para cada ca
3 dominantes a 1
mera ley de Men
nohíbrido. Cada
tida independient
lidades de que u
negro son indepe
tiene de ser encr
caracteres que a

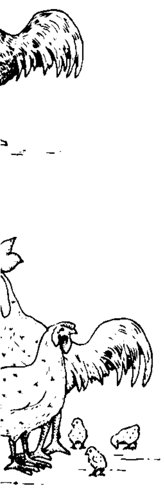
Negro
Encrespado

9-Negro,

Fig. 11-9
de car

---

¹ Del nombre de



azules» son

Pp), la descendencia
ad negra (Pp) y la
Se denomina **cruza-**
ruzamiento de prue-
ecesivo puro. En ge-
o de prueba se em-
ra «purificar» (hacer

dos pares de carac-
denominan **dihíbri-**
del que cada par de
lientemente del otro.
11-9) cruzando cone-
pigmentado (P) do-
, y pelo encrespado

F_2
Genotipos
BB
Bb
bb

(R) dominante sobre el liso *(r)*. El cruzamiento de un animal de pelo negro y encrespado con uno liso y blanco lo hallamos esquematizado en la figura 11-10.

Cada sexo forma cuatro clases de gametos; la tabla de Punnett[1] (tabla 11-1) indica los 16 cruzamientos posibles para producir la generación F_2. Los fenotipos de la F_2 comprenden 9 negros encrespados (todos los que tienen los genes *PR*), como el progenitor dominante, y 1 blanco liso *(pr)*, como el progenitor recesivo. Aparecen dos nuevas combinaciones, de las cuales hay tres individuos negros lisos *(Pr)* y 3 blancos encrespados *(pR)*. La proporción 9 : 3 : 3 : 1 es característica del cruzamiento dihíbrido (tabla 11-2). Hay $9 + 3 = 12$ negros por $3 + 1 = 4$ descendientes blancos, y $9 + 13 = 12$ encrespados por $3 + 1 = 4$ individuos lisos. Para cada carácter se halla la proporción de 3 dominantes a 1 recesivo, de acuerdo con la primera ley de Mendel, como en el cruzamiento monohíbrido. Cada pareja de genes ha sido transmitida independientemente de la otra. Las probabilidades de que un conejo de Indias sea blanco o negro son independientes de las posibilidades que tiene de ser encrespado o liso. Para cada par de caracteres que actúan separadamente es de esperar la misma proporción de 3 : 1. Esto ilustra la **segunda ley de Mendel:** *Cuando las razas difieren una de otra por dos (o más) pares de factores, la herencia de cada uno de ellos es independiente de la del otro (u otros).*

Cruzamiento de prueba

Fenotipos	Genotipos	Gametos
Negro	*Pp*	♂ *P* y *p*
blanco	*pp*	♀ *p* y *p*

Descendencia

Fenotipos	Genotipos
2 Negro	*Pp*
2 blanco	*pp*

Fig. 11-8 Genética en un cruzamiento de prueba.

Los cuatro fenotipos corresponden a nueve genotipos diferentes, como se vio al analizar la F_2: *PPRR, PPrr, ppRR* y *pprr* son homozigotos y los

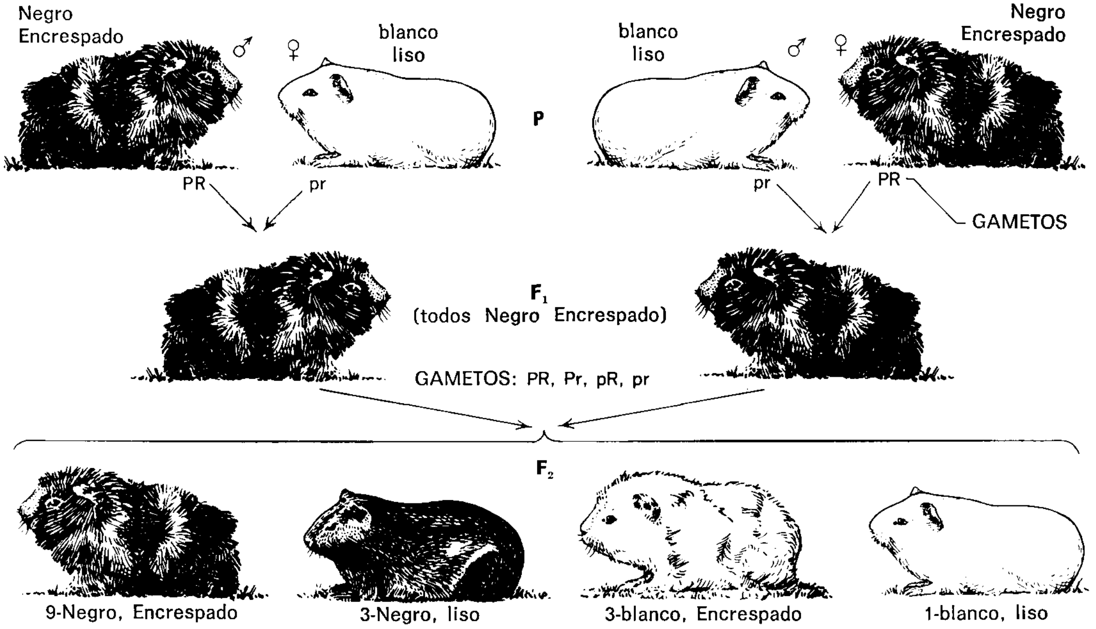


Fig. 11-9 Cruzamiento dihíbrido entre conejos de Indias que difieren en dos pares independientes de caracteres mendelianos del pelo: color y forma.

---

[1] Del nombre de su creador, R. C. Punnett.

P

Fenotipos	Genotipos	Gametos
Negro Encrespado	*PPRR*	*PR*
blanco liso	*pprr*	*pr*

F_1

Fenotipo	Genotipo	Gametos
Negro Encrespado	PpRr	*PR, Pr* *pR, pr*

Fig. 11-10 Apareamientos en un cruzamiento dihíbrido.

otros cinco son heterozigotos. La aparición de nuevos fenotipos y genotipos en cruzamientos dihíbridos (y polihíbridos) es un medio práctico para obtener razas de animales y plantas con combinaciones de caracteres distintas de las de los padres. En este cruzamiento aparecen dos nuevos tipos de individuos homozigotos: negros lisos *(PPrr)* y blancos encrespados *(ppRR)*.

11-9 Tipos especiales de herencia

Además de la herencia mendeliana simple ya descrita, existen casos mucho más complejos, en los que se presenta la interacción de dos o más factores.

TABLA 11-1

APAREAMIENTOS POSIBLES PARA LA GENERACIÓN F_2 EN UN CRUZAMIENTO DIHÍBRIDO

		Gametos masculinos			
		PR	**Pr**	**pR**	**pr**
Gametos femeninos	**PR**	*PPRR* Negro Encrespado	*PPRr* Negro Encrespado	*PpRR* Negro Encrespado	*PpRr* Negro Encrespado
	Pr	*PPRr* Negro Encrespado	*PPrr* Negro liso	*PpRr* Negro Encrespado	*Pprr* Negro liso
	pR	*PpRR* Negro Encrespado	*PpRr* Negro Encrespado	*ppRR* blanco Encrespado	*ppRr* blanco Encrespado
	pr	*PpRr* Negro Encrespado	*Pprr* Negro liso	*ppRr* blanco Encrespado	*pprr* blanco liso

TABLA 11-2

ANÁLISIS DE LA GENERACIÓN F_2, RESULTANTE DE UN CRUZAMIENTO DIHÍBRIDO

Fenotipos			
9 Negro Encrespado	3 Negro liso	3 blanco Encrespado	1 blanco liso
Genotipos			
1 *PPRR* 2 *PPRr* 2 *PpRR* 4 *PpRr*	1 *PPrr* 2 *Pprr*	1 *ppRR* 2 *ppRr*	1 *pprr*

Por ejemplo, la forma de la cresta difiere en diferentes razas de pollos, pero se mantiene constante dentro de cada raza (fig. 11-11). La raza de Wyandotte tiene la cresta baja en forma de **roseta** con papilas; la de Brahma es estrecha, más alta, con tres filas de puntas, y se denomina en **guisante,** y la Leghorn y otras la tienen en forma de lámina vertical, o cresta **sencilla.** Cuando se cruzan pollos con la cresta en roseta (o en guisante) con otros que la tienen sencilla, la primera es dominante y en la F_2 se obtiene una proporción de 3 roseta (o guisante) por 1 sencilla. Cuando se cruzan po-

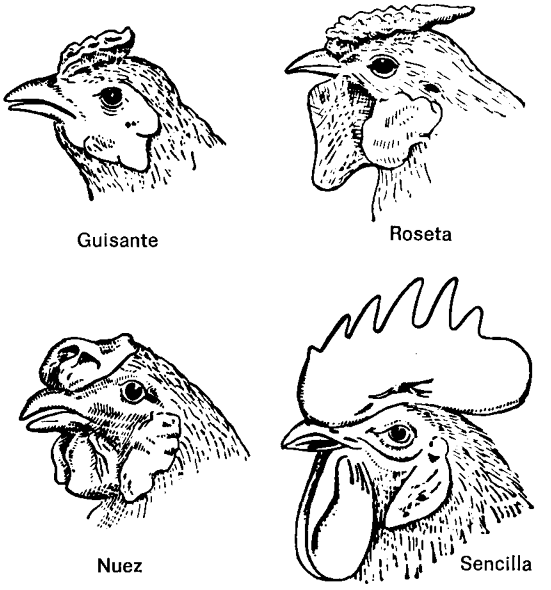


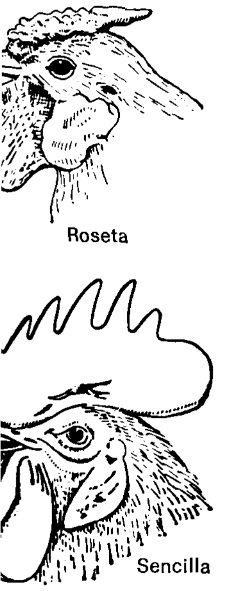
Fig. 11-11 Caracteres de la cresta del pollo. *(Adaptado de Punnett, Mendelism, The Macmillan Co.)*

RESULTANTE

lanco ncrespado	1 blanco liso
pRR *pRr*	1 *pprr*

ı de dos o más fac-

la cresta difiere en
:o se mantiene cons-
;. 11-11). La raza de
ı en forma de **roseta**
s estrecha, más alta,
ıe denomina en **gui-**
ı tienen en forma de
la. Cuando se cruzan
(o en guisante) con
primera es dominan-
roporción de 3 roseta
'uando se cruzan po-



ı del pollo. *(Adaptado de*
ı Co.)

P		F₁		F₂			
Genotipos y fenotipos	Gametos	Genotipo y fenotipo	Gametos → ↓	*RP*	*Rp*	*rP*	*rp*
RRpp	*Rp*		*Rp*	*RRPP* nuez	*RRPp* nuez	*RrPP* nuez	*RrPp* nuez
roseta		*RrPp*	*Rp*	*RRPp* nuez	*RRpp* roseta	*RrPp* nuez	*Rrpp* roseta
rrPP	*rP*	Nuez	*rP*	*RrPP* nuez	*RrPp* nuez	*rrPP* guisante	*rrPp* guisante
guisante			*rp*	*RrPp* nuez	*Rrpp* roseta	*rrPp* guisante	*rrpp* sencilla

Fig. 11-12 Herencia de los caracteres de la cresta en el pollo.

llos con la cresta en roseta con pollos de cresta en guisante, los híbridos de la F_1 tienen la cresta en **nuez** (de forma parecida a la mitad de una nuez), y la F_2 da 9 nuez, 3 roseta, 3 guisante y 1 sencilla (fig. 11-12). Los resultados difieren del dihibridismo normal porque la F_1 no se parece a ninguno de los padres, y en la F_2 aparecen dos nuevos tipos. Este es un caso de **interacción de factores** en un cruzamiento en el que intervienen dos pares de factores, que afectan a la misma estructura: la cresta. Si se representa mediante una *R* el gen dominante para roseta, su alelo por *r* y los de guisante por *P* y *p*, respectivamente, los resultados pueden sintetizarse como sigue: La cresta sencilla corresponde al recesivo doble *(rrpp)*; la cresta en roseta contiene uno o dos genes *R*, pero sólo genes *p* recesivos; la cresta en guisante tiene uno o dos genes *P*, pero sólo genes recesivos *r*; y la de forma de nuez aparece siempre que por lo menos se hallan presentes un *R* y un *P*.

Otro caso de dihibridismo con la proporción modificada se halla en el cerdo de Duroc-Jersey, en el cual son necesarios dos factores para que se presente el color completo (rojo); cada uno de los dos por separado da lugar a una coloración parcial (arenosa), y la ausencia de ambos produce animales incoloros (blancos).

11-10 Factores acumulativos

Algunas características son resultado de dos o más genes que actúan de forma **aditiva;** el color de la

P		F₁		F₂			
Genotipos y fenotipos	Gametos	Genotipo y fenotipo	Gametos → ↓	*BB'*	*Bb'*	*bB'*	*bb'*
bbb'b' blanco	*bb'*		*BB'*	4	3	3	2
		BbB'b' Mulato	*Bb'*	3	2	2	1
			bB'	3	2	2	1
BBB'B' Negro	*BB'*		*bb'*	2	1	1	0

Fig. 11-13 Herencia del color de la piel en el hombre. (Las cifras indican el número de genes para el color negro en cada individuo.)

piel del hombre es un buen ejemplo. En ello intervienen probablemente tres o cuatro pares de genes, pero, por conveniencia, puede suponerse que la pigmentación negra viene determinada por sólo dos, *B* y *B'*. Entonces, una persona con el color de piel más oscuro posible tendría el genotipo *BB* y *B'B'*, y una con el color de piel más pálido posible tendría el *bb* y *b'b'*. Un cruzamiento entre tales individuos daría una descendencia con un color pardo intermedio, *Bb B'b'* (fig. 11-13). Si se cruzan dos individuos de este último genotipo, su descendencia presentará, por término medio, el número de alelos indicados en la tabla. De 16 niños, cabría esperar 1 con piel negra (4 alelos dominantes, *BB B'B'*), 4 con piel de color pardo oscuro (3 dominantes), 6 con piel de color pardo intermedio (2 dominantes), 4 con piel ligeramente parda (1 dominante) y 1 con la piel muy clara (sin alelo dominante, *bb b'b'*).

Los descendientes de los primeros africanos llevados a América se mezclaron de tal manera con los grupos europeos (y otros de piel clara) que la población negra contemporánea presenta todos los matices de color posibles. Por lo tanto, padres con la piel muy clara pueden tener niños con la piel completamente oscura, o viceversa.

11-11 Factores letales

En distintas especies de animales y plantas se hallan **factores letales** que, en el estado homozigótico, detienen el desarrollo en alguna fase y el individuo muere. Su presencia suele detectarse por una proporción anormal en la descendencia. Un caso notable es el de la variedad amarilla del ratón doméstico, *Mus musculus*, que resulta imposible obtenerla pura. Si se cruza un ratón amarillo con otro que no lo sea, la mitad de la descendencia será amarilla y la otra mitad no, proporción correspondiente al cruce de un animal heterozigoto (amarillo) con un homozigoto recesivo (cualquiera no amarillo, como el agutí). Si se cruzan dos amarillos, la descendencia tendrá una media de 2 animales amarillos por 1 no amarillo, mientras que la proporción que cabría esperar es: 1 amarillo homozigoto por dos amarillos heterozigotos y 1 no amarillo; pero el «homozigoto amarillo» muere en fase embrionaria. Las gallinas «trepadoras», de patas cortas y torcidas, se comportan genéticamente como los ratones amarillos. En *Drosophila* se conocen varios letales, así como en el ganado vacuno, el cordero, el cerdo y el caballo; y algunos defectos humanos se suponen debidos a factores de esta clase.

11-12 Efectos diversos

Todos los ejemplos citados hasta ahora se refieren a pares de factores alternativos. En muchos otros casos existen más de dos factores alternativos que afectan al mismo carácter; reciben el nombre de **alelos múltiples.** Así, en el conejo doméstico existen distintos tipos de color; por ejemplo, el normal o «salvaje», el albino con el pelaje completamente blanco y los ojos rosados, el albino «Himalaya» con los ojos rosados y el pelaje blanco excepto las orejas, la nariz y los pies, que son pardo oscuros o negros. El albino es un simple recesivo respecto al tipo salvaje, y el Himalaya albino también es recesivo respecto al salvaje. No obstante, si se cruza un albino Himalaya con un albino puro, toda la F_1 es Himalaya, y en la F_2 se obtienen tres individuos Himalaya por uno albino puro; pero hay reversión al tipo salvaje. Evidentemente, el Himalaya y el albino son alelos uno de otro, y ambos son alelos del color salvaje. En el color del pelo de los ratones, de los conejos de Indias y de la rata, se hallan otros ejemplos de alelomorfismo múltiple. En *Drosophila* se han hallado por lo menos 14 alelos del color del ojo, desde el blanco y el marfil, pasando por el ante y el melocotón, hasta el color rojo salvaje. En las plantas se conocen varias series, especialmente en *Antirrhinum* y en el maíz. En cada individuo no pueden hallarse más de dos alelos de un misma serie.

En tipos de herencia más complicados se hallan además factores modificadores, efectos múltiples de un solo gen, así como la influencia de factores externos o internos que modifican la manera cómo un gen regula el desarrollo de un carácter. Constituye un ejemplo de esta última clase el enanismo del ratón doméstico, en que un gen recesivo detiene el crecimiento aproximadamente a las dos semanas de edad y todos los animales son estériles; el lóbulo anterior de la hipófisis y la corteza suprarrenal son defectuosos. El injerto del lóbulo anterior de la hipófisis determina la reanudación del crecimiento, los animales alcanzan el tamaño normal y los machos son fértiles. Esto indica que las hormonas pueden ejercer una influencia sobre la manera en que los genes actúan durante la formación de los caracteres.

Un ejemplo del efecto de las condiciones externas sobre la manifestación de un carácter se observa en el color del pelaje del conejo Himalaya. Esta especie es típicamente blanca con las extremidades oscuras (nariz, orejas pies). Su coloración es debida al gen Himalaya, cuya manifestación depende

de la temperatura.
que las extremida
que el resto del cı
obstante, si se afe
y se mantienen c
a aparecer el pela
manchas de pelaje
fría, aparece de r
caso similar con e
nes modificadores
den influir en el
do en el fenotipo.

La herencia sue
deliano clásico, p
en que partículas
plican son transmi
La sensibilidad d
phila parece ser
hembras de una c
de tipo salvaje, la
En el cruzamient
salvaje y machos
la F_1 no son sens
simos experiment
bilidad al CO_2 s
huevo, independie

11-13 Sexo y h

Ninguno de los
tiene relación cor
madre pueden lle
el alternativo. E
los que se incluye
máticas y las ger
tienen una pare
que un miembro
ces tiene forma
mas sexuales; el
otro el **cromoso**
este último. En
más largo, cont
brazo corto (fig.
cromosomas X.
simbolizarse por
Todas las demás
gos se denomin

Las células h
tienen 46 cromo
les y 22 parejas
Durante la mad
se segregan libr

de la temperatura. La coloración típica es debida a que las extremidades normalmente son más frías que el resto del cuerpo durante el crecimiento. No obstante, si se afeitan las manchas de pelaje negro y se mantienen calientes las extremidades, vuelve a aparecer el pelaje blanco. Si luego se afeitan las manchas de pelaje blanco y se mantiene la piel muy fría, aparece de nuevo el pelaje negro. Se da un caso similar con el gato siamés. Así, pues, los genes modificadores y los factores ambientales pueden influir en el grado en que un gen es expresado en el fenotipo.

La herencia suele seguir el modelo genético mendeliano clásico, pero se conocen unos pocos casos en que partículas citoplasmáticas que se autorreplican son transmitidas como unidades hereditarias. La sensibilidad del anhídrido carbónico en *Drosophila* parece ser uno de estos casos. Si se cruzan hembras de una cepa sensible al CO_2 con machos de tipo salvaje, la descendencia es sensible al CO_2. En el cruzamiento recíproco de hembras de tipo salvaje y machos sensibles al CO_2, las moscas de la F_1 no son sensibles al CO_2. Después de muchísimos experimentos se puede deducir que la sensibilidad al CO_2 se transmite en el citoplasma del huevo, independiente de los cromosomas.

11-13 Sexo y herencia

Ninguno de los factores mencionados hasta aquí tiene relación con el sexo; tanto el padre como la madre pueden llevar un factor y el otro progenitor el alternativo. En algunos otros caracteres, entre los que se incluye el sexo, no es así. Las células somáticas y las germen primitivas de los machos contienen una pareja de cromosomas homólogos en que un miembro es menor que el otro y algunas veces tiene forma diferente. Estos son los **cromosomas sexuales;** el mayor es el **cromosoma X** y el otro el **cromosoma Y;** en algunas especies falta este último. En *Drosophila* el cromosoma Y es el más largo, contando juntos su brazo largo y su brazo corto (fig. 11-1). En las hembras existen dos cromosomas X. Por consiguiente, el macho puede simbolizarse por XY (o XO) y la hembra por XX. Todas las demás parejas de cromosomas homólogos se denominan **autosomas.**

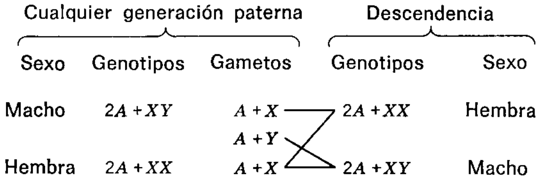
Las células humanas, excepto los gametos, contienen 46 cromosomas: los dos cromosomas sexuales y 22 parejas de autosomas homólogos (fig. 3-9). Durante la maduración los cromosomas sexuales se segregan libremente, como los demás cromosomas, de manera que un óvulo contiene 22 autosomas y un cromosoma X, y un espermatozoide tiene 22 autosomas y un cromosoma X o Y.

Si A representa una dotación haploide de autosomas, la genética del sexo en el hombre puede esquematizarse como en la figura 11-14.

Así, pues, evidentemente el sexo viene determinado por la clase de espermatozoide que fecunda el óvulo. Puesto que en la descendencia de la mayoría de los animales los dos sexos se presentan aproximadamente en igual proporción, es razonable suponer que los espermatozoides portadores de X y los portadores de Y se forman en igual número y que cada clase tiene igual probabilidad de fecundar un óvulo. El resultado es el mismo en especies (muchos insectos) que carecen de cromosoma Y; la única diferencia consiste en que las hembras poseen un número par de cromosomas y los machos uno menos. En las aves y mariposas nocturnas los cromosomas sexuales están repartidos inversamente que en los demás animales; existen dos clases de óvulos y una sola de espermatozoides; por tanto, los machos son XX (a veces se designan por ZZ) y las hembras son XY (o ZW). El cromosoma Y evidentemente no lleva genes conocidos para caracteres específicos; no obstante, en las especies de *Drosophila* en que normalmente existen, los machos sin Y son estériles.

Antes del descubrimiento de los cromosomas sexuales se habían emitido teorías muy ingeniosas para explicar el sexo. Se han ensayado varios métodos para controlar el sexo de la descendencia, especialmente en los animales domésticos y en el hombre, pero ninguno es efectivo. En las ranas y algunos invertebrados la alteración de las condiciones ambientales afecta a la proporción de los sexos, es decir, la proporción de machos a hembras en la descendencia (pár. 10-12).

Se han observado anomalías del sexo; algunas moscas del vinagre, abejas, y otros insectos, son **ginandromorfos,** con una parte del cuerpo con caracteres masculinos y la otra femeninos. Los intersexos son individuos que se han detenido en una fase intermedia del desarrollo sexual y que pueden



Cualquier generación paterna			Descendencia	
Sexo	Genotipos	Gametos	Genotipos	Sexo
Macho	$2A+XY$	$A+X$ $A+Y$	$2A+XX$	Hembra
Hembra	$2A+XX$	$A+X$	$2A+XY$	Macho

Fig. 11-14 Genética del sexo humano.

presentar caracteres de ambos sexos. Se han observado intersexos en algunas mariposas nocturnas criadas experimentalmente, y también en el cerdo. En los vertebrados se han comprobado algunos casos raros de **inversión del sexo,** especialmente en las aves de corral (raramente en el hombre), en que individuos originariamente femeninos se han convertido en masculinos. No obstante, este fenómeno es común en ciertos invertebrados.

11-14 Herencia ligada al sexo

Los cromosomas X (o Z) contienen genes que determinan caracteres **ligados al sexo,** cuya herencia está, por tanto, relacionada con la determinación del sexo. En *Drosophila,* en la que el color de los ojos va ligado al sexo (fig. 11-15), el color rojo normal del ojo es dominante sobre el blanco. Si se cruzan una hembra de ojos rojos, homozigótica, y un macho de ojos blancos, todos los individuos de la F_1 tendrán los ojos rojos; cuando se cruzan estos últimos entre sí, la F_2 presenta una proporción de 2 hembras de ojos rojos, 1 macho de ojos rojos y 1 macho de ojos blancos. Si X_R representa el gen para ojos rojos y X_r para ojos blancos, el resultado de este cruzamiento puede esquematizarse en la forma que se indica en la figura 11-16. En la generación P todos los óvulos maduros llevan un cromosoma X con el gen para ojos rojos, la mitad de los espermatozoides llevan un cromosoma X con un gen para ojos blancos y los demás espermatozoides llevan un cromosoma Y sin ningún gen para el color de los ojos. En la generación F_1 se producen dos clases de óvulos, una con el gen para ojos rojos y otra con el gen para ojos blancos; en los espermatozoides, la mitad tienen un gen (en el cromosoma X) para ojos rojos y la otra mitad no tiene gen para el color de los ojos (cromosoma Y). Por tanto, son posibles 4 clases de zigotos. En la F_2 la mitad de las hembras son homozigotas para ojos rojos, y la otra mitad heterozigotas; los machos se presentan en igual proporción de ojos blancos y ojos rojos.

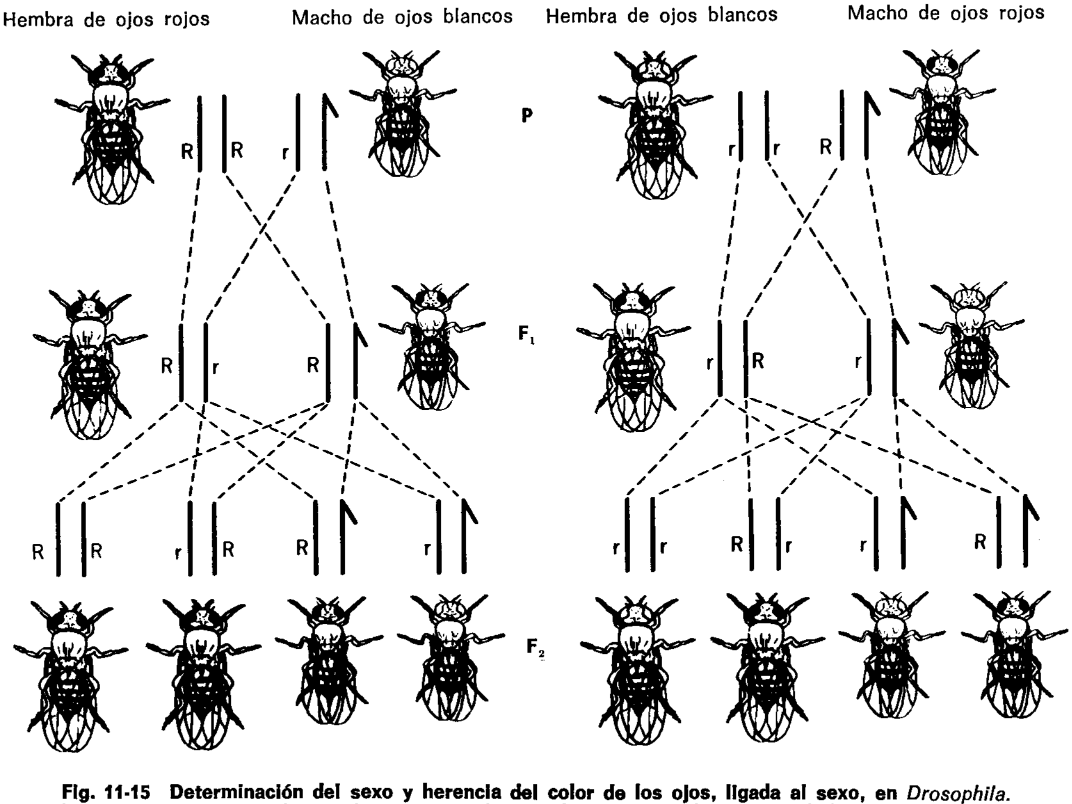


Fig. 11-15 Determinación del sexo y herencia del color de los ojos, ligada al sexo, en *Drosophila.* Los cromosomas sexuales están representados por barras verticales con símbolos *(R, r)* para los genes del color de los ojos.

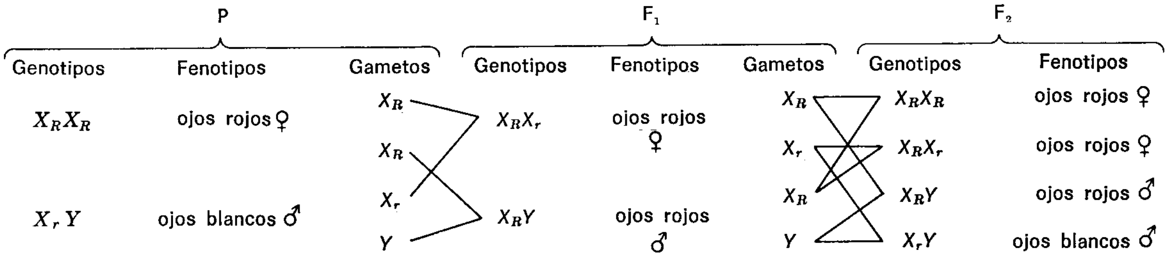

P
Genotipos
Fenotipos
Gametos
X_RX_R
ojos rojos ♀
X_R
X_R
X_rY
ojos blancos ♂
X_r
Y
F₁
Genotipos
Fenotipos
Gametos
X_RX_r
ojos rojos ♀
X_RY
ojos rojos ♂
X_R
X_r
X_R
Y
F₂
Genotipos
Fenotipos
X_RX_R
ojos rojos ♀
X_RX_r
ojos rojos ♀
X_RY
ojos rojos ♂
X_rY
ojos blancos ♂

Fig. 11-16 Color de los ojos en una *Drosophila*. Hembra homozigota de ojos rojos cruzada con un macho de ojos blancos.

En el **cruzamiento recíproco** se obtiene un resultado algo distinto; cruzando una hembra homozigota de ojos blancos con un macho de ojos rojos, en la F_1 los machos tienen los ojos blancos y las hembras rojos. En la F_2 resultan aproximadamente igual número de hembras de ojos rojos, hembras de ojos blancos, machos de ojos rojos y machos de ojos blancos (fig. 11-17).

En *Drosophila* se han hallado unos 150 genes ligados al sexo (fig. 11-19, cromosoma I), y en otros animales, lo mismo que en el hombre, se conocen numerosos caracteres ligados al sexo; el plumaje listado de las gallinas y la ceguera para el verde-rojo en el hombre (pár. 11-24) constituyen ejemplos conocidos.

11-15 Ligamiento (Linkage)

En los ejemplos estudiados al principio de este capítulo resultaba evidente la segregación independiente (segunda ley de Mendel), pero en los apartados precedentes hemos descrito tipos de herencia en los que no hay segregación independiente. Muchos caracteres de los animales tienden a heredarse juntos. El número de pares de factores mendelianos existentes en cualquier animal es superior al número de parejas de cromosomas, por lo que cada cromosoma debe contener muchos genes. Quizás hay unos 90 000 genes en el hombre. Los caracteres que tienden a heredarse juntos se dice que están **ligados.** Los estudios sobre el ligamiento realizados en muchos animales y plantas han demostrado que los genes se distribuyen en **grupos de ligamiento** y que los miembros de cada grupo están ligados entre sí en un grado distinto, mientras que un par de caracteres de un grupo de ligamiento se combina independientemente con pares de los demás grupos. Cuando se conocen las relaciones de ligamiento en muchos genes de una especie, se comprueba que existen tantos grupos de ligamiento como parejas de cromosomas. En *Drosophila melanogaster* se conocen muchos centenares de genes ligados; existen 4 grupos de ligamiento (3 grandes y uno pequeño), y 4 parejas de cromosomas (3 largos y uno corto). *D. willistoni* tiene 3 grupos de ligamiento y 3 parejas de cromosomas, y *D. virilis,* 6 de cada. En las plantas, el maíz tiene 10 de cada y el guisante de olor 7 de cada. Estos datos son muy importantes para demostrar que los genes están contenidos en los cromosomas.

11-16 Entrecruzamiento (Crossing-over)

Si los genes para dos caracteres están en el mismo cromosoma y éste permanece intacto durante su

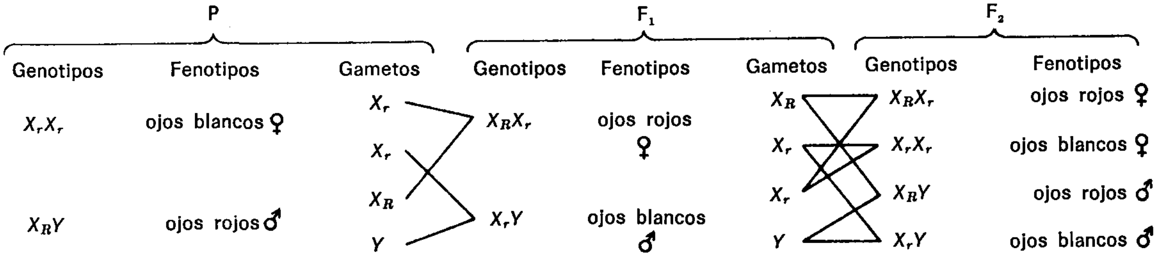

P
Genotipos
Fenotipos
Gametos
X_rX_r
ojos blancos ♀
X_r
X_r
X_RY
ojos rojos ♂
X_R
Y
F₁
Genotipos
Fenotipos
Gametos
X_RX_r
ojos rojos ♀
X_rY
ojos blancos ♂
X_R
X_r
X_r
Y
F₂
Genotipos
Fenotipos
X_RX_r
ojos rojos ♀
X_rX_r
ojos blancos ♀
X_RY
ojos rojos ♂
X_rY
ojos blancos ♂

Fig. 11-17 Herencia del color de los ojos en una *Drosophila* descendiente de un progenitor materno de ojos blancos.

transmisión hereditaria, su ligamiento será completo y los dos caracteres siempre se presentarán juntos; pero no siempre es así (fig. 11-18). En cierto número de casos los caracteres se separan, variando el porcentaje de separaciones en distintos pares de caracteres, aunque es generalmente constante entre los miembros de cada pareja. Así, las orejas cortas y el color amarillo del pelaje de las ratas están ligados en el 99 por ciento de los individuos, pero en otros muchos caracteres los porcentajes son bastante menores. Los cromosomas que han intercambiado partes han experimentado un **entrecruzamiento,** y los segmentos implicados se reconocen por los genes que los marcan. Durante la división de maduración, los dos cromosomas de una misma pareja de homólogos se entrelazan o asocian íntimamente en la sinapsis. Entonces dos cromátidas no hermanas pueden curvarse una sobre otra y fragmentarse por el punto de contacto intercambiando sus partes homólogas. Esto constituye la base física del entrecruzamiento. A menudo el entrecruzamiento puede tener lugar en diferentes puntos de las cromátidas (fig. 11-18).

Si los genes se disponen linealmente a lo largo de los cromosomas, los que están muy separados se intercambiarán siempre que ocurra un entrecruzamiento en cualquier punto situado entre ellos, mientras que si están muy próximos la probabilidad de entrecruzamiento es mucho menor. Admitiendo que la frecuencia de entrecruzamiento indica las distancias relativas entre los genes de un cromosoma, T. H. Morgan y sus colaboradores elaboraron los **mapas de cromosomas** de los genes conocidos en cada grupo de ligamiento de *Drosophila.* En un cruzamiento en el que intervienen dos caracteres ligados se considera como una unidad de distancia entre los dos genes correspondientes cada uno por ciento de entrecruzamiento.

Esto puede comprobarse para los tres caracteres cuerpo amarillo, ojos blancos y ojos rubí, todos ligados al sexo y pertenecientes por tanto al cromosoma I (X). En los cruzamientos entre cuerpo amarillo y ojos blancos, ocurre entrecruzamiento en el 1,5 por ciento de los individuos; entre ojos blancos y ojos rubí, en el 6,0 por ciento; y entre cuerpo amarillo y ojos rubí, en el 7,5 por ciento; por tanto, la secuencia es amarillo-blanco-rubí, con 1,5 unidades de distancia entre los genes que condicionan amarillo y blanco, y 6 unidades entre el blanco y rubí (1,5 + 6,0 = 7,5). La repetición de cruzamientos entre individuos con caracteres ligados ha suministrado los datos necesarios para elaborar mapas de cromosomas (fig. 11-19).

11-17 Cromosomas gigantes

Los cromosomas relativamente enormes de las glándulas salivales de *Drosophila* y otras moscas se presentan en parejas homólogas permanentes y, al teñirlos, muestran numerosas bandas transversales intensamente teñidas, algunas anchas y otras estrechas (fig. 11-20). Las bandas contienen mucho DNA y dan la clave para la localización de los genes, así como en los casos de deleción. Cuando desaparece un determinado carácter de una raza de laboratorio de *Drosophila,* falta una porción de un cromosoma en el punto en que debe hallarse el gen para aquel carácter en el mapa de los cromosomas. Esto constituye otra importante prueba de

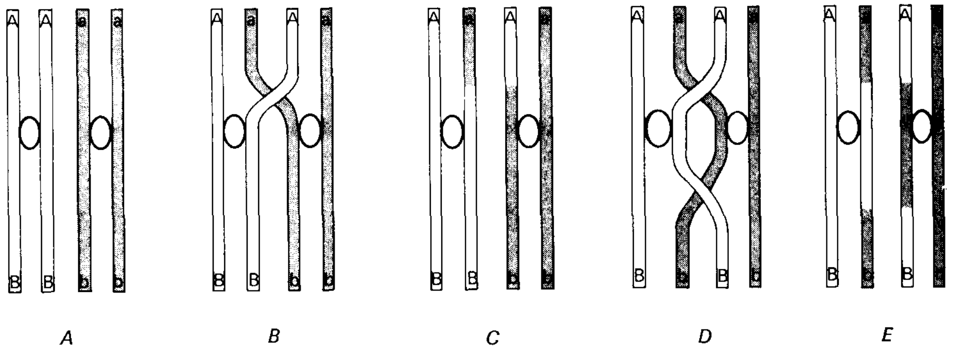


Fig. 11-18 Entrecruzamiento, intercambio de genes entre cromosomas homólogos. *A, a; B, b* representan pares de genes alelomorfos situados en cromosomas homólogos que se aparean durante la sinapsis. *A.* Sinapsis de cromosomas replicados para formar una tétrada. *B.* Dos cromátidas no hermanas se curvan una sobre otra. *C.* Las cromátidas se fragmentan por el punto de contacto e intercambian sus partes. *D y E.* Entrecruzamiento doble.

---

la relación que
somas. Cada cr
gran cantidad (h
mente alineados
surgido de los
haya habido div
del centrómero
das oscuras se
chas asas plum

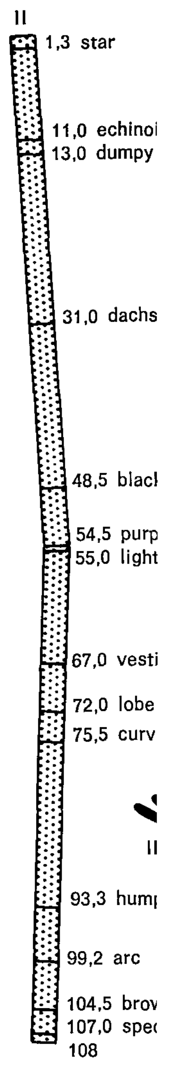
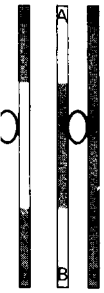


Fig. 11-19 Mapa
representa un cr
relativa de algun
gracias a los est
distancia relativa
Se representan t
ploide femenina.

a como una unidad
nes correspondientes
ruzamiento.
ra los tres caracteres
y ojos rubí, todos
es por tanto al cro-
nientos entre cuerpo
re entrecruzamiento
dividuos; entre ojos
por ciento; y entre
n el 7,5 por ciento;
rillo-blanco-rubí, con
los genes que condi-
6 unidades entre el
5). La repetición de
con caracteres liga-
necesarios para ela-
fig. 11-19).

enormes de las glán-
y otras moscas se
gas permanentes y,
sas bandas transver-
gunas anchas y otras
las contienen mucho
localización de los
de deleción. Cuando
ácter de una raza de
lta una porción de
que debe hallarse el
mapa de los cromo-
nportante prueba de



E

a; B, b re-
ean durante
cromátidas
de contacto

---

la relación que existe entre los genes y los cromosomas. Cada cromosoma gigante consta de una gran cantidad (hasta mil) de cromosomas estrechamente alineados y parcialmente replicados que han surgido de los ciclos repetidos de DNA sin que haya habido división celular (no obstante, el DNA del centrómero permanece sin replicarse). Las bandas oscuras se componen probablemente de muchas asas plumosas (figs. 10-20, 11-21) que salen de los filamentos de DNA. La actividad de los genes viene indicada por protuberancias locales que comprenden una o varias bandas oscuras adyacentes. En estos lugares el DNA se despliega formando asas abiertas y el RNA se transcribe activamente. Los grupos colectivos de asas se denominan **puffs (hinchazones).** La secuencia de aparición de los puffs está en relación con la función génica en las fases específicas del desarrollo de una larva de mosca.

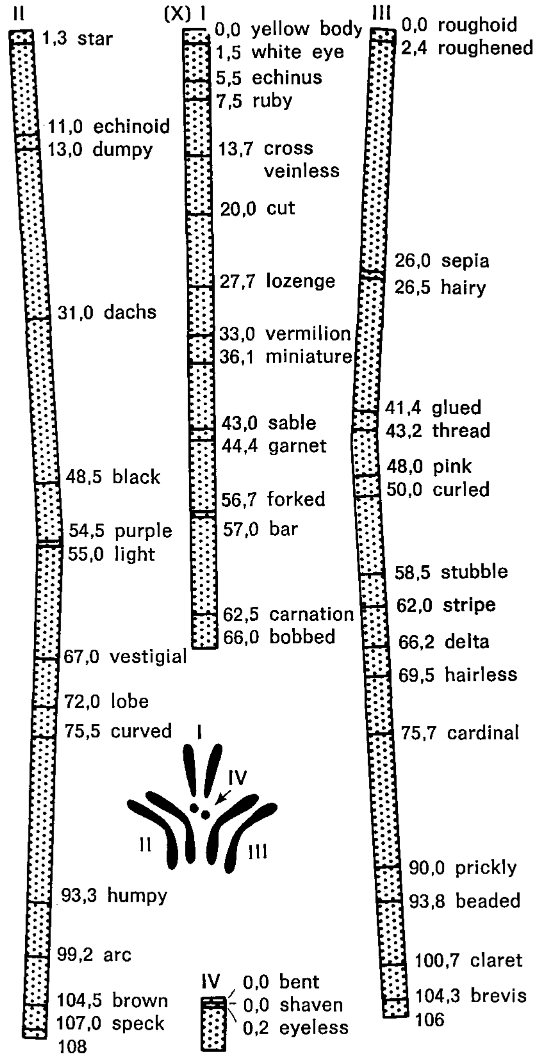
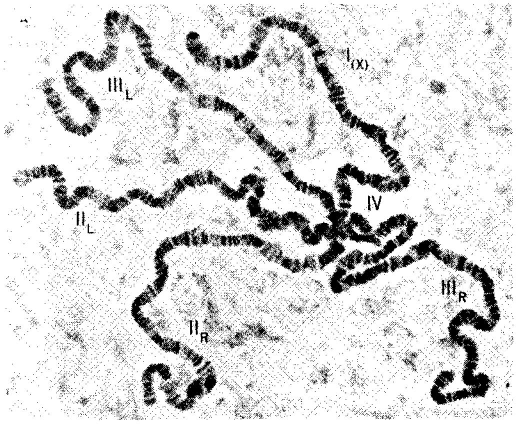

II
1,3 star
11,0 echinoid
13,0 dumpy
31,0 dachs
48,5 black
54,5 purple
55,0 light
67,0 vestigial
72,0 lobe
75,5 curved
93,3 humpy
99,2 arc
104,5 brown
107,0 speck
108
(X) I
0,0 yellow body
1,5 white eye
5,5 echinus
7,5 ruby
13,7 cross veinless
20,0 cut
27,7 lozenge
33,0 vermilion
36,1 miniature
43,0 sable
44,4 garnet
56,7 forked
57,0 bar
62,5 carnation
66,0 bobbed
III
0,0 roughoid
2,4 roughened
26,0 sepia
26,5 hairy
41,4 glued
43,2 thread
48,0 pink
50,0 curled
58,5 stubble
62,0 stripe
66,2 delta
69,5 hairless
75,7 cardinal
90,0 prickly
93,8 beaded
100,7 claret
104,3 brevis
106
I
IV
II
III
IV
0,0 bent
0,0 shaven
0,2 eyeless

Fig. 11-19 Mapas de los cromosomas de *Drosophila.* Se representa un cromosoma de cada pareja, con la posición relativa de algunos de sus numerosos genes localizados gracias a los estudios de ligamiento. Las cifras indican la distancia relativa de cada gen al extremo del cromosoma. Se representan también los cromosomas de una célula diploide femenina.


I(X)
III$_L$
II$_L$
IV
III$_R$
II$_R$

11-20 Cromosomas gigantes de las glándulas salivales de *Drosophila.* Microfotografía, x 500. Cada cromosoma está aparejado y contiene muchos cordones no separados. L y R se refieren a los brazos derecho e izquierdo de los cromosomas. Las cifras romanas corresponden a las de la figura 11-19. *(Cortesía de B. P. Kaufmann.)*

11-18 Naturaleza del gen

Los datos sobre los caracteres, los genes, los cromosomas y el ligamiento han sido sintetizados por T. H. Morgan[1] como sigue: 1) los caracteres de un individuo dependen de un par de genes existentes en la materia germinal, reunidos en un número definido de grupos de ligamiento; 2) en la maduración, cada par de genes se separa (primera ley de Mendel), de manera que cada gameto contiene sólo una dotación; 3) los genes de los distintos grupos de ligamiento se segregan independientemente (segunda ley de Mendel); 4) a veces ocurre un intercambio o entrecruzamiento entre los genes correspondientes a gupos de ligamiento homólogos; 5) la frecuencia del entrecruzamiento suministra una prueba de la ordenación lineal de

---

[1] Theory of the gene, New Haven, Conn., Yale University Press.

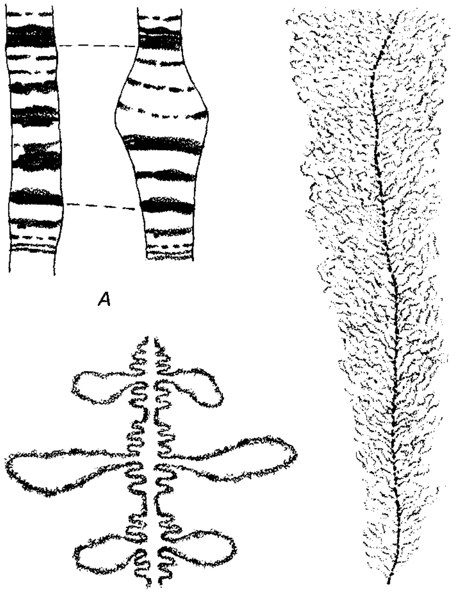


Fig. 11-21 *A.* Hinchazón de un cromosoma de la glándula salival de una mosca. *B.* Asas plumosas del ovocito de salamandra que presentan las prolongaciones plumosas de las cromátidas que salen del filamento de DNA. La transcripción del RNA y la formación de proteína a lo largo del asa provoca el aspecto rizoso. *C.* Porción aumentada del asa mostrando los lugares de fijación de las moléculas de RNA polimerasa (puntos negros) que intervienen en la formación de las cadenas de RNA que están unidas al patrón de DNA. Observar la longitud de las cadenas de RNA en aumento, que indican las diferentes fases de tiempo de la actividad polimerásica. (Esquemático.)

los genes en cada grupo de ligamiento y de su posición relativa entre sí. La presencia de un gen particular se reconoce por alguna característica fenotípica que se produce en un organismo.

Actualmente se sabe mucho más acerca de los genes que en tiempos de Morgan. El gen, que se consideraba la unidad indivisible de la herencia, es una cadena lineal de unidades distintas, los nucleótidos, dispuestas por parejas (pár. 2-20) en la molécula doble de DNA. Los trabajos efectuados con organismos que se reproducen con rapidez —mohos, levaduras, bacterias y virus— han revelado que cada gen contiene una cantidad de loci diferentes en los cuales tienen lugar las mutaciones (pár. 11-19) y entre los cuales pueden producirse entrecruzamientos. De especial utilidad han sido los estudios realizados con el virus T4, un parásito de las bacterias. Se ha trazado el mapa detallado de dos de sus genes rIIA y rIIB, que influyen en la duración del ciclo de vida del virus y se han encontrado de unos 1000 a 5000 loci mutables diferentes (lugares en donde pueden ocurrir mutaciones).

Se ha trazado el mapa de los genes de otros virus y bacterias; el procedimiento, realizado ahora al nivel del gen, es semejante al usado por Morgan al trazar el mapa de los loci génicos (posición de los genes) en los cromosomas de *Drosophila.* A la luz de estos hallazgos un gen puede definirse (J. Watson) como una región cromosómica distinta responsable de un producto celular específico tal como la secuencia aminoácida de una proteína o de una cadena polipeptídica. Consta de una serie lineal de unidades potencialmente mutables, cada una de las cuales puede encontrarse en diferentes formas alternativas y entre las cuales pueden producirse entrecruzamientos. Se sabe ahora que el antiguo concepto de la relación un gen-un carácter era inadecuado. Todos los caracteres complejos están bajo el control de muchos genes.

La prueba de que los genes son los responsables de las síntesis de moléculas complejas fue obtenida por Beadle y Tatum trabajando con el moho *Neurospora.* Estudiaron la capacidad del organismo para sintetizar aminoácidos y vitaminas. El moho de tipo salvaje vive con éxito en tubos de agar con un medio *simple* que contenga solamente azúcar, sales y la vitamina biotina. Pudo sintetizar todos los aminoácidos y los otros compuestos orgánicos necesarios para su crecimiento y reproducción. Durante la esporulación, el moho salvaje fue expuesto a los rayos X y las esporas irradiadas se colocaron en un medio *completo* formado por un amplio espectro de vitaminas, todos los aminoácidos y los ingredientes del medio simple. Las esporas crecieron bien. Pero cuando las esporas producidas por estos cultivos fueron transferidas a un medio simple y a un medio completo, las que estaban en el medio completo crecieron, pero no ocurrió lo mismo con algunas de las que se encontraban en el medio simple. Las esporas defectuosas se pusieron entonces en un medio simple rico en vitaminas pero sin aminoácidos. El suplemento vitamínico no favoreció su crecimiento. Evidentemente la irradiación había provocado mutaciones que imposibilitaban el crecimiento del moho sin un aporte exterior de aminoácidos. Se prepararon veinte tubos de cultivo con medio simple y un aminoácido diferente en cada uno. A estos tubos se transfirieron las esporas defectuosas. Ninguna de las esporas pudo crecer, excepto la que se hallaba en el tubo que contenía arginina. Se encontraron algunos mutantes diferentes. Una podía crecer si se añadía sólo

---

arginina al medio
nina o citrulina;
trulina u ornitina
una estructura m
Existe una rel
te en dos anomal
fenilalanina, un
muchas proteínas,
ne los genes *P* y
por la acción de
de carbono y agu
versión es la alc
alcaptonuria (que
rece del enzima q
mogentísico) y e
rio, con lo que la
ve oscura. Más ac
captona que oscu
los ojos (esclerót
senta la artritis. E
la fenilalanina se
do cefalorraquíde
excretada en for
personas son gen
pigmento capilar
plos son evidente
minante *(P* o *A)*
una de las fases
otros procesos de
bioquímicos del r
cuantitativos que
su expresión géni
reconocer.

11-19 Mutacione

A veces, en la d
aparecen nuevos
rios; se trata d
algún cambio en
afectado. Una m
azar en el aparat
la célula que lue
cación del DNA
cambio al azar.
tales pueden infl
Las mutaciones
nes génicas y 2)
tanto en las cél
nativas, pero só
del cambio se t
ción. Todas tien

)0 a 5000 loci muta-
nde pueden ocurrir

genes de otros virus
, realizado ahora al
usado por Morgan al
icos (posición de los
Drosophila. A la luz
de definirse (J. Wat-
sómica distinta res-
r específico tal como
a proteína o de una
e una serie lineal de
ables, cada una de
en diferentes formas
s pueden producirse
hora que el antiguo
-un carácter era ina-
complejos están bajo

son los responsables
mplejas fue obtenida
lo con el moho *Neu-*
ad del organismo pa-
taminas. El moho de
n tubos de agar con
ga solamente azúcar,
Pudo sintetizar todos
compuestos orgánicos
y reproducción. Du-
o salvaje fue expues-
s irradiadas se colo-
formado por un am-
dos los aminoácidos
simple. Las esporas
s esporas producidas
sferidas a un medio
), las que estaban en
pero no ocurrió lo
e se encontraban en
defectuosas se pusie-
mple rico en vitami-
suplemento vitamíni-
to. Evidentemente la
mutaciones que im-
el moho sin un apor-
Se prepararon veinte
nple y un aminoácido
tubos se transfirieron
na de las esporas pu-
allaba en el tubo que
aron algunos mutan-
cer si se añadía sólo

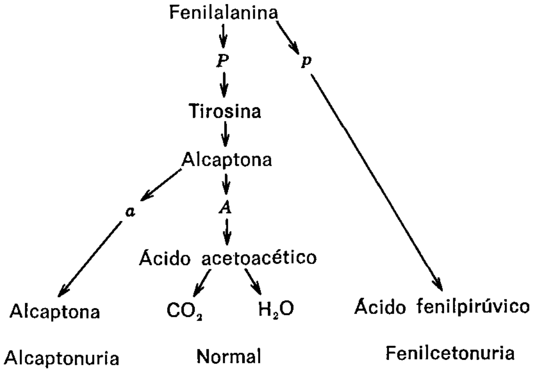


Fig. 11-22 Vías de eliminación de la fenilalanina por la orina. P y p y A y a son dos pares de alelos.

arginina al medio simple; otra si se añadía arginina o citrulina; y otra si se añadían arginina, citrulina u ornitina. Estos tres aminoácidos tienen una estructura molecular muy parecida.

Existe una relación génico-bioquímica evidente en dos anomalías del catabolismo humano. La fenilalanina, un aminoácido que se encuentra en muchas proteínas, en una persona normal que tiene los genes *P* y *A*, al ser excretada se convierte, por la acción de una serie de enzimas, en dióxido de carbono y agua (fig. 11-22). Una fase en la conversión es la alcaptona. Una persona enferma de alcaptonuria (que sólo tiene genes recesivos *aa*) carece del enzima que oxida la alcaptona (ácido homogentísico) y excreta este producto intermediario, con lo que la orina, dejada en reposo, se vuelve oscura. Más adelante se forman depósitos de alcaptona que oscurecen el cartílago de la oreja y los ojos (esclerótica) hasta que, finalmente, se presenta la artritis. En los casos de fenilcetonuria *(pp)* la fenilalanina se acumula en la sangre, en el líquido cefalorraquídeo y en la orina (de donde es excretada en forma de ácido fenilpirúvico). Estas personas son generalmente débiles mentales y su pigmento capilar se vuelve más claro. Estos ejemplos son evidentes, pues la ausencia de un gen dominante *(P* o *A)* determina la ausencia total de una de las fases metabólicas esenciales y afecta a otros procesos del cuerpo. Muchos de los defectos bioquímicos del metabolismo resultan ser más bien cuantitativos que cualitativos en lo que se refiere a su expresión génica y por ello son tan difíciles de reconocer.

11-19 Mutaciones

A veces, en la descendencia de animales y plantas aparecen nuevos caracteres que resultan hereditarios; se trata de **mutaciones,** y tienen por causa algún cambio en el gen que determina el carácter afectado. Una mutación es un cambio estable y al azar en el aparato transmisor de la información de la célula que luego se perpetúa mediante la replicación del DNA (pár. 2-20) hasta que ocurra otro cambio al azar. El tejido y otros factores ambientales pueden influir en la frecuencia de mutación. Las mutaciones pueden clasificarse en 1) mutaciones génicas y 2) mutaciones cromosómicas. Ocurren tanto en las células **somáticas** como en las **germinativas,** pero sólo en estas últimas la «memoria» del cambio se transmite de generación en generación. Todas tienen el mismo efecto: se altera la cantidad o secuencias nucleotídicas del DNA y, por consiguiente, las instrucciones genéticas que rigen las actividades de la célula. El complemento génico total de una célula es el **genoma.**

Las mutaciones **génicas** o **puntuales** son las más comunes. Hay errores en la replicación que tienen lugar antes de la replicación cromosómica. Uno o más nucleótidos pueden ser substituidos por otros.

La porción menor de un gen que puede producir un efecto mutacional es el **mutón,** y el mutón más pequeño consta de un solo par nucleotídico. Evidentemente los mutones codifican aminoácidos individuales. Los cambios en un par de nucleótidos pueden tener un efecto significativo en la transcripción y en la codificación de una proteína o enzima específico y, por tanto, en las actividades de la célula. Mutones asociados pueden actuar juntos formando unidades mayores denominadas **cistrones.** Un gen puede tener uno o más cistrones. Parece que los cistrones codifican las cadenas polipeptídicas. Algunos genes mutan con más probabilidad que otros y, por tanto, ciertos alelos (todos los genes situados en un locus determinado) son mucho más comunes que otros.

Pueden ocurrir mutaciones invertidas. En los loci del gen rII del virus bacteriano T4 se vio que la mayoría de las mutaciones se producían en loci aislados y que podía haber una restauración de las formas originales mediante la mutación invertida. No obstante, otras mutaciones producían deleciones físicas de secciones del gen y resultaba muy improbable que se produjeran mutaciones invertidas. La diferencia entre la tasa de mutación de un gen en una dirección y la tasa de mutación en la dirección opuesta es la **presión de mutación.**

Las mutaciones cromosómicas son alteraciones de la estructura y del número de los cromosomas. Un segmento de un cromosoma puede 1) perderse **(deficiencia** o **deleción)** o 2) «leerse» dos veces en la replicación **(duplicación).** La secuencia génica normal puede alterarse mediante 1) el cambio de secciones entre dos o más cromosomas no homólogos (translocación) o 2) una rotación de 180° de una sección cromosómica, que invierte el orden lineal de los genes en aquella parte **(inversión).** En la translocación, los genes entran en un nuevo grupo de ligamiento y luego se segregan independientemente de sus propios alelos. En los cambios que afectan al número cromosómico, una dotación de cromosomas paternos puede faltar **(haploidía)** o puede estar doblada o triplicada la dotación diploide **(poliploidía).** Se pueden ganar o perder cromosomas individuales. Un genoma con un cromosoma menos se denomina **monosómico.** En un cromosoma **polisómico,** una clase de cromosoma puede estar representada tres veces **(trisomía)** o cuatro veces en lugar de dos, el número diploide. Se conocen en el hombre ejemplos de trisomía, algunos de los cuales provocan muertes infantiles (pár. 11-26). Los genomas polisómicos provienen de la **no disyunción:** los pares de cromosomas homólogos no se separan en la sinapsis y producen un gameto con uno o más cromosomas suplementarios. También pueden ocurrir fusiones y fisiones de cromosomas, que son fenómenos evolutivos comunes. Aunque alteran el número de cromosomas, no cambian la cantidad de material genético.

Los poliploides se producen de la siguiente manera: la omisión de la división de reducción normal durante la meiosis da como resultado células germen con un número de cromosomas diploide en vez de haploide. Cuando estos gametos diploides se unen, se duplicará el número diploide normal y se produce un tetraploide; un triploide es el resultado de la unión de un gameto diploide con otro haploide normal. La poliploidía es más común en las plantas que en los animales y ha sido una importante forma de especiación en algunos taxones. Algunos grupos de plantas contienen el número cromosómico básico de la supuesta cepa progenitora doblado, triplicado, cuadriplicado, etc.

Las mutaciones pueden inducirse artificialmente, por ejemplo, mediante radiaciones (rayos X, luz ultravioleta), aplicaciones de substancias químicas mutágenas (gas mostaza, etc.) y altas temperaturas. Los rayos X aplicados a *Drosophila,* al maíz y a la cebada pueden aumentar la tasa de mutación hasta doscientas veces en algunos casos y en proporción a las dosis. Se ha sugerido que, en la naturaleza, la frecuencia de mutación ha variado en respuesta a los principales cambios ambientales, tales como el aumento de la temperatura en la Tierra y la penetración de rayos cósmicos durante las inversiones del campo magnético terrestre.

Constituye un caso histórico la aparición repentina de un individuo con los ojos blancos en una raza pura de *Drosophila* de ojos rojos; cuando se crió éste, resultó que el carácter era hereditario y se conservó en las generaciones sucesivas, es decir, el cambio fue permanente. En *Drosophila* se han observado más de mil mutaciones (fig. 11-23), y también en muchos otros animales y plantas. La mayor parte de mutaciones de *Drosophila* son anomalías, defectos recesivos o letales que no sobrevivirían en la Naturaleza; pero en los animales domésticos y plantas cultivadas se han producido mutaciones distintivas que se han conservado por cría selectiva. Constituyen un ejemplo los toros sin cuernos de Hereford y los corderos Ancon de patas cortas, y, entre los perros, el Dachshund de patas cortas y el lebrel de patas largas. La frecuencia

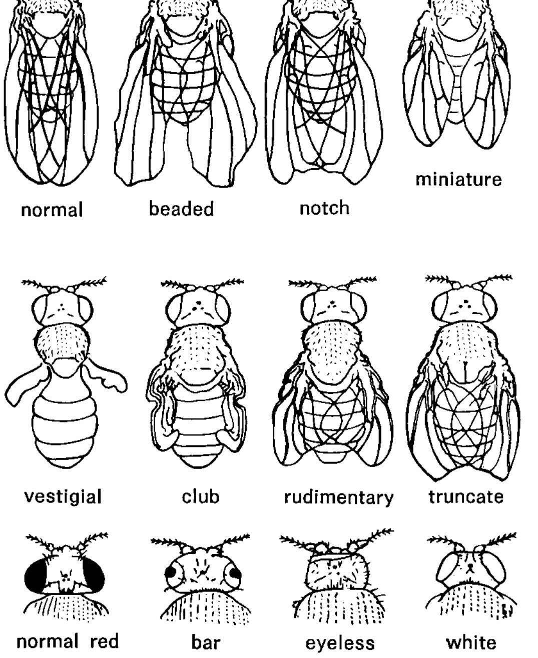


Fig. 11-23 Algunas mutaciones de las alas y de los ojos en *Drosophila* empleadas en los estudios de entrecruzamiento y ligamiento. *(Según Morgan y otros.)*

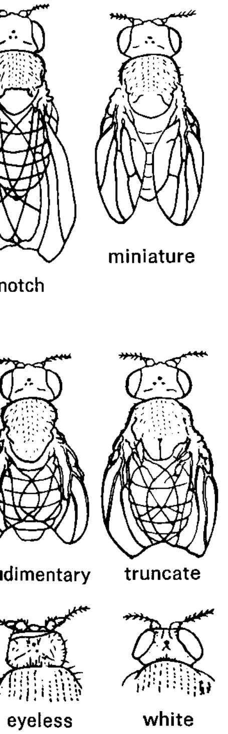
de las mutacion
distintos animale
los recientes ind
1 millón de div
de los genes mut
han aparecido al

Debido al am
mayor exposición
alta frecuencia, l
portancia práctic
que trabajan en
mica y otros, es
efectos de las
exposición conti
rios años puede
como si recibier
pocos minutos. L
es posible que n
neraciones porq
alelos dominante
tos recesivos. El
aumentando en t
Las consecuencia
tuación apenas s
nocerlas.

11-20 Cruzamie
y no con

El cruzamiento
parentados se
neo; puede consi
nos con herman
de parentesco
domésticos o de
o mejorado med
neos. En el hom
tes próximos, po
están prohibidos
defectuosos. Los
den a producir
la mayoría de l
son recesivos, la
caracteres defect
penden de las ca
pes en las que s
guíneo. Una raza
servó por cruza
23 generaciones,
convirtió en una
co fértiles y pro
tante, Helen D.

e, en la naturaleza,
ariado en respuesta
ientales, tales como
n la Tierra y la pe-
lurante las inversio-
stre.
la aparición repen-
ojos blancos en una
os rojos; cuando se
cter era hereditario
nes sucesivas, es de-
. En *Drosophila* se
taciones (fig. 11-23),
animales y plantas.
s de *Drosophila* son
o letales que no so-
pero en los animales
as se han producido
han conservado por
ejemplo los toros sin
rderos Ancon de pa-
el Dachshund de pa-
largas. La frecuencia



le las alas y de los ojos
estudios de entrecruza-
an y otros.)

de las mutaciones varía considerablemente en los distintos animales y en los diferentes genes; cálculos recientes indican una mutación por 10 000 a 1 millón de divisiones celulares. La mayor parte de los genes mutantes son recesivos, pero también han aparecido algunos dominantes.

Debido al amplio uso y, por consiguiente, a la mayor exposición del hombre a las radiaciones de alta frecuencia, las mutaciones inducidas tienen importancia práctica. Los técnicos de rayos X, los que trabajan en las instalaciones de energía atómica y otros, están en peligro, debido a que los efectos de las radiaciones son acumulativos; la exposición continua a dosis pequeñas durante varios años puede ser tan grave para un individuo como si recibiera una dosis equivalente en unos pocos minutos. Las mutaciones debidas a radiación es posible que no se manifiesten durante varias generaciones porque suelen estar enmascaradas por alelos dominantes y sólo se ven en los homozigotos recesivos. El nivel general de radiactividad está aumentando en todo el mundo con la era atómica. Las consecuencias sociales y biológicas de esta situación apenas son percibidas, pero es urgente conocerlas.

11-20 Cruzamientos consanguíneos y no consanguíneos

El cruzamiento de individuos estrechamente emparentados se denomina **cruzamiento consanguíneo;** puede consistir en el apareamiento de hermanos con hermanas o de individuos con un grado de parentesco menor. Muchas razas de animales domésticos o de plantas cultivadas se han obtenido o mejorado mediante los cruzamientos consanguíneos. En el hombre, los matrimonios entre parientes próximos, por ejemplo entre primos hermanos, están prohibidos por temor de que nazcan niños defectuosos. Los cruzamientos consanguíneos tienden a producir estirpes homozigotas. Puesto que la mayoría de los genes que determinan defectos son recesivos, la probabilidad de que aparezcan caracteres defectuosos aumenta. Los resultados dependen de las características genéticas de las estirpes en las que se practica el cruzamiento consanguíneo. Una raza de conejos de Indias que se conservó por cruzamientos entre hermanos durante 23 generaciones, por Sewall Wright y otros, se convirtió en una raza de individuos pequeños, poco fértiles y propensos a la tuberculosis. No obstante, Helen D. King realizó durante 25 generaciones cruzamientos semejantes con ratas blancas, pero empleando solamente los animales más vigorosos, y al final del experimento los animales obtenidos conservaban una vitalidad normal. Experimentos semejantes realizados en *Drosophila* durante más generaciones han dado lugar a razas normales en las últimas generaciones. La endogamia combinada con selección puede dar lugar a razas mejoradas pues combina caracteres útiles dominantes en estado homozigótico.

Los **cruzamientos no consanguíneos,** es decir, el cruzamiento de individuos que no están emparentados, suele tener por consecuencia el **vigor de los híbridos:** la descendencia sobrepasa a sus padres en vigor y en tamaño. La mula constituye el ejemplo típico, ya que es mayor y posee más resistencia que sus padres, la yegua y el asno. La exogamia tiende a producir individuos heterozigotos, en que los caracteres defectuosos están ocultados por los alelos dominantes normales. La mayor parte de los matrimonios, en la especie humana, son cruzamientos no consanguíneos, la población humana es heterozigota y los defectos relativamente raros. En las comunidades aisladas es más probable que existan cruzamientos consanguíneos, por lo que sus miembros suelen presentar defectos con mayor frecuencia que los de la población general.

11-21 Selección artificial

Mediante la cría selectiva y la conservación de mutaciones, el hombre ha obtenido numerosas variedades de animales domésticos que difieren notablemente en sus caracteres físicos, fisiológicos y psíquicos, de sus antepasados salvajes. La elección entre los descendientes, y la eliminación de los individuos que poseen rasgos indeseables ha dado lugar a numerosas formas útiles.

El gallo salvaje de la India *(Gallus bankiva)* es pequeño y esbelto, con coloración abigarrada, y las gallinas sólo ponen de 12 a 24 huevos por año. La selección continuada ha permitido obtener de él numerosas variedades domésticas que difieren en tamaño, color y producción de huevos. Los Bantam miden sólo 25 centímetros de altura y pesan unos 700 gramos, mientras que las gallinas productoras de carne, como las de Plymouth y Rhode Island, llegan a los 40 centímetros de altura y a los 3 ó 4 kilos de peso. La gallina Leghorn blanca pone por término medio unos 120 huevos al año, y algunas razas muy seleccionadas llegan a producir 200 ó más.

Las razas de ganado bovino tales como las de Hereford, Shorthorn y Aberdeen Angus son seleccionadas por la forma (conformación), que permite cortar la carne en forma más ventajosa, y las razas como la Holstein-Frisia y la de Jersey han sido seleccionadas para producir gran cantidad de leche y mantequilla, respectivamente.

En el perro (que desciende de lobos eurasiáticos) es donde se han conseguido las mayores variedades de caracteres, a consecuencia de la domesticación; se conocen más de 100 razas, que van desde los minúsculos pequineses hasta los grandes perros lobos, y de los dachshunds y bulldogs de patas cortas a los lebreles, que las tienen muy largas. El color del pelo varía desde el blanco, pasando por distintos tonos de amarillo, pardo y azul hasta el negro; y el pelaje puede casi faltar, como en los Chihuahua, ser denso y liso como en los perros de pastor, o bien rizado como en los perros de aguas.

La seleción artificial ha perpetuado mutaciones peculiares que no hubieran sobrevivido por mucho tiempo en la Naturaleza; así ocurre en las palomas buchonas y las colipavas, y en los bulldogs o en los pequineses entre los perros. En realidad, muy pocos animales domésticos sobreviven en estado salvaje, y si lo hacen, generalmente vuelven a adquirir sus caracteres primitivos. Ello resulta de la selección natural de genotipos parecidos a los que habían existido en el ambiente salvaje. Cuando se liberan conejos domésticos en islas, sus descendientes pronto son iguales al conejo salvaje europeo del que derivan, y los cerdos domésticos dejados en libertad también se parecen pronto al jabalí europeo, del que se originaron.

11-22 Los gemelos

Puesto que el conjunto de caracteres de cada individuo resulta de la acción e interacción de numerosos genes, es obvio que los distintos descendientes de una misma pareja diferirán unos de otros. Cuando una hembra tiene más de un hijo en un solo parto, generalmente cada uno se desarrolla a partir de un óvulo distinto, y son genéticamente diferentes. Mas si se separan los primeros blastómeros de un huevo en segmentación y cada uno origina un individuo, éstos tendrán la misma constitución genética. En el primer caso resultan **gemelos fraternos** o **bivitelinos** (trillizos, etc.), que pueden ser del mismo o de diferente sexo y que no se parecerán más entre sí que dos hermanos cualesquiera. En el segundo caso se originan los **gemelos idénticos** o **univitelinos**, siempre del mismo sexo, con rasgos físicos iguales, características fisiológicas concordantes y virtualmente los mismos rasgos y capacidades mentales. En el armadillo se originan normalmente cuatro individuos idénticos de la partición del mismo huevo.

11-23 Genética de poblaciones

Al principio de este capítulo se ha hablado de la herencia en términos de cruzamientos entre parejas seleccionadas de padres homozigotos poseedores de ciertas características y que determinan los tipos de descendientes esperados en las sucesivas generaciones. Los genetistas que estudian los vegetales y los animales buscan el modo de producir organismos con ciertas características deseables tales como un mayor tamaño o una mayor resistencia a la enfermedad. Para lograrlo, llevan a cabo cruzamientos selectivos, primero entre las cepas progenitoras y luego entre los descendientes de las sucesivas generaciones. La situación es bastante diferente en la Naturaleza, donde los organismos viven en poblaciones en las que los individuos pueden cruzarse libremente entre ellos.

Una **población** es el total de individuos vivientes de una especie, en un área determinada. A condición de que no haya influencia alguna que pudiera afectar de modo diferencial a las frecuencias génicas, una población puede tener cualquier proporción entre los miembros de un par de alelos. Las razas humanas son poblaciones naturales, y los casamientos humanos no son selectivos para la mayor parte de los caracteres genéticos. Para estudiar una población natural, se toma al azar una parte o **muestra.**

La **genética de poblaciones** aplica los principios mendelianos a las poblaciones, especialmente a las frecuencias génicas y a las proporciones de genotipos bajo varios sistemas de apareamiento. Vamos a considerar el caso de un par de alelos autosómicos *D* (dominante) y *d* (recesivo) de la misma incidencia. Los cruzamientos entre progenitores homozigotos dan como resultados:

Genotipo de los progenitores	DD	dd
Gametos	D	d
Genotipos de la F_1	Dd	Dd
Gametos	$D\ d$	$D\ d$

Genotipos de la F_2 $DD + Dd + dD + dd$, o bien $\frac{1}{4}DD + \frac{1}{2}Dd + \frac{1}{4}dd$

Por lo tanto, los
tres genotipos de
dichos genotipos
las sucesivas gener

Este principio
Weinberg, que esta
da con cruzamient
los genotipos, la
pos (en este caso
cer constante de
lación entre las f
genotipos sigue la
que es la fórmula
la que p es la frec
su alelo y $p + q$
considerado anteri
cia de los genes D
Puesto que los gen
$= 1$. (Se suele util
minante cuando es
gametos de cada t
gura 11-24). Las p
van del desarrollo
así $(p + q)^2 = p^2$
terior, la proporci
senta por p^2, Dd p
la proporción mon
2.:1.

Al aplicar la ley
supuesto que: 1) l
los errores de mu
2) no hay migraci

TABLA 11-3
RESULTADOS DE LO

Progenitores	
1/4 DD ×	1/4 DD 1/2 Dd 1/4 dd
1/2 Dd ×	1/4 DD 1/2 Dd 1/4 dd
1/4 dd ×	1/4 DD 1/2 Dd 1/4 dd
Proporción de la descendencia	

el mismo sexo, con
rísticas fisiológicas
os mismos rasgos y
madillo se originan
idénticos de la par-

es

e ha hablado de la
mientos entre pare-
omozigotos poseedo-
que determinan los
los en las sucesivas
e estudian los vege-
nodo de producir or-
ticas deseables tales
mayor resistencia a
llevan a cabo cruza-
tre las cepas proge-
endientes de las su-
ión es bastante dife-
los organismos viven
s individuos pueden
s.
le individuos vivien-
determinada. A con-
ncia alguna que pu-
ncial a las frecuen-
uede tener cualquier
s de un par de ale-
oblaciones naturales,
o son selectivos para
teres genéticos. Para
, se toma al azar una

aplica los principios
, especialmente a las
roporciones de geno-
apareamiento. Vamos
r de alelos autosómi-
ivo) de la misma in-
ntre progenitores ho-
os:

dd
d
Dd
D d
$l + dD + dd$, o bien
$\frac{1}{2}Dd + \frac{1}{4}dd$

Por lo tanto, los cruzamientos al azar entre los tres genotipos de semejante población mantendrá dichos genotipos en las mismas proporciones en las sucesivas generaciones (tabla 11-3).

Este principio se expresa en la **ley de Hardy-Weinberg,** que establece que *en una población dada con cruzamientos al azar y sin selección entre los genotipos, la frecuencia relativa de los genotipos (en este caso DD, Dd* y *dd) tiende a permanecer constante de generación en generación.* La relación entre las frecuencias génicas y las de los genotipos sigue la expresión binomial $(p + q)^n$, que es la fórmula básica de Hardy-Weinberg, en la que p es la frecuencia de un gen dado, q la de su alelo y $p + q = 1$. Utilizando el par de alelos considerado anteriormente, p representa la frecuencia de los genes *D* y q la frecuencia de los genes *d*. Puesto que los genes tienen que ser *D* o *d*, $p + q = 1$. (Se suele utilizar p para designar al gen dominante cuando está presente.) Cada sexo produce gametos de cada tipo con la misma frecuencia (figura 11-24). Las proporciones genotípicas se derivan del desarrollo del binomio de segundo grado, así $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$. En el ejemplo anterior, la proporción del genotipo *DD* se representa por p^2, *Dd* por $2pq$ y *dd* por q^2. Se trata de la proporción monohíbrida mendeliana común 1 : 2.: 1.

Al aplicar la ley de Hardy-Weinberg, damos por supuesto que: 1) la población es tan numerosa que los errores de muestreo carecen de importancia; 2) no hay migraciones de individuos hacia dentro o hacia fuera de la población; 3) las mutaciones no ocurren, o se presentan tan raras veces que pueden ignorarse; 4) los gametos portadores de los dos alelos se producen en igual número; 5) los cruzamientos se hacen al azar, y 6) todos los genotipos (homozigotos dominantes, heterozigotos o recesivos) son iguales en el nivel de supervivencia, es decir, que no hay selección natural o artificial. Tenemos un ejemplo en los resultados obtenidos de pruebas realizadas con la substancia PTC (feniltiocarbamida) que es intensamente amarga para muchas personas (gustadores), pero completamente insípida para otras (no gustadores). Evidentemente este carácter se debe a un par de alelos mendelianos sencillos: *T*, gustador (dominante) y *t*, no gustador (recesivo). Supongamos que en una población el 84 por ciento de las personas sometidas a la prueba eran gustadores y el resto (16 por ciento) eran no gustadores. Debido a la presencia del alelo dominante *T*, los no gustadores deben ser homozigotos *(tt)* para el carácter recesivo. Conociendo la proporción del genotipo *tt*, podemos determinar la proporción de los gametos *T* y *t* y los otros genotipos de la población. La tabla de Punnett (fig. 11-24*A*) muestra gráficamente los pasos de este procedimiento.

TABLA 11-3
RESULTADOS DE LOS CRUZAMIENTOS AL AZAR

Progenitores		Descendencia		
		DD	**Dd**	**dd**
1/4 *DD* ×	1/4 *DD*	1/16		
	1/2 *Dd*	1/16	1/16	
	1/4 *dd*		1/16	
1/2 *Dd* ×	1/4 *DD*	1/16	1/16	
	1/2 *Dd*	1/16	1/8	1/16
	1/4 *dd*		1/16	1/16
1/4 *dd* ×	1/4 *DD*		1/16	
	1/2 *Dd*		1/16	1/16
	1/4 *dd*			1/16
Proporción de la descendencia		¼ *DD* + ½*Dd* + ¼ *dd*		

La proporción observada del genotipo *tt* en la población era 0,16 (16 por ciento). Anotar esta cifra en el cuadro del homozigoto recesivo (figura 11-24*B*①). Todos los demás valores pueden determinarse ahora fácilmente. La proporción de gametos *t* en los «pools» génicos masculino y femenino debe ser 0,4 (fig. 11-24*B*②) porque el resultado de su multiplicación es igual a 0,16 *tt*. Si 0,4 gametos de cada sexo contienen el gen *t*, entonces los 0,6 restantes han de tener el gen *T* (fig. 11-24*B*③), porque sumados dan 1 (100 por ciento); $(p + q = 1$. Una vez determinada la frecuencia de los gametos *t* y *T*, la proporción de los genotipos restantes (*TT* y *Tt*) puede obtenerse por multiplicación (fig. 11-24*B*④). Las proporciones de los genotipos de la F_1 son, pues, 0,36 *TT* + 0,48 *Tt* + 0,16 *tt*.

¿Qué ocurre en la generación F_2? La proporción de los gametos y la de los genotipos permanece igual, tal como predijo la ley de Hardy-Weinberg. El 16 por ciento de los individuos *tt* de la F_1 producen gametos *t* solamente, pero, además, el 24 por ciento (la mitad) de los gametos producidos por los individuos *Tt* son *t* y dan un total de un 40 por ciento de gametos *t*. Igualmente, el 36 por ciento de los individuos *TT* de la F_1 producen sólo gametos *T* y a estos se añaden el 24 por ciento (la

		♀ Gametos	
		T	t
♂ Gametos	T	TT	Tt
	t	tT	tt

A

	③ .6T	② .4t
③ .6T	④ .36TT	④ .24Tt
② .4t	④ .24tT	① .16tt

B

Fig. 11-24 Uso de la tabla de Punnett para determinar la frecuencia de los genotipos cuando se conoce la proporción de un fenotipo recesivo en la población en un cruce en el que interviene un solo alelo heterozigoto. El ejemplo se refiere a la detección por el gusto en el hombre de la substancia feniltiocarbamida. T, gustador; t, no gustador; véase el texto para la explicación de los números de los círculos.

mitad) de los gametos *T* de los genotipos *Tt* lo que da un total del 60 por ciento. Por tanto, la proporción gamética de 0,4 *t* por 0,6 *T* de la F_1 se mantiene en la F_2, y esta frecuencia gamética volverá a producir genotipos en la misma proporción en que se encuentra en la F_1. El proceso descrito continuará generación tras generación hasta que el equilibrio sea alterado por los fenómenos descritos anteriormente.

También es posible analizar tipos más complicados de herencia. Por ejemplo, las proporciones entre los grupos sanguíneos MN varían ampliamente en poblaciones separadas geográficamente. En este caso, un gen *(M)* produce el antígeno M, y su alelo *(m)*, el antígeno N. Ninguno de los dos genes es dominante, de modo que el heterozigoto *(Mm)* produce ambos antígenos, formando el grupo MN, mientras que los genotipos homozigotos *MM* y *mm* dan los grupos *M* y *N*, respectivamente. En la tabla 11-4 pueden verse los resultados de algunos de entre los numerosos estudios realizados acerca de esta característica. Los porcentajes de cada tipo hallado realmente y de los esperados de acuerdo con las fórmulas empleadas anteriormente están tan ajustados que, de nuevo, se demuestra que interviene un par de alelos de poblaciones separadas.

Aunque las poblaciones en equilibrio son raras en la Naturaleza (tal vez no existan), la ley de Hardy-Weinberg se refiere a lo que ocurre en un locus génico determinado de grandes poblaciones con cruzamientos al azar. En poblaciones pequeñas o aisladas, los cruzamientos al azar pueden llevar a un desequilibrio de las proporciones genotípicas. Por tanto, la ley nos proporciona un importante punto de referencia para el estudio de los procesos evolutivos y también revela el mecanismo mediante el cual se conserva la variación genética de una población. Aclara porqué persisten caracteres raros y porqué los genes dominantes no aumentan en proporción a sus alelos, como se pensaba. La conservación de genes poco comunes es de gran importancia para el proceso evolutivo. Su presencia aumenta en gran manera la distribución de la variabilidad genética y la capacidad de una población para ajustarse, mediante la selección natural, al cambio ambiental.

TABLA 11-4
DISTRIBUCIÓN DE LOS GRUPOS SANGUÍNEOS MN

		Porcentaje observado/calculado		
Población	**Grupos *sanguíneos* Genotipos**	**MM** *MM*	**MN** *Mm*	**NN** *mm*
Aborígenes australianos (730) *		3,0/3,17	29,6/29,3	67,4/67,6
Blancos, Estados Unidos (6129)		29,2/29,2	49,6/49,7	21,3/21,2
Esquimales, Groenlandia (569)		83,5/83,4	15,6/15,9	0,9/0,8

* El número de individuos sometidos a la prueba entre paréntesis.

La herencia en el hombre

Las características genéticas de los seres humanos se transmiten de generación en generación, igual

---

que en los demás
cil precisar los d
las generaciones y
a caracteres de
el estudio de gene
rias generaciones
gistrar las peculia
ha podido determ
de algunos carac
tales.

11-24 Ceguera p

En el hombre, la
del verde es un
(tabla 11-15). Los
transmiten el def
gozan de visión
mente heterozigot
ra los colores; l
para los colores t
Estados Unidos, a
de los varones y
son ciegos para l

11-25 Grupos sa

En el párrafo 6-
los grupos sangu
herencia de estos

TABLA 11-5
HERENCIA DE LA

Progenitores →
↓

Normal ♀
XX

Conductora ♀
XX

Ciega para los
colores ♀
XX

* El gen para este
es recesiva respe

.4t

.24Tt

.16tt

cuando se
terviene un
de la subs-
ción de los

ANGUÍNEOS MN

aje observado/calculado

MN Mm	NN mm
7 29,6/29,3	67,4/67,6
9,2 49,6/49,7	21,3/21,2
3,4 15,6/15,9	0,9/0,8

los a la prueba entre pa-

studio de los procesos
el mecanismo median-
ación genética de una
ersisten caracteres ra-
ninantes no aumentan
como se pensaba. La
comunes es de gran
evolutivo. Su presen-
n la distribución de la
pacidad de una pobla-
e la selección natural,

ncia en el hombre

de los seres humanos
n en generación, igual

---

que en los demás animales. En el hombre es difícil precisar los detalles, debido a la duración de las generaciones y a la escasez de datos referentes a caracteres de numerosos individuos. Mediante el estudio de genealogías en las que se conocen varias generaciones y en las que ha sido posible registrar las peculiaridades de numerosos individuos, ha podido determinarse el mecanismo hereditario de algunos caracteres físicos, fisiológicos y mentales.

11-24 Ceguera para los colores

En el hombre, la incapacidad de distinguir el rojo del verde es un carácter recesivo ligado al sexo (tabla 11-15). Los varones normales no poseen ni transmiten el defecto; las hembras «conductoras» gozan de visión normal, pero, por ser genotípicamente heterozigotas, pueden tener hijos ciegos para los colores; los varones y las mujeres ciegos para los colores transmiten todos el defecto. En los Estados Unidos, aproximadamente un 8 por ciento de los varones y un 0,5 por ciento de las mujeres son ciegos para los colores.

11-25 Grupos sanguíneos

En el párrafo 6-8 se describió la importancia de los grupos sanguíneos para las transfusiones. La herencia de estos grupos está basada en tres alelos codominantes para la producción de antígenos: antígeno *A*, gen I^A; antígeno *B*, gen I^B; ningún antígeno, gen I^O. Ni I^A ni I^B son dominantes uno sobre el otro, pero ambos lo son respecto a I^O. Los genotipos posibles y grupos sanguíneos son:

Genotipo	I^OI^O	I^AI^A o I^AI^O	I^BI^B o I^BI^O	I^AI^B
Grupo sanguíneo	O	A	B	AB

En la tabla 11-6 se indican las posibles relaciones entre progenitores y descendencia. El grupo sanguíneo a que pertenece un individuo es útil en algunos casos de medicina legal (pero no en todos) en que se discuta la paternidad, como en el caso en que dos niños se hayan cambiado accidentalmente en un hospital o cuando una mujer afirma que determinado hombre es el padre de su hijo. Por ejemplo, si a unos padres, ambos del grupo O, se les da un hijo del grupo A, es evidente que ha habido un error; igualmente, una pareja O × AB no puede ser progenitora de un niño del grupo O. Una pareja A × B, en cambio, no puede reclamar legalmente un niño de ningún tipo particular.

11-26 Genética médica

Se sabe que varias enfermedades de la humanidad son heredables, como, por ejemplo, la hemofilia y la diabetes (tabla 11-7). En la **anemia drepanocí-**

TABLA 11-5
HERENCIA DE LA VISIÓN DEL COLOR (DISTINCIÓN * ENTRE EL ROJO Y EL VERDE) EN EL HOMBRE

Progenitores → ↓		Normal ♂ *XY*		Ciego para los colores ♂ **X***Y*	
	Gametos ↓→	*X*	*Y*	**X**	*Y*
			Hijos		
Normal ♀ *XX*	*X*	*XX* ♀ Normal	*XY* ♂ Normal	**X***X* ♀ Conductora	X*Y* ♂ Normal
Conductora ♀ **X***X*	*X*	*XX* ♀ Normal	*XY* ♂ Normal	**X***X* ♀ Conductora	X*Y* ♂ Normal
	X	**X***X* ♀ Conductora	**X***Y* ♂ **Ciego para los colores**	**XX** ♀ **Ciega para los colores**	**X***Y* ♂ **Ciego para los colores**
Ciega para los colores ♀ **XX**	**X**	**X***X* ♀ Conductora	**X***Y* ♂ **Ciego para los colores**	**XX** ♀ **Ciega para los colores**	**X***Y* ♂ **Ciego para los colores**

* El gen para este factor, por ser ligado al sexo, se halla localizado en el cromosoma X. La ceguera para los colores (**X**) es recesiva respecto a la visión normal (*X*). Las hembras heterozigotas «conductoras» tienen visión normal.

TABLA 11-6

HERENCIA DE LOS GRUPOS SANGUÍNEOS HUMANOS

Progenitores	Hijos		Hijo	Progenitor conocido	El otro progenitor	
	Posibles	No posibles			Puede ser	No puede ser
O × O	O	A, B, AB		O	A, B	
			O	A	O, B	AB
O × A A × A	O, A	B, AB		B	O, A	
O × B B × B	O, B	A, AB	A	O B	A, AB	O, B
A × B	O, A B, AB	—	B	O A	B, AB	O, A
O × AB	A, B	O, AB				
				A	B, AB	O, A
A × AB			AB	B	A, AB	O, B
B × AB	A, B, AB	O		AB	A, B, AB	O
AB × AB						

tica se ha descubierto el cambio bioquímico preciso que tiene lugar. En condiciones de escasez de oxígeno (in vitro o in vivo) los glóbulos rojos de las personas afectadas adquieren una forma falciforme. Los homozigotos recesivos sufren una anemia que es generalmente fatal, pero las personas con un solo gen diferente en la condición heterozigótica no muestran los efectos de la enfermedad.

La molécula de hemoglobina es un tetrámero con cuatro cadenas polipeptídicas, dos cadenas idénticas α y dos cadenas idénticas β; conjuntamente suman unos 600 aminoácidos. En la anemia drepa-

TABLA 11-7

ALGUNOS CARACTERES HEREDITARIOS MENDELIANOS DEL HOMBRE

Carácter	Dominante	Recesivo
Normal:		
Pigmentación de la piel	Normal	Sin pigmento (albinismo)
Color de los ojos (iris)	Pardo	Azul
Anormal:		
Dedos de manos y pies	Cortos (braquidactilia)	Normales
	Unidos (sindactilia)	Normales
	Dedos supernumerarios (polidactilia)	Normales, 5 dedos
Funciones nerviosas	Corea de Huntington *	Normales
Metabolismo de la fenilalanina	Normal	Idiocia fenilcetonúrica **
Ojo	Cristalino opaco (cataratas hereditarias)	Normal
	Presión interna (glaucoma)	Normal
Oído	Normal	Sordomudez
Ligado al sexo:		
Visión de los colores	Normal	Ceguera para los colores
Coagulación de la sangre	Normal	Hemofilia

* Enfermedad degenerativa del sistema nervioso que conduce a la muerte en la edad madura.

** Causada por un gen recesivo que bloquea el metabolismo del aminoácido fenilalanina. En tal caso esta substancia se acumula hasta niveles tóxicos e impide el desarrollo estructural y mental. El homozigoto recesivo no se reproduce.

---

nocítica las caden
hemoglobina norm
dos de cada cade
substituido por lisi
importante, ha inf
del África Central
sonas que son hete
panocítica poseen
laria. Esta ventaja
mayor ocurrencia d
regiones en que la
En la mayoría c
cromosómico XX-
dividuos normales
bras, la membrana
dermis, del revesti
partes, posee un c
y que no está pre
Es la denominada
de Barr, por el no
que el corpúsculo
inactivado. En las
normal que uno
activo en una cél
único cromosoma
tado de este mod
bilitado la determi
nes humanos ya a
el examen de las c
contribuido tambie
sexuales resultante
cromosómico sexu
mosómicos con do
mero de corpúscu
el número de crom
nefelter, el modelo
y sólo hay un cor
de las células. El i
cho, pero tiene te
mente carece de
proporciones femer
mentalmente retras
sólo hay un cromo
fenotípicamente he
marias infantiles y
ellas; puede ser de
nudo presentar un
El **síndrome de**
estado que produce
dos física y mental
cara, párpados, len
sencia de un plieg
zas mongólicas es l

BIBLIOTECA

tro progenitor

No puede ser

AB

O, B

O, A

O, A
O, B
O

ıdición heterozigótica
ı enfermedad.
ina es un tetrámero
cas, dos cadenas idén-
;as β; conjuntamente
En la anemia drepa-

Recesivo

pigmento (albinismo)
l

males
males
males, 5 dedos
males
cia fenilcetonúrica **
mal
mal
lomudez

uera para los colores
ıofilia

caso esta substancia se
cesivo no se reproduce.

---

nocítica las cadenas α son idénticas a las de la hemoglobina normal, pero 1 de los 146 aminoácidos de cada cadena β, un ácido glutámico, está substituido por lisina. Este cambio pequeño, pero importante, ha influido en la población humana del África Central por un motivo curioso. Las personas que son heterozigóticas para la anemia drepanocítica poseen una mayor resistencia a la malaria. Esta ventaja selectiva da por resultado una mayor ocurrencia de la anemia drepanocítica en las regiones en que la malaria es corriente.

En la mayoría de los seres humanos el modelo cromosómico XX-XY tiene por consecuencia individuos normales en cuanto al sexo. En las hembras, la membrana nuclear de las células de la epidermis, del revestimiento de la boca, y en otras partes, posee un cuerpo de cromatina que se tiñe y que no está presente o es raro en los varones. Es la denominada **cromatina sexual** o **corpúsculo de Barr,** por el nombre de su descubridor. Parece que el corpúsculo de Barr es un cromosoma X inactivado. En las hembras de los mamíferos es normal que uno de los dos cromosomas X sea activo en una célula en cualquier momento. El único cromosoma X del macho raramente es afectado de este modo. Este descubrimiento ha posibilitado la determinación del sexo de los embriones humanos ya a las 3 semanas de edad, mediante el examen de las células del líquido amniótico. Ha contribuido también al estudio de las anomalías sexuales resultantes de desviaciones del modelo cromosómico sexual. En los complementos cromosómicos con dos o más cromosomas X, el número de corpúsculos de Barr es uno menos que el número de cromosomas. En el **síndrome de Klinefelter,** el modelo cromosómico sexual es XXY, y sólo hay un corpúsculo de Barr en los núcleos de las células. El individuo es fenotípicamente macho, pero tiene testículos muy pequeños, generalmente carece de esperma maduro y puede tener proporciones femeninas (senos agrandados) y estar mentalmente retrasado. En el **síndrome de Turner,** sólo hay un cromosoma X (XO). El individuo es fenotípicamente hembra, pero con glándulas mamarias infantiles y con trazas de gónadas o sin ellas; puede ser de estatura muy pequeña y a menudo presentar un retraso mental.

El **síndrome de Dow** (mongolismo) es un grave estado que produce descendientes que son retrasados física y mentalmente, con anormalidades en la cara, párpados, lengua y en otros órganos. La presencia de un pliegue ocular parecido al de las razas mongólicas es lo que ha dado el nombre a esta anormalidad. En las poblaciones caucasianas aproximadamente un 0,15 por ciento de los niños presentan este defecto al nacer, pero en muchos casos mueren pronto. Su incidencia aumenta con la edad de la madre (11 × entre los 35 y los 39 años y 100 × a partir de los 45), pero en cambio no influye la edad del padre. En los mellizos, si son univitelinos están afectados idénticamente, pero si son bivitelinos puede estar afectado solamente un niño; esto indica que la base de esta anormalidad es más bien genética que fisiológica. Estudios de cultivo de tejidos realizados con fibroblastos y células de la medula ósea revelan que los mongólicos presentan un caso de trisomía (pár. 11-19). poseen 47 cromosomas, un autosoma (n.° 21) está triplicado como resultado de la no disyunción, es decir, que una pareja de cromosomas no se ha separado, probablemente en el ovocito materno durante la mitosis. Es evidente que este desequilibrio genético actúa durante el desarrollo embrionario y produce el síndrome.

11-27 Manipulación genética

La eugenesia trata de mejorar la raza humana aplicando los principios de la genética. Ha tenido muchas dificultades. Los movimientos eugenésicos se iniciaron a principios de este siglo, poco después del redescubrimiento de las leyes de Mendel. Históricamente, el racismo, el elitismo, e incluso el genocidio, han caracterizado a los esfuerzos para promover la cría selectiva en el hombre. Actualmente parece poco probable, biológica y sociológicamente, que un intento de cría selectiva a nivel de población, en una democracia, pueda producir resultados deseables o tener éxito. La población humana es grande, genéticamente polimorfa, móvil y opuesta a interferencias en sus libertades personales. La mayoría de los individuos son una constelación de caracteres buenos y malos según el tipo normal de cada uno. La eugenesia negativa —los esfuerzos por suprimir las características indeseables— no ha tenido éxito. Estos factores van en contra de la eugenesia de la población, incluso si se llegara a un acuerdo en cuanto a los genotipos deseados. Es más fácil que prosperen otras tentativas tales como la mejora de las oportunidades educativas y del ambiente. No obstante, en estos últimos años ha habido un nuevo interés por la eugenesia, asentado ahora sobre unas bases biológicas más firmes. Basándose en las necesidades inmediatas y personales más directas, la eugenesia tiene un importante papel a desempeñar en la genética médica y en el asesoramiento genético, en particular, para reducir el riesgo de las diversas enfermedades hereditarias. Actualmente también el almacenamiento de esperma (por congelación), que pronto se extenderá a los óvulos, hace posible una forma positiva de eugenesia. Los bancos de semen permiten el uso selectivo del DNA.

La ingeniería genética, una variedad de técnicas para la manipulación del DNA dentro de las células vivas, está ganando terreno con rapidez. Se han efectuado muchos trabajos con microorganismos y vertebrados inferiores. Eventualmente alguno de los procedimientos se podrían aplicar al hombre. Por ejemplo, los virus bacterianos llevan a veces pequeñas secciones de DNA huésped de una bacteria a otra, donde pueden incorporarse permanentemente al DNA bacteriano. En el hombre se podría insertar genes nuevos en las células huésped utilizando virus inofensivos. Se podría conseguir el clonado de los genotipos donadores seleccionados mediante técnicas de trasplante nuclear que comprenden la implantación del núcleo de una célula somática en el huevo activado y sin núcleo (pár. 10-24). Si esto tuviera éxito en el hombre, se podría producir una serie de individuos con genotipos idénticos. En la investigación sobre el **DNA recombinante** interviene la manipulación de las secuencias nucleotídicas de las moléculas de DNA. Los enzimas «restrictivos», aislados de las bacterias, se utilizan para dividir en segmentos las moléculas de DNA. Entonces un segmento puede unirse a un «transportador» adecuado e insertarse en un huésped apropiado, en el cual puede propagarse y posiblemente funcionar. En los trabajos efectuados con las bacterias, el DNA extraño puede ligarse al DNA del plasmidio extraído de *Escherichia coli.* El DNA recombinante (DNA del plasmidio + donador) se transfiere de nuevo a la célula de *E. coli,* y allí se replica en el proceso de la multiplicación celular. De este modo se puede realizar una cantidad indeterminada de copias de la secuencia nucleotídica insertada. Dado que las secuencias nucleotídicas de numerosos organismos se pueden replicar en gran cantidad, la tecnología conlleva la posibilidad de grandes beneficios y de grandes riesgos. Desde el punto de vista positivo 1) proporciona un método para obtener una gran cantidad de información sobre la secuencia nucleotídica del DNA de un organismo determinado, 2) posibilita la producción de productos celulares deseados, algunos de los cuales pueden tener un valor comercial o farmacéutico (por ejemplo, la insulina) y 3) permite la realización de infusiones genéticas a partir de progenitores salvajes (en decadencia en todo el mundo) para reforzar las cepas de plantas cultivadas y de animales domésticos. Aspectos negativos son los posibles riesgos biológicos resultantes de la liberación deliberada o accidental de organismos nuevos creados artificialmente y patógenos que podrían afectar al hombre y a otros organismos. *E. coli* está ampliamente extendida y es muy abundante en el conducto intestinal del hombre. Al igual que con los avances en la ciencia nuclear, la biología molecular y la ingeniería genética están proporcionando a la raza humana un poder imponente. En tales casos la empresa científica no puede estar separada de los asuntos concernientes al bienestar humano. Será necesaria una gran prudencia al hacer uso de estas nuevas tecnologías.

Bibliografía

Crick, F. H. C. 1962. The genetic code. *Sci. Am.*, volumen 207, núm, 4, pp. 66-74. *¿Cómo determinan los genes el orden de los aminoácidos en una proteína? Parece que un triplete de bases de ácido nucleico especifica a cada aminoácido y que los tripletes son leídos en una secuencia simple.*

———. 1966. The genetic code: III. *Sci. Am.*, vol. 215, núm. 4, pp. 55-62. *Confirma cómo el lenguaje de cuatro letras de las moléculas de ácido nucleico regula el lenguaje de 20 letras de las proteínas.*

Dunn, L. C., y **T. Dobzhansky.** 1952. Heredity, race and society. Rev. ed. Nueva York, Mentor Books, New American Library, Inc. 143 pp.

Fiddes, J. C. 1977. The nucleotide sequence of a viral DNA. *Sci. Am.*, vol. 237, núm. 6, pp. 54-67. *El orden de los nucleótidos ha sido totalmente establecido en el DNA de 5375 nucleótidos del virus bacteriano Ø X 174.*

Ford, E. B. 1971. Ecological genetics. 3.ª ed. John Wiley & Sons, Inc. XX + 410 pp., ilus.

Gardner, E. J. 1972. Principles of genetics. 4.ª ed. John Wiley & Sons, Inc. XI + 527 pp.

Grobstein, C. 1977. The recombinant-DNA debate. *Sci. Am.*, vol. 237, núm. 1, pp. 22-33. *El método de la unión de los genes y el debate sobre los riesgos biológicos.*

Hurwitz, J., y **J. J. Furth.** 1962. Messenger RNA. *Sci. Am.*, vol. 206, núm. 2, pp. 41-49. *Este ácido nucleico actúa como un mensajero transportando las instrucciones de los genes a los lugares donde se forman las proteínas.*

Lerner, I. M., y **W. J. Libby.** 1976. Heredity, evolution

and society. San
XX + 431 pp.

Mazia, D. 1974. T
núm. 1, pp. 54-6
entre las divisi
fases.

Mendel, Gregor. 1
(Experiments in
gen der Naturf
Escrito original.

Moody, P. A. 197
York, W. W. Nc

Peters, J. A. (dir.)
Englewood Cliff
pp., ilus. *Descu*
(1865) a Benzer

Srb, A. M., R. D.
general, 2.ª ed.
632 pp.

Stein, G. S., S. J.
mosomal protei
vol. 232, núm.
nas histónicas
nes y las no
mente.

infusiones genéticas
:s (en decadencia en
las cepas de plantas
ésticos. Aspectos ne-
;os biológicos resul-
ada o accidental de
ırtificialmente y pa-
ıl hombre y a otros
iamente extendida y
ıducto intestinal del
avances en la ciencia
y la ingeniería gené-
la raza humana un
sos la empresa cien-
. de los asuntos con-
ɔ. Será necesaria una
e estas nuevas tecno-

Bibliografía

tic code. *Sci. Am.*, vo-
'4. *¿Cómo determinan*
ıinoácidos en una pro-
te de bases de ácido
aminoácido y que los
secuencia simple.
: III. *Sci. Am.*, vol. 215,
cómo el lenguaje de
ılas de ácido nucleico
as de las proteínas.
'. 1952. Heredity, race
ı York, Mentor Books,
143 pp.
ıtide sequence of a vi-
, núm. 6, pp. 54-67. *El*
ıa sido totalmente es-
5 nucleótidos del virus

genetics. 3.ª ed. John
l0 pp., ilus.
ɜs of genetics. 4.ª ed.
I + 527 pp.
ɔombinant-DNA debate.
ɔp. 22-33. *El método de*
'ebate sobre los riesgos

2. Messenger RNA. *Sci.*
l-49. *Este ácido nucleico*
transportando las ins-
los lugares donde se

976. Heredity, evolution

and society. San Francisco, W. H. Freeman and Co. XX + 431 pp.

Mazia, D. 1974. The cell cycle. *Sci. Am.*, vol. 230, núm. 1, pp. 54-66. *Lo que ocurre en la célula viva entre las divisiones; se reconocen ahora cuatro fases.*

Mendel, Gregor. 1866. Versuche an Pflanzen-Hybriden (Experiments in plant hybridization). *Verhandlungen der Naturf.* Verein, Brünn, vol. 4, pp. 3-47. Escrito original.

Moody, P. A. 1975. Genetics of man. 2.ª ed. Nueva York, W. W. Norton & Co., Inc., IX + 507 pp.

Peters, J. A. (dir.). 1959. Classic papers in genetics. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, Inc. VI + 282 pp., ilus. *Descubrimientos históricos, de Mendel (1865) a Benzer (1955).*

Srb, A. M., R. D. Owen y **R. S. Edgar.** 1974. Genética general, 2.ª ed. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 632 pp.

Stein, G. S., S. J. Stein y **L. J. Kleinsmith.** 1975. Chromosomal proteins and gene regulation. *Sci. Am.*, vol. 232, núm. 2, pp. 46-57. *Al parecer las proteínas histónicas mantienen desconectados a los genes y las no histónicas los conectan selectivamente.*

Stent, G. S. 1973. Genética Molecular, Barcelona. Ediciones Omega, S. A., 814 pp., ilus.

Stern, Curt. 1973. Principles of human genetics. 3.ª ed. San Francisco, W. H. Freeman and Co. X + 891 pp. *Incluye capítulos sobre genética médica y consideraciones genéticas.*

———, y **E. R. Sherwood.** 1966. The origin of genetics: a Mendel source book. San Francisco, W. H. Freeman and Co. XII + 179 pp. *Esclarecimiento de los hechos que rodean el trabajo histórico de Mendel; artículos originales de Mendel y otros en traducción inglesa.*

Strickberger, M. W. 1978. Genética. 2.ª ed. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., XIV + 1000 pp., 450 ilus.

Suskind, S. R., y **P. E. Hartman** (dirs.). Foundations of modern genetics. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, Inc. 8 vols.

Watson, J. D. 1976. Molecular biology of the gene. 3.ª ed. Menlo Park, Calif., W. A. Benjamin, Inc. XXIV + 739 pp. *Con resúmenes excelentes y concisos de los capítulos.*

White, M. J. D. 1954. Animal cytology and evolution. 2.ª ed. Nueva York, Cambridge University Press. XIV + 454 pp. 147 figs.

12

Ecología animal y distribución

Todos los seres vivos, desde la bacteria más simple hasta el pesado elefante, tienen una manera propia de vivir que depende de su estructura y fisiología y también del tipo de ambiente en que viven. Los factores físicos y biológicos se combinan para formar una gran variedad de ambientes en distintas partes de la Tierra. Las condiciones son bastante constantes en algunas tierras y mares tropicales, pero en gran parte de la Tierra la temperatura, las relaciones de humedad y la luz solar varían notablemente con las estaciones. En conjunto, estas influencias se conocen por **clima.** El ciclo biológico de cada especie está estrechamente ajustado a las condiciones climáticas de su ambiente. Ningún animal vive completamente solo; al contrario, todos forman parte de una **comunidad** viviente integrada que comprende otros de su clase, otras muchas clases de animales, y plantas de algunos o de muchos tipos. El estudio científico de las interrelaciones entre los organismos y sus ambientes se denomina **ecología** (gr. *oikos,* casa), y su presencia en el espacio y en el tiempo es su **distribución.**

Por conveniencia, a la hora de organizar las materias, los libros de texto tratan a menudo a la ecología y a la evolución como temas separados, tal como se hace aquí. Es importante subrayar lo que de artificial tiene esta separación y la estrecha relación existente entre ambas disciplinas. Las relaciones entre los organismos y sus ambientes —todos los factores físicos y biológicos que influyen a ellas y son influidas por ellas— son el resultado de la selección natural; es decir, todos los fenómenos ecológicos tienen una explicación evolutiva. La ecología evolutiva se ocupa de las características de una especie o población que tienen un valor de supervivencia (son adaptaciones evolutivas) y que no son tan sólo las consecuencias de la dinámica de una población.

ECOLOGIA

El ambiente físico

Los animales y las plantas están influidos por varios factores físicos y químicos, los más importantes de los cuales son: 1) luz solar; 2) temperatura; 3) agua; 4) substrato físico; 5) gravedad; 6) presión, y 7) gases y minerales. Cada uno de ellos puede ser medido y sus efectos pueden ser

---

observados en los
terrelacionados y
dientemente. La
radiante empleada
tesis, pero también
males y eleva la te
do la evaporación
la lluvia o de la
velocidad de las r
reacciones bioquím
ganismos vivientes
minerales del suel
un requisito neces
les, y el medio en

12-1 Luz solar

Toda la energía q
cede del sol (fig.
marse de un tipo

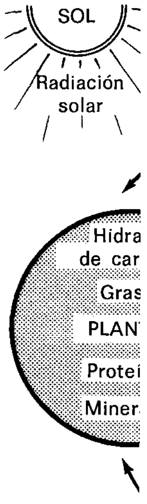


Fig. 12-
cias mi
aire (CC

observados en los animales, pero todos están interrelacionados y ninguno de ellos actúa independientemente. La luz solar suministra la energía radiante empleada por las plantas en la fotosíntesis, pero también calienta el ambiente de los animales y eleva la temperatura del agua, determinando la evaporación (y finalmente la precipitación de la lluvia o de la nieve). La temperatura regula la velocidad de las reacciones químicas, incluidas las reacciones bioquímicas que tienen lugar en los organismos vivientes. El agua es el disolvente de los minerales del suelo esenciales para las plantas, es un requisito necesario en el cuerpo de los animales, y el medio en que muchos de ellos viven.

12-1 Luz solar

Toda la energía que emplean los organismos procede del sol (fig. 12-1). La energía puede transformarse de un tipo en otro, pero nunca se crea ni se destruye (pár. 2-3). Las plantas verdes absorben la energía radiante de la luz solar y, gracias a la acción fotosintética de la clorofila de sus células, producen hidratos de carbono a partir del anhídrido carbónico y del agua; también sintetizan proteínas y grasas. La energía almacenada en estos compuestos es la fuente última utilizada por todos los animales. Pasa de un organismo a otro y es la única fuente de energía para el mantenimiento y actividad de todos los seres vivos. Las relaciones energéticas se hallan en la base de todos los procesos físicos y bióticos de la Tierra y hacen posibles las actividades de los organismos.

12-2 Temperatura

Las diferencias de temperatura en el universo son de miles de grados, pero la mayor parte de la vida en la Tierra sólo puede existir dentro de unos límites comprendidos entre los 0 y los 50° C o me-

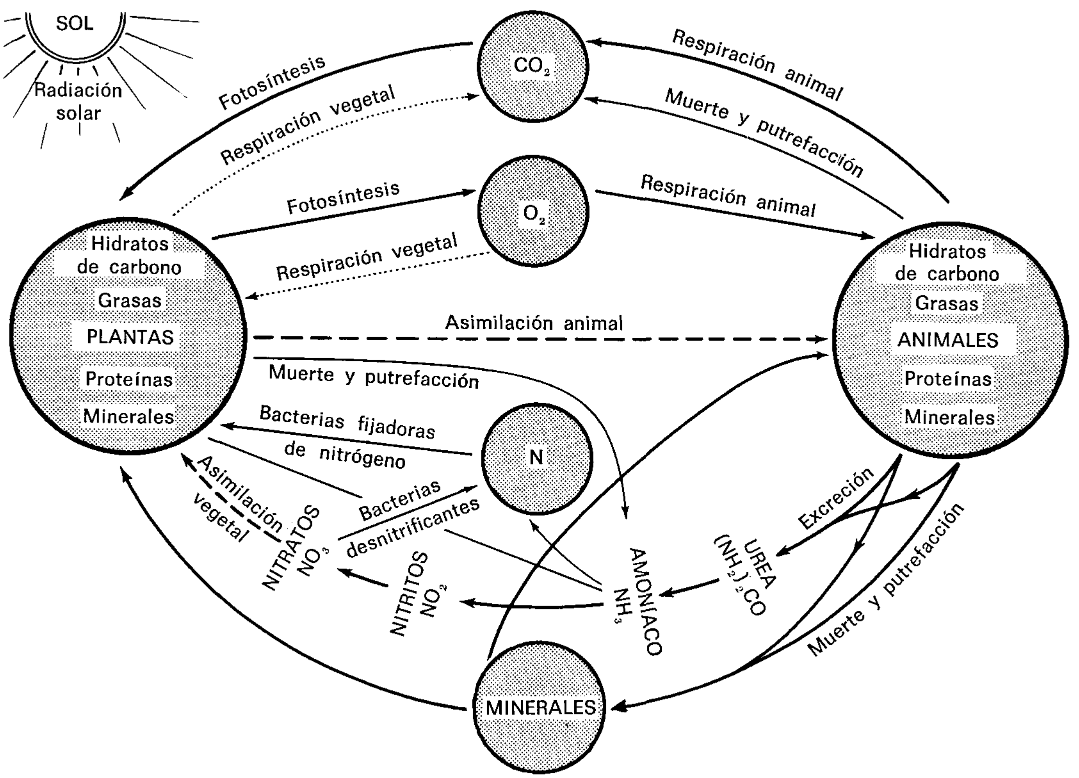

SOL
Radiación solar
Fotosíntesis
Respiración vegetal
CO_2
Respiración animal
Muerte y putrefacción
Fotosíntesis
O_2
Respiración animal
Respiración vegetal
Hidratos de carbono
Grasas
PLANTAS
Proteínas
Minerales
Asimilación animal
Hidratos de carbono
Grasas
ANIMALES
Proteínas
Minerales
Muerte y putrefacción
Bacterias fijadoras de nitrógeno
N
Asimilación vegetal
NITRATOS NO_3
Bacterias desnitrificantes
NITRITOS NO_2
AMONÍACO NH_3
UREA $(NH_2)_2CO$
Excreción
Muerte y putrefacción
MINERALES

Fig. 12-1 Los ciclos químicos del anhídrido carbónico, el oxígeno, el nitrógeno y otras substancias minerales en la Naturaleza. Las flechas indican la dirección del paso de los materiales del aire (CO_2, O_2, N) y del suelo (substancias minerales) a los animales y plantas y viceversa.

---

ortante subrayar lo
ración y la estrecha
disciplinas. Las re-
s y sus ambientes
biológicos que influ-
r ellas— son el re-
; es decir, todos los
na explicación evo-
ocupa de las carac-
lación que tienen un
daptaciones evoluti-
consecuencias de la

l ambiente físico

án influidos por va-
s, los más importan-
solar; 2) temperatu-
ísico; 5) gravedad;
rales. Cada uno de
efectos pueden ser

nos. La tolerancia del calor depende de la humedad y realmente depende del poder de evaporación del aire o del porcentaje de vapor de agua en relación con la saturación en cualquier temperatura. En el aire seco del desierto, por ejemplo, una temperatura de 32° C no resulta desagradable para el hombre, pero la misma temperatura, unida a una gran humedad relativa, es difícil de tolerar en los trópicos.

La temperatura influye en el crecimiento, la maduración de los frutos y la supervivencia de las plantas de que se alimentan los animales. La prolongación del frío en primavera retarda el crecimiento de las hierbas y de las hojas de que se alimentan muchos insectos, roedores y herbívoros, y puede determinar el grado de supervivencia de estos últimos. El mal tiempo en la época de floración puede reducir la producción de bayas o semillas de que se alimentan distintas especies de pájaros, obligándolas a emigrar hacia otro sitio donde puedan hallar alimento, o a morir de hambre.

Los reptiles, anfibios, peces, insectos y todos los demás invertebrados no disponen de regulación interna de la temperatura de su cuerpo, aunque, por su comportamiento, algunas especies llegan a controlar en cierto modo la temperatura de su superficie corporal. El ritmo de las reacciones químicas de su metabolismo, y, por consiguiente, su crecimiento y actividades, están influidos directamente por la temperatura ambiente: se aceleran con el calor y se retardan con el frío. En este aspecto cada especie tiene sus límites pero todas mueren expuestas a una congelación prolongada o a un calor excesivo. Si las heladas se presentan después de haberse iniciado el desarollo de sus huevos o de sus larvas, muchas mueren y la población disminuye. Algunos insectos poseen huevos, larvas o pupas que invernan en fase de reposo, con el metabolismo disminuido, ya sea enterrados en el suelo, dentro de plantas o en el fondo de los lagos y corrientes de agua, para escapar al peligro de helarse. Ciertos insectos atrapados en el hielo sobreviven debido a que el agua de sus cuerpos está tan llena de solutos que no se hiela.

En las regiones que experimentan temperaturas invernales bajas, los reptiles y anfibios deben invernar enterrados en el suelo o bajo el agua para no morir helados. Algunos reptiles de regiones áridas, que en primavera son activos durante el día, en verano son nocturnos para evitar la muerte por exceso de calor. Algunos suspenden su actividad durante el verano. La mayoría de los peces de agua dulce están inactivos durante el tiempo frío y cada especie tiene un límite de tolerancia para el calor. Como los cambios de temperatura son más lentos y menos acusados en el océano, los organismos marinos están menos afectados por los cambios estacionales del clima; no obstante, muchas especies de agua salada emigran hacia el norte y hacia el sur en cada estación.

Las aves y los mamíferos, por tener el cuerpo aislado y la temperatura regulada, raramente son afectados directamente por los cambios de la temperatura ambiente, pero el frío del invierno o el excesivo calor del verano puede alterar su obtención de alimentos. Muchas aves que pasan el verano en las regiones árticas o templadas, se trasladan, o **emigran,** a regiones más cálidas en invierno, para obtener el alimento apropiado. Las aves, los alces y los ciervos que pasan el verano en las altas montañas, como en el Oeste de Norteamérica, emigran a niveles inferiores en la estación fría, por la misma razón.

Algunas ardillas y algunos osos y murciélagos insectívoros observan un período de reposo invernal, o **hibernación,** cuando no pueden disponer del alimento de la estación cálida. Durante la hibernación la temperatura del cuerpo desciende aproximadamente hasta el nivel de la existente en el cobijo del animal, el ritmo cardiaco y la respiración se hacen muy lentos, y el metabolismo, muy reducido, consume principalmente la grasa almacenada en el cuerpo antes de empezar la hibernación.

12-3 Agua

Existe un constante intercambio de agua entre el aire, la tierra y el mar, y entre los organismos vivientes y sus ambientes (párs. 2-13 y 7-17). Además, el agua influye profundamente en el ambiente de los organismos. El ciclo del agua (fig. 12-2) comprende la evaporación, la formación de las nubes, la precipitación, la circulación de las aguas superficiales y su penetración en el suelo. El agua almacena grandes cantidades de calor, y debido a que su calor específico es tan alto (se necesita una caloría para elevar en un grado un gramo de agua a 15° C), una masa grande se calienta lentamente en primavera y se enfría lentamente en otoño. La máxima densidad del agua corresponde a los 4° C; al enfriarse por debajo de este punto se dilata, y se transforma en hielo a los 0° C. La fuerza de expansión es tan grande que cuartea las rocas cuando el agua se hiela en sus grietas; éste es un mecanis-

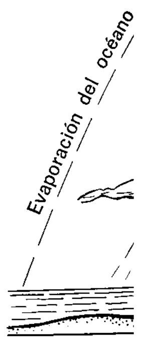


Fig. 12
produce

mo de la formac
lindros de hierro
el agua que co
esta potencia.) E
ser más ligero q
organismos. Si n
ría en el fondo d
masas un poco g
de hielo en su fo
cuando se enfría
te se eleva, dete
Estas, en prima
cuencia una cir
protegen a los c
tremas, ya que l
lagos profundos
de 4° C.

Muchos ambi
ca del Norte so
agua se conserv
pierde por evap
por lluvias frec
en cambio, los
nes según la int
vadas. A veces
incluso algunos
muriendo los pe
zonas pantanosa
ranas, tortugas,
males, también
bruscos en el c

ancia para el calor.
ura son más lentos
los organismos ma-
ır los cambios esta-
:e, muchas especies
el norte y hacia el

ɔor tener el cuerpo
ada, raramente son
cambios de la tem-
ɔ del invierno o el
le alterar su obten-
:s que pasan el ve-
:empladas, se trasla-
cálidas en invierno,
ɔiado. Las aves, los
l verano en las altas
: Norteamérica, emi-
estación fría, por la

osos y murciélagos
do de reposo inver-
ıo pueden disponer
lida. Durante la hi-
erpo desciende apro-
e la existente en el
ırdiaco y la respira-
:l metabolismo, muy
ente la grasa alma-
empezar la hiberna-

ıio de agua entre el
'e los organismos vi-
. 2-13 y 7-17). Ade-
mente en el ambien-
del agua (fig. 12-2)
formación de las nu-
ılación de las aguas
en el suelo. El agua
de calor, y debido a
alto (se necesita una
lo un gramo de agua
: calienta lentamente
ımente en otoño. La
'responde a los 4° C;
punto se dilata, y se
C. La fuerza de ex-
rtea las rocas cuando
; éste es un mecanis-

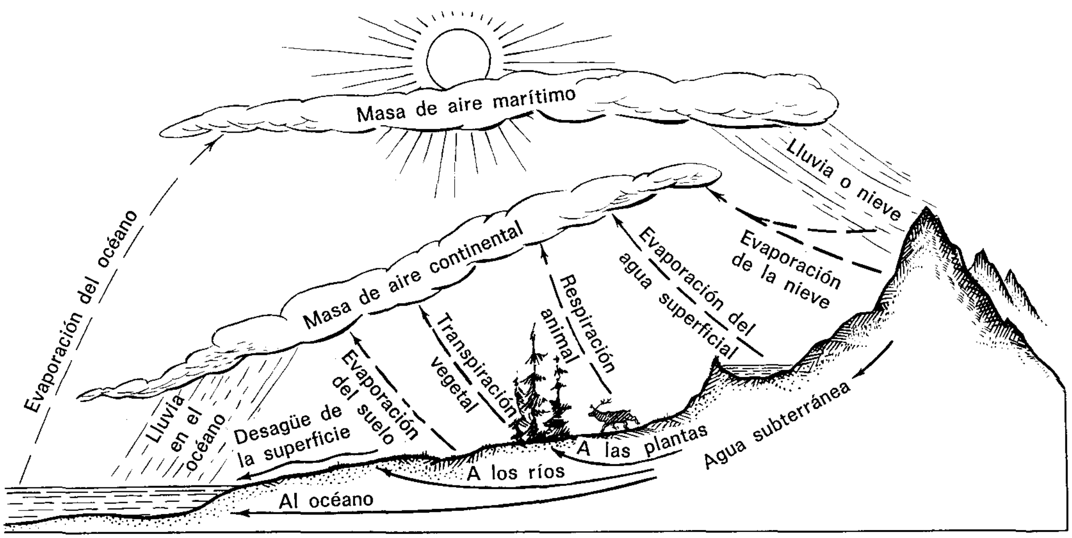


Fig. 12-2 El ciclo del agua. El intercambio constante de agua entre el aire, la tierra y el mar produce varias alteraciones diarias y estacionales en los ambientes de plantas y animales.

mo de la formación del suelo. (La rotura de los cilindros de hierro en un automóvil cuando se hiela el agua que contienen constituye un ejemplo de esta potencia.) El hecho de que el hielo flote, por ser más ligero que el agua, es importante para los organismos. Si no fuese por esto, el hielo se formaría en el fondo de los lagos y la mayor parte de las masas un poco grandes de agua contendrían masas de hielo en su fondo. En cambio, el agua se hunde cuando se enfría hasta 4° C, y el agua más caliente se eleva, determinando corrientes de convección. Estas, en primavera y en otoño, tienen por consecuencia una circulación en los lagos templados y protegen a los organismos de las temperaturas extremas, ya que los situados debajo del hielo en los lagos profundos no están nunca muy por debajo de 4° C.

Muchos ambientes acuáticos del Este de América del Norte son relativamente estables porque el agua se conserva helada en invierno y la que se pierde por evaporación en verano es reemplazada por lluvias frecuentes. En los Estados del Oeste, en cambio, los lagos presentan grandes fluctuaciones según la intensidad de las lluvias o de las nevadas. A veces muchos de pequeña extensión, e incluso algunos grandes, se secan completamente, muriendo los peces y otras especies acuáticas. Las zonas pantanosas circundantes, en las que habitan ranas, tortugas, patos, ratas almizcleras y otros animales, también pueden desaparecer. Los cambios bruscos en el caudal de los ríos alteran las condiciones ambientales de sus habitantes. Las grandes crecidas modifican las características del fondo, cubriendo de cieno los fondos pedregosos, y la propia fuerza del agua puede matar muchos animales. La reducción de un torrente a un caudal muy reducido o a charcos aislados expone a los animales acuáticos al ataque de los depredadores terrestres y hace también posible que el agua se sobrecaliente. Algunos anfibios, insectos y otros invertebrados se reproducen en charcas pasajeras producidas por la lluvia; si ésta es escasa o fuera de estación, estos animales pueden carecer de lugares para desovar o bien los charcos pueden secarse, muriendo así las larvas antes de completar su desarrollo.

La humedad atmosférica, o **humedad relativa** (tanto por ciento de vapor de agua respecto a la saturación a una temperatura dada), afecta a los animales terrestres. Algunos de ellos están adaptados a los desiertos, de escasa humedad; otros viven sólo en lugares en que la atmósfera está saturada, y muchos viven en humedades intermedias. Para los animales pequeños tiene gran importancia el **microclima** de los pequeños lugares donde se alimentan o se cobijan, que suele estar a temperatura más baja y humedad más alta que el clima general de la región en que se encuentran. En regiones áridas, muchos animales pequeños permanecen ocultos durante el día ya que de otro modo morirían rápidamente por desecación. Se aventuran a salir por la noche, cuando la temperatura es más baja y la humedad mayor, especialmente junto al suelo. En las regiones donde son frecuentes las lluvias estivales o donde se riegan los campos y huertos, la humedad cerca del suelo es tal que los invertebrados pequeños están activos durante el día.

Todos los animales que viven en el suelo están afectados por los cambios de humedad del mismo. Las lombrices de tierra viven junto a la superficie del suelo húmedo cuando el tiempo es cálido, pero descienden a capas más profundas cuando las capas superficiales se secan, y de igual manera se comportan algunas larvas de insectos. A su vez, los topos, que se alimentan de estos animales, se hallan en capas más superficiales o más profundas, según convenga.

12-4 Presión

Los animales terrestres están expuestos a cambios en la presión atmosférica, si viven en lugares que se hallan por encima del nivel del mar, debido a que la densidad del aire (y por consiguiente del oxígeno disponible) disminuye con la altitud. La gente que vive en las grandes montañas posee mayor corazón y más glóbulos rojos para compensar el menor suministro de oxígeno; y los alpinistas procedentes de bajas altitudes emplean tanques de oxígeno para ayudar a su respiración. Se cree que el vuelo de algunas aves es menos fácil en el aire muy rarificado. En cualquier lugar, cualquiera que sea su altitud, los cambios en la presión atmosférica (lectura barométrica) están asociados con cambios de tiempo. Los vientos fuertes —que resultan de diferencias regionales en la presión— afectan de varias maneras a los animales; las aves y los insectos vuelan menos fácilmente y pueden ser arrastrados a otros lugares y el movimiento rápido del aire tiene un efecto desecante en las plantas y en muchos animales.

En los lagos profundos y en el mar, la presión del agua aumenta regularmente con la profundidad (una atmósfera, o casi 7 kilos por 10 metros); no obstante, la expedición danesa del «Galatea» extrajo casi 100 invertebrados cerca de las islas Filipinas a una profundidad de unos 10 500 metros, donde la presión era aproximadamente de una tonelada por centímetro cuadrado. Estos animales pueden vivir porque la presión interior de su cuerpo es igual a la externa. Muchas formas planctónicas y algunos peces se hallan a una profundidad de 400 metros durante el día, pero suben a la superficie por la noche, experimentando un cambio gradual de 40 veces la presión. Los buceadores humanos emplean tanques de aire para obtener oxígeno y para conservar alta la presión de sus pulmones cuando se hallan en el agua.

12-5 Ciclos químicos en la naturaleza

Los elementos que constituyen el cuerpo de las plantas y de los animales proceden todos del ambiente, y existe un intercambio constante, o **circulación,** entre éste y aquéllos, durante toda la vida y en la muerte de los organismos (fig. 12-1).

El **carbono** (C) es un elemento que se halla en todos los compuestos orgánicos (pár. 2-14). A partir del anhídrido carbónico (CO_2) del aire o del agua, se sintetiza en las moléculas de los hidratos de carbono, y éstos, juntamente con las proteínas y las grasas, forman los tejidos de las plantas. Las plantas son comidas por ciertos animales y, tras la digestión y la absorción (cap. 5), los compuestos de carbono se reorganizan como compuestos similares en los animales. A su vez, éstos pasan a otros animales. El metabolismo destructor de los animales produce anhídrido carbónico como producto de desecho de la respiración, el cual vuelve al aire o al agua. Existen enormes cantidades de carbono en el aire (6 toneladas por 40 áreas, en forma de CO_2), en los combustibles fósiles (carbón, petróleo) y en las rocas calizas (carbonatos).

El **oxígeno** (O_2) se obtiene directamente del aire o disuelto en el agua (fig. 12-1) y se emplea para los procesos oxidativos del organismo animal. Después vuelve al ambiente, ya sea combinado con el carbono en forma de anhídrido carbónico, o con el hidrógeno en forma de agua. Del anhídrido carbónico empleado por las plantas, el oxígeno vuelve al ambiente, pero las plantas también emplean algo de oxígeno en la respiración. Un «acuario equilibrado» contiene animales y plantas en proporción necesaria para que sus necesidades respectivas en oxígeno y anhídrido carbónico estén equilibradas.

El **nitrógeno** atmosférico (N) sólo puede ser empleado directamente por las bacterias fijadoras de nitrógeno que están en el suelo o en los nódulos de las raíces de algunas leguminosas y que lo combinan en forma de nitratos (NO_3). Las plantas emplean los nitratos para formar las proteínas vegetales. Éstas, o bien vuelven al suelo por la putrefacción o bien son comidas por los animales y convertidas en proteínas animales. En el metabolismo animal éstas suelen ser descompuestas en substancias nitrogenadas de desecho y excreta-

Los buceadores hu-
ɜ para obtener oxí-
presión de sus pul-
ıgua.

aturaleza

ı el cuerpo de las
eden todos del am-
constante, o **circu-**
urante toda la vida
ıos (fig. 12-1).
ıto que se halla en
(pár. 2-14). A par-
O_2) del aire o del
ılas de los hidratos
e con las proteínas
de las plantas. Las
ɔs animales y, tras
p. 5), los compues-
ı como compuestos
ı vez, éstos pasan a
ɔ destructor de los
ırbónico como pro-
ción, el cual vuelve
ırmes cantidades de
ıs por 40 áreas, en
bles fósiles (carbón,
ı (carbonatos).
irectamente del aire
l) y se emplea para
anismo *animal*. Des-
a combinado con el
carbónico, o con el
)el anhídrido carbó-
el oxígeno vuelve al
nbién emplean algo
Un «acuario equili-
antas en proporción
lades respectivas en
ı estén equilibradas.
ı sólo puede ser em-
acterias fijadoras de
lo o en los nódulos
nosas y que lo com-
$)_3$). Las plantas em-
las proteínas vege-
suelo por la putre-
por los animales y
ales. En el metabo-
ː descompuestas en
desecho y excreta-

---

das en forma de urea, $(NH_2)_2CO$, ácido úrico, $C_5H_4N_4O_3$, o amoniaco, NH_3. Por la acción de otras bacterias existentes en el suelo o en el agua, dichas substancias de desecho son convertidas en amoniaco y en nitritos; por acción ulterior de otras bacterias, o bien el nitrógeno vuelve al aire o bien los nitritos se convierten en nitratos.

Ciertos **minerales,** o substancias químicas inorgánicas, son esenciales tanto para las plantas como para los animales (pár. 2-13 y 5-13) en pequeñas pero concretas cantidades que difieren según las especies. Las plantas obtienen los constituyentes minerales disueltos en el agua del suelo que rodea sus raíces y sólo los devuelven al suelo en la putrefacción o al quemarse las plantas. Los animales los *obtienen en parte con el alimento, en parte* con el agua, y en algunos casos directamente del suelo. Las substancias minerales de los animales vuelven al suelo o al agua con los productos de excreción y las heces, y con la putrefacción de sus cuerpos (fig. 12-3).

El **fósforo** se necesita en pequeñas cantidades para todas las síntesis básicas y todas las transferencias de energía (pár. 2-23). Los fosfatos los hallan disponibles las plantas gracias a la erosión de los grandes depósitos formados en épocas pasadas en las rocas. El fósforo es utilizado normalmente por las plantas y los animales y luego vuelve al suelo con la muerte y la putrefacción. Algo es llevado al mar, donde una parte se pierde en sedimentos profundos, pero gran parte vuelven a adquirirlo los peces y las aves marinas. El hombre busca los grandes depósitos de los excrementos de aves (guano), como los que se hallan en la costa del Perú y en la isla de Nauru, en el sur del Pacífico, en busca de abonos fosfatados, que vuelven así al ciclo. Y también obtiene fósforo al comer pescado, y de las rocas fosfatadas para abonar sus cosechas.

El ambiente biológico y las relaciones entre los animales

Durante unos 3400 millones de años de evolución, la interdependencia entre los organismos de la Tierra se ha hecho mucho más amplia y compleja a medida que las especies han ido evolucionando conjuntamente en una gran variedad de ambientes que ellos mismos han contribuido a crear. La competencia, engendrada por la reproducción y los recursos naturales limitados, ha producido diferentes modos de vida que han minimizado la lucha por el alimento, el espacio vital, el cobijo y la pareja. La resultante diversificación de los organismos ha sido todavía incrementada por el aumento de complejidad en los ambientes, que ha acompañado el crecimiento del número de individuos de las especies. La interdependencia puede verse tanto en las relaciones laxas como en las estrechas, desde la dependencia de los animales de las plantas para su alimento hasta las interacciones de los miembros de una especie.

12-6 Alimento

Todas las plantas compiten por las mismas cosas: la luz solar, los minerales del suelo y el agua; pero las necesidades de los animales son más diversas. El alimento animal, cualquiera que sea su clase,

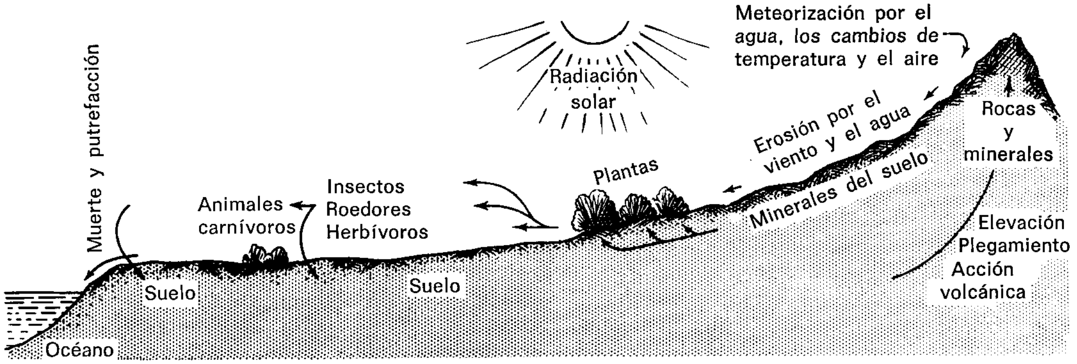


Fig. 12-3 El ciclo mineral. Los materiales que se han elevado del suelo y han formado montañas se desintegran luego en minerales del suelo. Por erosión, o transporte por el agua o el viento estos minerales descienden gradualmente hacia terrenos bajos y el mar; mientras esto ocurre, algunos de ellos pasan una o varias veces a través de plantas y animales.

deriva en último término de las plantas. Cada especie tiene sus necesidades especiales, y cada individuo necesita una cantidad determinada de alimento de naturaleza apropiada. Los seres humanos, las ratas y las moscas domésticas pueden subsistir con numerosos tipos de alimentos, y cambian de uno a otro según las necesidades. En cambio, muchas especies están muy especializadas y sólo pueden subsistir donde y cuando disponen de los alimentos que necesitan. Así, el castor solamente se alimenta de la corteza interna de los sauces y álamos; las larvas de la mariposa de la col necesitan hojas de plantas de la familia de las crucíferas; algunos saltamontes sólo se alimentan de los jugos de ciertas plantas, y los tábanos necesitan sangre de mamífero. Ciertos alimentos sólo se hallan durante una determinada estación, y las especies que viven de ellos deben cambiar de régimen alimentario durante el resto del año, aletargarse, emigrar o perecer.

En el océano, al contrario que en tierra, existen pocas plantas visibles. El molusco *Aplysia* come algas del mismo modo que los conejos comen lechuga, y algunos caracoles y lapas roen la densa capa de algas que cubre las rocas costeras. Pero el alimento básico del océano es el **plancton,** compuesto principalmente por plantas (diatomeas y otras algas) y animales (crustáceos y larvas) microscópicos que flotan libremente en el agua. El plancton, que varía en cantidad y composición de especies según las estaciones (como las flores silvestres en el campo), es el alimento de innumerables y pequeños crustáceos, quetognatos y otros animales, y de las larvas de los moluscos, anélidos y equinodermos.

Las algas son más comunes en las bahías, estuarios y aguas costeras, y muchas de ellas son anuales (viven sólo durante un año o una estación). Cuando mueren y se hunden, se descomponen por la acción de una rica flora de bacterias que habitan en el fondo. El **detrito** microscópico resultante (materia vegetal más bacterias) forma una espuma de fondo. Ésta constituye el alimento de varias especies de gusanos y de otros invertebrados que segregan redes mucosas o disponen de medios especiales para seleccionar finas partículas del agua o del barro. Los cohombros de mar y algunos erizos de mar ingieren el barro del fondo en cantidades considerables para extraer de él los detritos que les sirven de alimento. También se depositan partículas orgánicas mayores, procedentes principalmente de los animales que van al fondo después de muertos (debido a los temporales, muertos por depredadores, etcétera). Estas partículas constituyen el alimento de los animales que comen carroñas (ciertos camarones, cangrejos, erizos de mar y otros). En el océano, no obstante, por encima del tamaño microscópico, los animales constituyen la principal fuente de alimento. Los animales pequeños que se alimentan de plancton son devorados por otros invertebrados nadadores; éstos, a su vez, constituyen el alimento de crustáceos mayores y de pequeños peces, los cuales son capturados por los peces mayores, y así sucesivamente.

Los animales que se alimentan de vegetales son, pues, los consumidores primarios de todas las comunidades animales. A su vez, ellos sirven de alimento a otros animales (consumidores secundarios) que también son comidos por otros. Así, pues, en un sistema viviente pueden reconocerse varios niveles de alimentación, o niveles **tróficos:** los productores, o sea las plantas verdes, ocupan el primer nivel trófico; los herbívoros, o consumidores primarios, ocupan el segundo nivel, y así sucesivamente. Así, la energía procedente originariamente del sol pasa a través de una **red de alimentación:** todas las relaciones alimentarias en y entre las especies de una comunidad biótica. Las redes de alimentación normalmente están compuestas por muchas **cadenas de alimentación** entrelazadas, que representan vías únicas hasta la red.

Cualquier red o cadena de alimentación es esencialmente un sistema de transferencia de energía. La energía solar captada por las plantas pasa por niveles sucesivos de animales consumidores. Cada uno de ellos pierde algo de ella en forma de calor (de la transformación química) que pasa al ambiente, y el total progresivamente a lo largo de la cadena (en cada nivel se pierde un 90 % de la energía). La descomposición de las plantas suministra gran cantidad de calor y en cambio la descomposición de los animales produce menor cantidad.

Las redes de alimentación son muy complejas (figs. 12-4) incluso en comunidades pequeñas, pero pueden explicarse con dos ejemplos simplificados. En un estanque, las bacterias y las diatomeas sintetizan materiales y se establece una serie en la que los organismos pequeños son devorados por los mayores, así:

Bacterias y diatomeas → pequeños protozoos → protozoos mayores → rotíferos, pequeños crustáceos → insectos acuáticos → peces.

Los peces grandes, e igualmente los organismos de tamaño intermedio, al morir y descomponerse

---

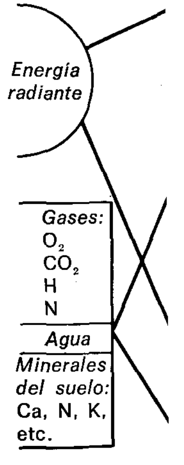


Fig. 12-
en la N
gánicas)
tituye u

se convierten en
bién los peces pu
las nutrias o el h
a otros lugares.
cadena de alimen

Plantas → insec
feros herbívoros
ños carnívoros →

Esto termina
como en el agua
sucesivos están c
tamaño, pero m
rigurosamente lin
posibles eslabone
ción de los más
ción con su tama
te imposible re
demasiado grand

partículas constitu-
s que comen carro-
os, erizos de mar y
nte, por encima del
nales constituyen la
Los animales peque-
n son devorados por
; éstos, a su vez,
ustáceos mayores y
son capturados por
ivamente.
an de vegetales son,
ios de todas las co-
, ellos sirven de ali-
nidores secundarios)
otros. Así, pues, en
conocerse varios ni-
es **tróficos:** los pro-
rdes, ocupan el pri-
ros, o consumidores
nivel, y así sucesiva-
ente originariamente
ed de alimentación:
as en y entre las es-
ca. Las redes de ali-
compuestas por mu-
entrelazadas, que re-
red.
limentación es esen-
ferencia de energía.
las plantas pasa por
consumidores. Cada
a en forma de calor
a) que pasa al am-
nte a lo largo de la
rde un 90 % de la
le las plantas sumi-
y en cambio la des-
produce menor can-

son muy complejas
ades pequeñas, pero
mplos simplificados.
y las diatomeas sin-
una serie en la que
devorados por los

queños protozoos →
s, pequeños crustá-
ces.

iente los organismos
ir y descomponerse

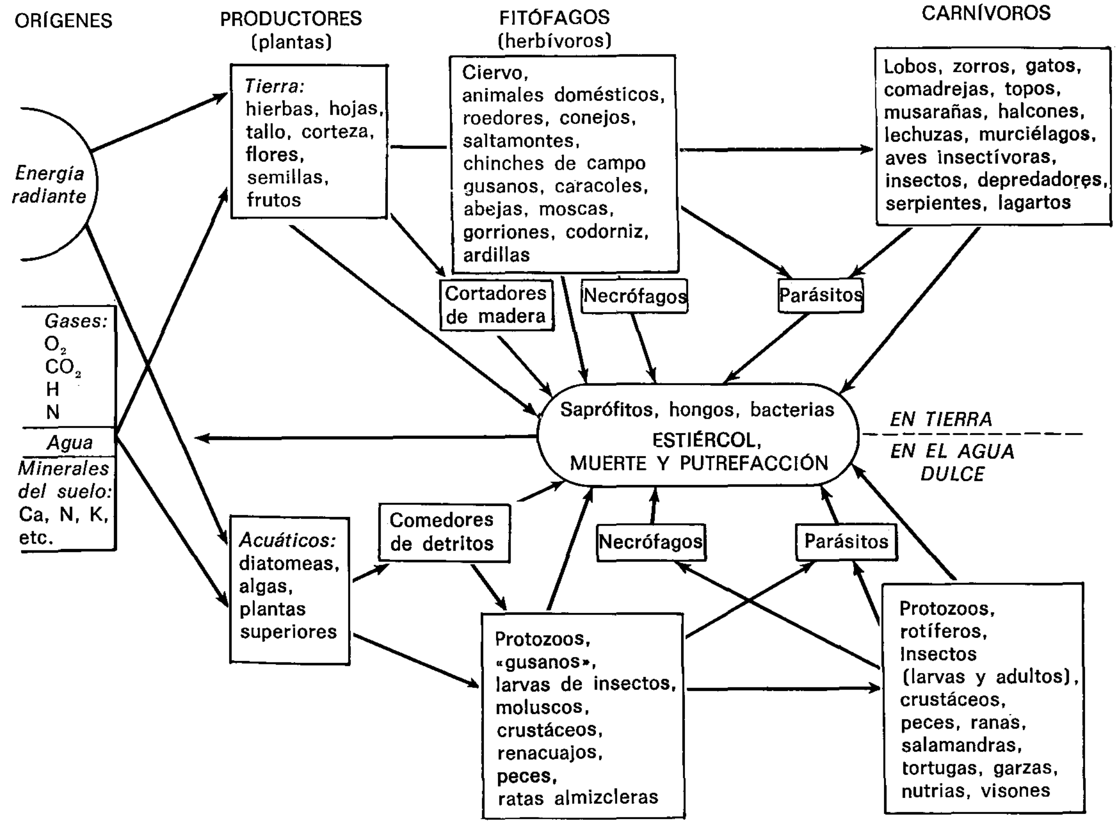

ORÍGENES
PRODUCTORES (plantas)
FITÓFAGOS (herbívoros)
CARNÍVOROS
Energía radiante
Gases: O₂ CO₂ H N
Agua
Minerales del suelo: Ca, N, K, etc.
Tierra: hierbas, hojas, tallo, corteza, flores, semillas, frutos
Ciervo, animales domésticos, roedores, conejos, saltamontes, chinches de campo gusanos, caracoles, abejas, moscas, gorriones, codorniz, ardillas
Lobos, zorros, gatos, comadrejas, topos, musarañas, halcones, lechuzas, murciélagos, aves insectívoras, insectos, depredadores, serpientes, lagartos
Cortadores de madera
Necrófagos
Parásitos
Saprófitos, hongos, bacterias
ESTIÉRCOL, MUERTE Y PUTREFACCIÓN
EN TIERRA
EN EL AGUA DULCE
Acuáticos: diatomeas, algas, plantas superiores
Comedores de detritos
Necrófagos
Parásitos
Protozoos, «gusanos», larvas de insectos, moluscos, crustáceos, renacuajos, peces, ratas almizcleras
Protozoos, rotíferos, insectos (larvas y adultos), crustáceos, peces, ranas, salamandras, tortugas, garzas, nutrias, visones

Fig. 12-4 Algunas interrelaciones entre las substancias inorgánicas, las plantas y los animales en la Naturaleza. Las flechas indican el paso de los materiales desde las fuentes primarias (inorgánicas) a los distintos organismos y su regreso al suelo, al agua o al aire. Cada circuito constituye una cadena de alimentación.

se convierten en alimento de las bacterias; también los peces pueden ser devorados por las garzas, las nutrias o el hombre, y sus residuos van a parar a otros lugares. En tierra se establece la siguiente cadena de alimentación:

Plantas → insectos fitófagos, roedores o mamíferos herbívoros → insectos depredadores o pequeños carnívoros → carnívoros mayores.

Esto termina con la muerte y la putrefacción, como en el agua. En estas cadenas los eslabones sucesivos están constituidos por especies de mayor tamaño, pero menos numerosas. Además, no son rigurosamente lineales, sino muy ramificadas y con posibles eslabones. Todos los animales, con excepción de los más pequeños, capturan presas en relación con su tamaño, ni tan pequeñas que les resulte imposible reunirlas en suficiente número, ni demasiado grandes que no puedan dominarlas. En tierra la mayoría de las cadenas de alimentación son más cortas (hay menos niveles tróficos) que las acuáticas, y ello es debido a que las plantas terrestres suelen ser mayores y muchos animales terrestres de gran tamaño se alimentan de ellas. Una red de alimentación raras veces tiene más de cuatro o cinco especies debido a la pérdida de energía que tiene lugar con cada transferencia de energía durante su ascenso por la cadena. Las numerosas cadenas y sus interconexiones contribuyen a que las poblaciones de presas y depredadores se ajusten a los cambios ambientales y, de este modo, proporcionan una cierta estabilidad al ecosistema.

12-7 Pirámide de números, biomasa y energía

La red de alimentación de cualquier comunidad ha sido descrita por Charles Elton (1900) como una **pirámide de números:** la densidad de los individuos presentes en cada nivel trófico en un intervalo de tiempo determinado. Los animales de la base son pequeños y abundantes, mientras que los de la cúspide son escasos y grandes; se comprueba un progresivo aumento del tamaño de los individuos y, al mismo tiempo, una disminución en su número. En los bosques de hoja caduca, por ejemplo, los áfidos y otros diminutos insectos fitófagos pueden ser enormemente abundantes, las arañas y los escarabajos carnívoros son muy comunes, las aves insectívoras son menos numerosas y los halcones y comadrejas, que atacan a los pájaros, son poco frecuentes. Las especies menores, debido a su tamaño, pueden crecer y reproducirse rápidamente, mientras que los miembros mayores de la cadena se multiplican con mayor lentitud. Los animales de presa de mayor tamaño, que se hallan en el ápice, son relativamente tan escasos que ya no constituyen una presa útil para otros animales. Una **pirámide de biomasa** semejante puede emplearse para mostrar el volumen total de los organismos (en peso) en cualquier momento en un nivel trófico. La biomasa es la cantidad total de materia viviente en un área determinada. En algunas comunidades las pirámides pueden estar invertidas, pudiendo ser que los consumidores sobrepasen en número o en peso a los productores, como ocurre en algunos ecosistemas acuáticos en los que el ciclo del fitoplancton es mucho más rápido que el del zooplancton que se alimenta de él.

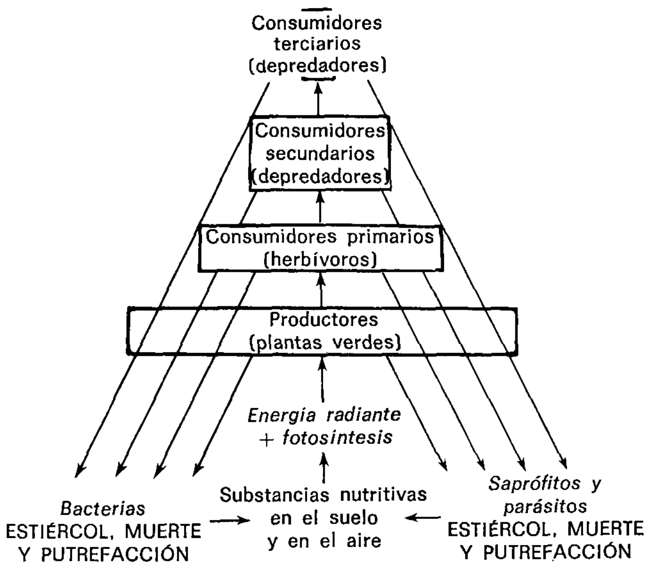

Consumidores terciarios (depredadores)
Consumidores secundarios (depredadores)
Consumidores primarios (herbívoros)
Productores (plantas verdes)
Energía radiante + fotosíntesis
Bacterias
ESTIÉRCOL, MUERTE Y PUTREFACCIÓN
Substancias nutritivas en el suelo y en el aire
Saprófitos y parásitos
ESTIÉRCOL, MUERTE Y PUTREFACCIÓN

Fig. 12-5 El ciclo del alimento y la pirámide de energía. En dirección ascendente los miembros de los distintos niveles aumentan en tamaño pero decrecen en número.

La **pirámide de energía** refleja una pérdida progresiva de energía (en forma de calor) entre un nivel trófico y otro (fig. 12-5). La transferencia de energía no es totalmente eficiente. Los productores emplean parte de la energía derivada del sol para respirar. Cada consumidor de la cadena gasta o pierde la energía obteniendo el alimento, digiriéndolo y metabolizándolo y manteniendo sus actividades corporales; algunos alimentos pasan sin ser asimilados. Se calcula que sólo aproximadamente de un 10 a un 20 por ciento de la energía de un nivel trófico determinado es disponible para el otro nivel. Esto explica porqué las cadenas de alimentación no tienen más de cuatro o cinco miembros. No hay suficiente energía por encima de los depredadores de la cúspide de la pirámide como para mantener otro nivel trófico.

En un tremedal de Minnesota la respiración de los productores consumió el 21 por ciento de la energía obtenida; la de los consumidores primarios el 30 por ciento, y la de los depredadores el 60 por ciento. La gran pérdida experimentada por los depredadores es debida a su gran tamaño y actividad.

En un elaborado estudio realizado por Howard T. Odum, de Silver Springs, Florida, se encuentra un informe detallado de la transferencia de energía en una comunidad natural. El enorme pozo artesiano de agua dulce se ha mantenido estable durante muchos años, descargando unos 1135 millones de litros diarios a una temperatura aproximada de 23° C. La producción primaria se debe a las plantas sumergidas, principalmente *Sagittaria loricata,* y a la capa incrustante de algas verdes. Los herbívoros dominantes son las tortugas, el múgil, los peces rueda y otros peces, los caracoles, algunos insectos, etcétera. Los carnívoros menores incluyen los peces rueda, los silúridos, los escarabajos depredadores y pequeños invertebrados. Los carnívoros superiores son los róbalos y los lucios, así como los caimanes. Los **descomponedores** son las bacterias y los cangrejos de río. El ciclo de la biomasa tiene un promedio aproximado de unas ocho veces al año para una producción primaria de 6,39 kg por metro cuadrado de materia orgánica. La pirámide, en gramos por metro cuadrado de biomasa, comprende: productores, 809 herbívoros, 37; carnívoros, 11; carnívoros superiores, 1,5, y descomponedores, 5. Las diferencias entre la entrada de energía en un nivel y la salida en el siguiente (tabla 12-1) son resultado de los productos de descomposición y de los materiales arrastrados por las aguas. La producción vegetal neta es

---

TABLA 12-1
CUADRO ENERGÉTIC
(Según H. T. Odum,
págs. 55-112.)

Luz solar
Total
No absorbida
Productores vegetale
Empleada en la fotosíntesis
Producción
Bruta
Neta
Herbívoros
Entrada
Salida
Carnívoros
Entrada
Salida
Carnívoros superiore
Entrada
Salida
Organismos descomponedores
Entrada
Salida
Salidas debidas al arrastre del agua

Respiración de la c
[1] Entrada en relació
[2] Salida en relación

complementada
a los peces (486

12-8 Lugares de

Los animales qu
masas de agua
mayor capacidad
que habitan en
tierra viven en
conden en **refugi**
para otros fines.
abierto por una
mancha de matas

a una pérdida pro-
le calor) entre un
La transferencia de
e. Los productores
ivada del sol para
la cadena gasta o
alimento, digirién-
eniendo sus activi-
entos pasan sin ser
aproximadamente
e la energía de un
onible para el otro
cadenas de alimen-
o cinco miembros.
encima de los de-
irámide como para

a la respiración de
por ciento de la
nsumidores prima-
os depredadores el
experimentada por
gran tamaño y ac-

izado por Howard
orida, se encuentra
nsferencia de ener-
. El enorme pozo
mantenido estable
ndo unos 1135 mi-
emperatura aproxi-
primaria se debe
palmente *Sagittaria*
e de algas verdes.
las tortugas, el mú-
eces, los caracoles,
carnívoros menores
lúridos, los escara-
invertebrados. Los
ábalos y los lucios,
scomponedores son
río. El ciclo de la
roximado de unas
roducción primaria
o de materia orgá-
or metro cuadrado
uctores, 809 herbí-
nívoros superiores,
s diferencias entre
el y la salida en el
ado de los produc-
materiales arrastra-
ión vegetal neta es

TABLA 12-1

CUADRO ENERGÉTICO DE SILVER SPRINGS, FLORIDA

(Según H. T. Odum, 1957, *Ecological Monographs,* vol. 27, págs. 55-112.)

	Energía kcal/m^2/año		Aprovechamiento en	
	Totales	Empleada en la respiración	Crecimiento[1]	Consumo[2]
Luz solar				
Total	1 700 000			
No absorbida	1 290 000			
Productores vegetales				
Empleada en la fotosíntesis	410 000	389 190	5	
Producción				
Bruta	20 810			
Neta	8 833	11 977	42	2,15
Herbívoros				
Entrada	3 368			
Salida	1 478	1 890	44	16,7
Carnívoros				
Entrada	383			
Salida	67	316	17	4,5
Carnívoros superiores				
Entrada	21			
Salida	6	13	29	9,0
Organismos descomponedores				
Entrada	5 060			
Salida	460	4 600		
Salidas debidas al arrastre del agua	2 500			

Respiración de la comunidad, total 18 796.

[1] Entrada en relación con la salida.

[2] Salida en relación con la entrada del nivel inferior.

complementada por el pan que los turistas echan a los peces (486 kcal/m^2/año).

12-8 Lugares de cobijo y de reproducción

Los animales que viven en llanuras o en grandes masas de agua pueden evitar su captura por su mayor capacidad de locomoción. Muchas especies que habitan en aguas de menor extensión y en tierra viven en distintos tipos de **cobijos** y se esconden en **refugios** para evitar a sus enemigos y para otros fines. Un conejo sorprendido en campo abierto por una zorra, se precipita hacia la primera mancha de matas. Un ratón de patas blancas, cuando sale a la superficie, busca la seguridad de un agujero, en el suelo, en un tronco o debajo de una roca; el mismo cobijo puede servirle también de protección contra la lluvia o del frío excesivo, como almacén de alimento y como lugar para dormir y para criar a los pequeños.

Diversos mamíferos, aves, lagartos e insectos viven ocultos en las hierbas de la pradera, los arbustos, los árboles o las rocas; algunos peces marinos e invertebrados viven entre algas, rocas o corales de aguas costeras y algunos peces de agua dulce viven entre plantas acuáticas; los topos, los gófers del género *Geomys bursarius,* algunas serpientes, varios insectos, las lombrices de tierra y otros invertebrados viven más o menos constantemente debajo del suelo. En todos estos casos los animales encuentran su alimento en su ambiente, escapan a sus enemigos y evitan las inclemencias del tiempo.

La mayor parte de los animales tienen también necesidades especiales en cuanto a los **lugares de cría,** donde depositan los huevos o las crías. Para algunos basta el cobijo, pero otros edifican **nidos** especiales, como ocurre en muchas aves, algunos peces y varios insectos. Los animales pequeños se reproducen donde las condiciones son favorables. En muchas aves y algunos mamíferos, no obstante, cada pareja se establece en un **territorio** que suministra el alimento necesario para los padres y los hijos durante la estación de cría; dicho territorio es defendido de la invasión por otros individuos de la misma especie.

La disponibilidad de cobijo adecuado, de refugios y de lugares para la cría tiene importancia para la regulación del número de individuos de una especie que pueden vivir en un área. Si se dispone de pocos lugares de alojamiento, se pueden acomodar pocos individuos y los demás quedan expuestos a las inclemencias atmosféricas y a los enemigos. El hombre incrementa la población de los mamíferos, aves y peces de caza, suministrándoles cobijo artificial o modificando las condiciones naturales para mejorar el ambiente. En cambio, puede reducir las especies perjudiciales destruyendo sus escondrijos: en África, la eliminación de arbustos limita la cría y dispersión de la mosca tsé-tsé. Sin embargo, estas acciones alteran la estructura natural de la comunidad.

12-9 Nicho y competencia

El **nicho ecológico** es el modo en que una población específica está especializada en una comunidad natural para obtener los recursos necesarios para su subsistencia: cómo utiliza realmente su ambiente. La especialización reduce o elimina la competición y permite que dos o más especies coexistan como miembros de la misma comunidad, ya que cada una tiene asegurados los recursos necesarios.

En un sentido amplio, el nicho de una especie incluye el espectro total de sus adaptaciones a un medio determinado. Por tanto, una descripción completa del nicho incluiría una cantidad infinita de características físicas y biológicas. En la práctica, la atención se centra a menudo en las diferencias de localización espacial, tiempo empleado en sus actividades, recursos utilizados, interacciones con otras especies, y mecanismos de control de la población. Los nichos no son fijos; cambian con el tiempo, a medida que el organismo va adaptándose, mediante la selección natural, al medio cambiante.

El **hábitat** de una especie es el ambiente en que vive. El hábitat de la ardilla *Sciurus carolinensis* es el bosque oriental de América del Norte; su nicho se define en términos de fuentes de alimento, tiempo de alimentación, lugar de nidificación, etc.

Las especies varían en el tamaño y en el carácter del nicho que ocupan. La rata doméstica y la rata gris de alcantarilla han seguido al hombre, con éxito, por todo el mundo, en parte gracias a los amplios nichos de alimento y cobijo. El nicho para algunas especies está centrado en una sola clase de alimento: el moloch *(Moloch horridus)* se alimenta casi exclusivamente de una sola especie de hormiga. En los estudios comparativos, las especies con nichos amplios se denominan **generalistas** y las de nichos limitados, **especialistas.** Estas últimas puede que sean más eficaces para aprovechar un recurso determinado, pero son más vulnerables porque no pueden cambiar a otro. Actualmente los especialistas están disminuyendo en muchos lugares porque no pueden adaptarse a los cambios introducidos por el hombre en el ambiente.

Dos o más especies que viven en el mismo hábitat y que tienen las mismas necesidades respecto a recursos de alimento limitados, están en **competencia.** Si los nichos de dos o más especies se sobreponen parcialmente, éstas entran en competencia. Y si dos especies tienen nichos que se sobreponen en gran parte, el resultado es la supervivencia de una sola. Este concepto se denomina **principio de Gause** o **principio de exclusión competitiva,** que afirma que dos especies con el mismo nicho no pueden coexistir en el mismo lugar y al mismo tiempo. Gause pudo comprobar este principio experimentalmente colocando un ejemplar de *Paramecium caudatum* y uno de *P. aurelia* en un recipiente cerrado y con una cantidad fija de alimento. El resultado fue que una de las dos especies moría siempre.

Siempre que un número de especies similares coexisten en una misma área (como las especies de antílope en las llanuras africanas), pueden hacerlo porque ocupan diferentes nichos o porque ninguna de sus necesidades vitales tropieza con limitaciones.

Los miembros de una misma especie pueden también competir unos con otros: a esto se le llama **competencia intraespecífica.** Esta competencia es importante para regular el tamaño de la población en los animales territoriales, que establecen y defienden áreas del ambiente contra la invasión de otros animales de su misma especie (competencia por el espacio). Esto asegura que el suministro de alimento sea suficiente y que el nivel de población no exceda a los recursos disponibles.

12-10 Depredadores

Los animales que se alimentan de otros se denominan **depredadores,** y los devorados son las **presas.** Los animales que devoran miembros de su propia especie se denominan **caníbales,** y los que se alimentan de animales muertos, **necrófagos.** Cualquier cadena de alimentación, después del primer animal fitófago, está formada por una sucesión de animales de presa. La depredación difiere del parasitismo en que los depredadores destruyen su presa de una sola vez, mientras que el parásito se alimenta de un huésped vivo. Como dice Elton, los depredadores viven del capital, y los parásitos de los intereses. En las cadenas de alimentación los depredadores suelen ser mayores que sus presas, mientras que los parásitos son siempre mucho menores que sus huéspedes.

Existe una especie de carrera coevolutiva entre el depredador y la presa en cuanto al desarrollo de métodos de ataque y defensa. Un avance evolutivo de uno de ellos provoca una respuesta selectiva en el otro. A largo plazo, estos cambios evolutivos recíprocos dan como resultado algunas adaptaciones elaboradas. Se admite corrientemente que los depredadores regulan el número de sus presas. En realidad existe una **interacción** entre el depredador y la presa que está en relación con los cambios de sus densidades de población. Si una población que

---

sirve de presa a
a más depredad
mentan, la presa
mayor, por lo q
quier tipo de c
mero de los depr
retraso respecto
el depredador es
menta más lent
mayor. Otro fac
ponible en relac
presa; si el cob
la población esca
de cierto punto
resulta poco fru
tinuar persiguie
cambiar de alin
nución. La zorra
marmotas, conej
sectos, y tambié
bayas; su dieta
según lo que má
clase es menos
la zorra ártica,
lemmings o cone
poblaciones de e
simo de un año

La depredació
el cual el exceso
tribuye al conve
veles tróficos su
poblaciones dent
de sus hábitats
declives de la po
Contribuye a m
ciones al ejerce
individuos viejo
canismos más in
pues elimina ger
aptos y, por tan
feriores de la p
dadores actúan
biles destinados

12-11 Parásitos

Virtualmente tod
jetas a enferme
de organismos:
zoos, gusanos p
nismos product

sirve de presa aumenta en número, podrá sostener a más depredadores; si estos últimos también aumentan, la presa será sometida a una contribución mayor, por lo que su número disminuirá. En cualquier tipo de cambio, las oscilaciones en el número de los depredadores tienden a presentar cierto retraso respecto a los de la presa, debido a que el depredador es de mayor tamaño y por ello aumenta más lentamente, aunque su longevidad es mayor. Otro factor es la capacidad de cobijo disponible en relación con la población que sirve de presa; si el cobijo es abundante, mayor parte de la población escapará a sus depredadores. Más allá de cierto punto de disminución de dicha población, resulta poco fructífero para los depredadores continuar persiguiendo dicha clase de presa; deben cambiar de alimento o experimentan una disminución. La zorra roja, por ejemplo, se alimenta de marmotas, conejos, ardillas, ratones, pájaros e insectos, y también se alimenta de ciertos frutos y bayas; su dieta cambia con la estación y el lugar, según lo que más abunda. Un depredador de esta clase es menos probable que varíe de número que la zorra ártica, que vive casi exclusivamente de lemmings o conejos en el extremo Norte, donde las poblaciones de estos dos roedores fluctúan muchísimo de un año a otro.

La depredación es el principal mecanismo por el cual el exceso de productividad animal se redistribuye al convertirse en otro tejido animal en niveles tróficos superiores. Ayuda a mantener a las poblaciones dentro de la capacidad de sustentación de sus hábitats y reduce las súbitas explosiones y declives de la población de las especies depredadas. Contribuye a mantener la salud de dichas poblaciones al ejercer un «efecto selector» sobre los individuos viejos y enfermos. Es uno de los mecanismos más importantes de la selección natural, pues elimina generalmente a los individuos menos aptos y, por tanto, hace desaparecer los genes inferiores de la población. Normalmente, los depredadores actúan como verdugos de los animales débiles destinados a morir de todos modos.

12-11 Parásitos y enfermedad

Virtualmente todas las especies animales están sujetas a enfermedades producidas por varios tipos de organismos: virus, rickettsias, bacterias, protozoos, gusanos parásitos y artrópodos. Los organismos productores de enfermedades deben ser considerados, a su vez, como poblaciones afectadas por varios factores presentes en sus respectivos ambientes y que influyen en el número y bienestar de los animales en que viven. Aquí vamos a tratar solamente de los parásitos, aunque el papel de las enfermedades en el control del número de los animales es probablemente mucho mayor del que se le reconoce generalmente.

Un **parásito** es un organismo que vive sobre o dentro de un individuo de otra especie, el **huésped,** obteniendo alimento y protección a expensas de éste. El huésped puede vivir sin el parásito, pero éste normalmente no puede existir sin el huésped. Los animales parásitos incluyen muchos PROTOZOOS, como los agentes de la malaria, de la disentería amebiana y otras enfermedades; las duelas, las tenias y otros PLATELMINTOS; los anquilostomas, los nematodos de las raíces, y muchos otros NEMATODOS; todos los NEMATODOS y ACANTOCÉFALOS; algunas sanguijuelas (ANÉLIDOS); y muchos ARTRÓPODOS, entre ellos los piojos de los peces, algunos cirrípedos y otros CRUSTÁCEOS, los mosquitos, moscas, pulgas y otros INSECTOS, y las garrapatas y muchos ácaros (ARÁCNIDOS).

Cada especie de parásito parasita una especie de huésped o un grupo de huéspedes semejante, o bien alterna entre dos o más especies de huéspedes; cada parásito suele habitar en un órgano determinado del huésped. Los **ectoparásitos,** como las sanguijuelas y los piojos, viven en la piel, y los **endoparásitos** viven dentro del cuerpo, en la cavidad digestiva (muchos gusanos) o en otros órganos, en los músculos (triquina) u otros tejidos, en la sangre (algunos gusanos y protozoos), o incluso dentro de los glóbulos rojos (parásito productor de la malaria). Algunos insectos parásitos y garrapatas son a su vez **huéspedes intermedios** de protozoos parásitos u otros organismos, que transmiten a otros **huéspedes definitivos** (caps. 15, 18-20 y 23-25).

Los distintos parásitos evidentemente se originaron por separado en varios tipos, a partir de antepasados de vida libre, y se han especializado diversamente o han degenerado para adaptarse a su existencia parásita. Muchos poseen ganchos o ventosas para adherirse a sus huéspedes; el tubo digestivo está simplificado (falta en las tenias) debido a que obtienen el alimento líquido directamente, chupándolo o absorbiéndolo del huésped; y los órganos reproductores suelen estar organizados para producir una gran cantidad de huevos o larvas, para así conseguir que alguno pueda encontrar un nuevo huésped.

Algunos parásitos producen un efecto muy pequeño sobre el huésped, otros le dañan temporal o permanentemente mediante la destrucción de tejidos o la producción de secreciones tóxicas, y algunos parásitos matan a sus huéspedes. Los parasitoides (pár. 25-27), cuyas acciones se asemejan a las del depredador, constituyen un ejemplo de esto último. En general, un «buen» parásito no mata a sus huéspedes, por lo menos no hasta que él y su huésped se hayan reproducido. Los parásitos dañinos se denominan **patógenos.** Los huéspedes que se recuperan de un ataque inicial se convierten a menudo en **transmisores,** por conservar algunos parásitos que continúan produciendo huevos o larvas que infectan a otros huéspedes. El parasitismo constituye el modo de vida de muchas especies. El parasitismo, junto con algunas enfermedades, es uno de los factores que regula las poblaciones del huésped. Algunos de los ejemplos más notables de esta regulación se hallan en los insectos, donde el fenómeno se complica por la presencia de parásitos secundarios o **hiperparásitos,** que parasitan a los parásitos primarios (pár. 25-27).

12-12 Simbiosis

El parasitismo y algunos otros tipos de relaciones entre organismos de especie distinta se denomina **simbiosis** (Gr., vivir juntos). Los casos en que un animal obtiene algún beneficio viviendo con, o dentro de otro, sin prejuicio o beneficio de este último, se denominan **comensalismo.** El comensal «vive a bordo del navío de su vecino, pero no se come sus provisiones»; algunos, no obstante, se aprovechan de las migajas de la mesa del huésped. En algunos casos ambos están continuamente asociados el uno con el otro, tales como ciertos tipos de cirrípedos que se adhieren sólo a las ballenas o a las tortugas de mar, los cangrejos que viven regularmente en los tubos de algunos anélidos o gusanos equiúridos y los cangrejos que habitan en la cavidad del manto de los mejillones. En otros casos la asociación no es continua, como en la rémora (fig. 23-25), que se adhiere mediante su ventosa dorsal a otros peces para que la transporten, en el pez *(Fierasfer)* que se cobija en la cloaca de un cohombro de mar, y en un mochuelo de los desiertos del Sudoeste de los Estados Unidos, que descansa y anida en agujeros hechos por el pico dorado, otra ave, en el cacto gigante saguaro.

Más íntima es la relación en el **mutualismo,** en el cual se benefician ambas partes. Un ejemplo de mutualismo se observa en los pájaros que se posan sobre los grandes mamíferos herbívoros (pájaro de los bueyes, sobre el ganado vacuno o sobre los rinocerontes, etc.) para comérsele las garrapatas: así el pájaro obtiene alimento y los animales grandes son limpiados de parásitos; además, con su comportamiento, las aves avisan a los mamíferos de la proximidad de enemigos. Algunos peces marinos son servidos igualmente por peces más pequeños y crustáceos. Las hormigas y los pulgones pueden comer separadamente, pero algunas hormigas mantienen pulgones en sus nidos y los colocan sobre las raíces y los tallos del maíz y de otras plantas para que coman. De este modo, los áfidos están protegidos y las hormigas los frotan suavemente para obtener alimento, un líquido dulce que se encuentra en el intestino posterior de los pulgones.

En otros casos dos tipos de organismos están continuamente asociados. Un ejemplo notable es el de ciertos termes y protozoos flagelados. Los termes comen madera pero no pueden digerir la celulosa; en cambio, los flagelados del tubo digestivo del termes pueden hacerlo, con lo cual ambos se aprovechan del alimento. Los termes a los que se les han eliminado experimentalmente los flagelados mueren pronto de inanición, y los protozoos no pueden vivir libres. Algunas especies de esponjas, hidroideos y anémonas de mar viven ordinariamente sobre las conchas de los cangrejos ermitaños y otros cangrejos. Los animales que cabalgan encima del otro son transportados a nuevos lugares de alimento y no quedan en la playa en la marea baja, mientras que el cangrejo queda algo escondido y protegido de sus enemigos. El mutualismo entre animales y plantas se observa en la hidra verde *(Chlorohydra),* que contiene algas verdes (zooclorelas) en sus células; una suministra anhídrido carbónico y la otra oxígeno como subproducto; si se las encierra en un tubo con agua, ambas viven gracias a la ayuda mutua que se prestan. Igualmente, las algas pardas o amarillas (zooxantelas) se hallan dentro de varios protozoos, esponjas, corales, anémonas de mar y gusanos planos, existiendo un intercambio O_2-CO_2 semejante. Algunas especies de escarabajos, hormigas y termes cultivan «huertos» de determinados tipos de hongos —que solamente se desarrollan con su cuidado—, y los hongos sirven de único alimento a estos insectos. Incluso el hombre tiene relaciones de mutualismo con las plantas cultivadas que, como el trigo o el maíz, sólo crecen con su ayuda.

La **fecundación cruzada** o **polinización** de las flores de las plantas por los insectos (ocasional-

s herbívoros (pájaro
vacuno o sobre los
sele las garrapatas:
y los animales gran-
os; además, con su
an a los mamíferos
. Algunos peces ma-
por peces más pe-
nigas y los pulgones
, pero algunas hor-
sus nidos y los colo-
s del maíz y de otras
ste modo, los áfidos
as los frotan suave-
un líquido dulce que
posterior de los pul-

de organismos están
ejemplo notable es
zoos flagelados. Los
o pueden digerir la
gelados del tubo di-
erlo, con lo cual am-
to. Los termes a los
imentalmente los fla-
anición, y los proto-
Algunas especies de
nas de mar viven or-
as de los cangrejos
Los animales que ca-
nsportados a nuevos
lan en la playa en la
cangrejo queda algo
enemigos. El mutua-
as se observa en la
e contiene algas ver-
las; una suministra
oxígeno como sub-
n un tubo con agua,
a mutua que se pres-
las o amarillas (zoo-
varios protozoos, es-
mar y gusanos pla-
o O_2-CO_2 semejante.
s, hormigas y termes
nados tipos de hon-
rollan con su cuida-
único alimento a es-
e tiene relaciones de
ultivadas que, como
n con su ayuda.
polinización de las
insectos (ocasional-

mente por aves o murciélagos) es una relación mutua muy frecuente y de gran importancia debido a que muchas plantas son autoestériles. A menudo, tanto la flor como el insecto están especializados estructural y funcionalmente para conseguir una transferencia de polen eficaz del estambre de una flor al cuerpo de un insecto y al pistilo de otra flor. Las abejas visitan las flores para obtener néctar y polen para sus necesidades (pár. 25-15) y al hacer esto llevan polen a las flores que visitan. Muchos de los alimentos básicos del hombre y de las plantas forrajeras dependen de estas relaciones entre los insectos y las flores. En la gran radiación adaptativa de las plantas con flores (angiospermas) parece ser que intervinieron las relaciones de mutualismo con los insectos polinizadores que se desarrollan.

12-13 Colonias y sociedades

Todos los vertebrados, la mayor parte de los artrópodos y muchos otros invertebrados son **de vida libre,** ya que cada individuo se traslada por sus propias fuerzas. En cambio, las esponjas, muchos hidroideos, los corales, los briozoos, los tunicados y otros animales son **sedentarios,** es decir, viven fijos en algún substrato de rocas, plantas o conchas de otros animales. En ambas categorías muchas especies son **solitarias,** es decir, cada individuo es más o menos independiente, mientras que otros viven en grupos o **colonias.** En las esponjas, briozoos y tunicados, los «individuos» de cada colonia están unidos estructuralmente. En otros casos, tales como las colonias de insectos, los bancos de peces, las bandadas de aves y los rebaños de los ungulados, los distintos individuos están separados, pero se encuentran integrados por su comportamiento.

Los animales solitarios, como los carnívoros (pumas, comadrejas, etc.), los halcones, los chotacabras, las serpientes y los insectos depredadores, se procuran el alimento solos, y únicamente se aparean para la reproducción. Los individuos de otras especies se reúnen sin tener en cuenta la edad y el sexo. En invierno los tordos, los patos y los estorninos se reúnen en bandadas, pues muchos ojos y orejas ofrecen mayor protección mientras están recogiendo alimento o mientras están durmiendo. También es beneficiosa la asociación de los murciélagos, las serpientes de cascabel y las mariquitas para invernar. En los grupos activos de mamíferos o aves existe a menudo un conductor y una jerarquía de los distintos individuos, como en el **orden del picoteo** entre los pollos del mismo sexo en un gallinero. En las agrupaciones sexuales, los machos y las hembras se asocian para aparearse, como ocurre en las ranas, los sapos, las gaviotas y las focas.

La **organización en sociedades** se presenta cuando muchos individuos de una especie viven conjuntamente de manera organizada, de modo que cada uno contribuye de un modo determinado al bien común. El hábito social ha aparecido independientemente en varios órdenes de insectos, y está muy desarrollado en los termes y en muchas abejas, avispas y hormigas. La transición de la vida solitaria a la social está claramente relacionada con el alargamiento de la vida adulta y el aumento de los cuidados paternos. Las abejas solitarias aprovisionan sus nidos, ponen los huevos y luego parten para no ver nunca más su descendencia. Las abejas sociales, en cambio, alimentan a su prole regularmente durante el desarrollo. Se han desarrollado distintas **castas** para realizar tareas como la alimentación, la protección de la colonia, etc. Las castas de obreros y soldados difieren por su estructura y fisiología y no pueden vivir independientemente. En estas especies lo importante es la prosperidad de la colonia y no la del individuo (párrafo 25-32). La sociedad humana está formada por grupos integrados de individuos iguales, especializados en distinta profesión, tanto en beneficio del individuo como del grupo.

La integración social y la comunicación entre los individuos es realizada, en los animales, por medios visuales, acústicos, táctiles y químicos. Las **feromonas,** señales químicas que actúan entre miembros de la misma especie, son también empleadas comúnmente y, en general, son detectadas por los sentidos del olfato y del gusto. Pueden llevar a un animal, lenta o rápidamente, a una condición de responsabilidad para el apareamiento u otra clase de comportamiento. Diversos ungulados, carnívoros, reptiles y otros animales, delimitan sus territorios mediante olores distintivos. Las hembras de algunas especies de mariposas nocturnas desprenden feromonas que atraen a los machos a una distancia de varios miles de metros o más. Es evidente que los sapos machos identifican a las hembras por su olor. Algunas hormigas, foxinos y renacuajos, cuando se les asusta, desprenden una substancia de alarma que pone rápidamente en aviso a los demás miembros de su especie que se hallan en su vecindad. Algunas clases de hormigas responden con un comportamiento de ataque. Una feromona secretada sobre el suelo guía a las hormigas cosechadoras por rutas que van desde el nido hasta el alimento.

Se pueden reconocer cuatro «cimas» de la evolución social, tal como las expone Wilson[1]: 1) Los **invertebrados coloniales** tales como los corales, los sifonóforos y los briozoos han desarrollado sociedades casi perfectas. Comenzando con las agrupaciones de individuos autosuficientes (zooides), una serie evolutiva y gradual ha llevado hasta agregaciones semejantes a las de un organismo pluricelular. En este último caso, los individuos, físicamente unidos, están especializados según las diversas funciones y están estrechamente integrados en cuanto a su estructura. La cooperación y el «altruismo» entre los miembros por el bien de la colonia es virtualmente completa. 2) En los **insectos sociales superiores** —hormigas, termes y algunas abejas y avispas— la estructura social es menos perfecta, pero existe una semejanza con los vertebrados inferiores. Hay castas estériles y especializadas que alimentan «altruistamente» a las crías y defienden a la colonia y a la reina, a menudo con aguijones suicidas. La colonia, aunque formada por individuos separados, se mantiene gracias a intrincadas formas de comunicación (feromonas, etc.). No obstante, el éxito de la colonia depende, en una medida considerable, de la independencia de los individuos. Las obreras hacen salidas del nido para buscar el alimento de la colonia. A menudo existe un cierto antagonismo. Las reinas no son siempre las exclusivas ponedoras de huevos; parece ser que las obreras rivalizan ocasionalmente con la reina a la hora de poner huevos que producen los machos haploides. En algunas colonias de avispas, la puesta de huevos se convierte en el derecho de la hembra dominante, y, en algunos insectos coloniales, cuando desaparece la reina, las obreras luchan para ocupar su puesto. 3) En las **sociedades de vertebrados,** incluidos los mamíferos, el comportamiento independiente y el antagonismo es aún mayor. El comportamiento individual es fundamentalmente egoísta. La cooperación y la asociación con el grupo son sobre todo conveniencias que mejoran las oportunidades de supervivencia y reproducción del individuo. El «altruismo» se basa principalmente en el parentesco. Se dirige fundamentalmente a la descendencia personal, pero puede extenderse a otros parientes y asociados. Está mejor desarrollado en los mamíferos y en algunas aves. Sin embargo, estos subgrupos en los que existe esta cooperación tienden a perseguir sus propios fines y con esto limitan el que la sociedad pueda funcionar como una unidad. A diferencia de los invertebrados, la comunicación es en general más elaborada: los grupos se responden como individuos, se pueden formar lazos entre ellos y el aprendizaje y la tradición adquieren importancia. 4) La **estructura social humana** es lo bastante diferente como para ser reconocida como la cuarta «cima» de la evolución social. Se ha originado sólo una vez, mientras que las otras se han desarrollado repetida e independientemente. Su nivel de complejidad es único. Su divergencia de las otras sociedades de vertebrados ha tenido lugar a través de la inteligencia y de la capacidad para aprender del pasado y para planear de antemano. Persiste el egoísmo, pero los lazos de parentesco se han desarrollado más que en cualquier otra especie social: el altruismo recíproco a menudo se extiende por generaciones. Su cooperación la aproxima a las sociedades de insectos y, mediante el lenguaje, las sobrepasa en gran medida en cuanto a comunicación.

La primera y segunda cimas se consideran fundamentalmente como el resultado de la selección de grupo, la tercera y la cuarta, como el resultado de la selección individual. Desde el sifonóforo, pasando por el insecto social, hasta el mamífero «egoísta», hay una reducción de la cooperación entre los individuos de la sociedad. La evolución social presenta una evolución descendente. El hombre parece haber invertido esa dirección; ha podido haber un notable grado de cooperación entre los grupos sin pérdida o con poca pérdida de la supervivencia y de la reproducción personal. No obstante, su capacidad para esta cooperación se ve deteriorada cuando hay una elevada densidad de población.

Son necesarios algunos comentarios referentes al «altruismo». El término no tiene porque implicar el autosacrificio consciente. El altruismo reduce la aptitud personal. ¿Cómo puede ser un producto de la selección natural? Cuando los genes que provocan el altruismo son compartidos por dos individuos debido a una descendencia común, y un acto altruista de un individuo aumenta la contribución conjunta de estos genes a la próxima generación, la propensión al altruismo se extenderá entonces por todo el pool génico (Wilson). Está basado por tanto en el parentesco.

---

[1] En su mayor parte parafraseado de E. O. Wilson, 1975, Sociobiología: La nueva síntesis. Ediciones Omega, S. A., Barcelona.

12-14 Poblacio

Todos los anim
área dada cons
límites del áre
dor; en otros
tes límites esp
de sus miembr
una organizaci
una cierta com
proporción de
que pueden ca
blación se expr
número por un
—aumento o d
el número de n
de nacimiento
pérdidas por to
emigraciones).
pérdidas la pob
so de una pobl
se mediante ur
Es difícil d
ciones de anim
tomeas y los
millón por lit
lizados en un
ca de Washin
de 1 200 000 a
tos por acre (

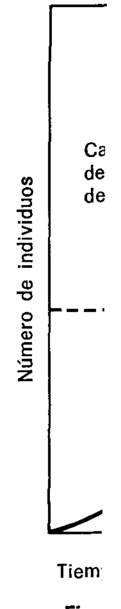


Fig.

12-14 Poblaciones

Todos los animales de una especie que ocupan un área dada constituyen una **población.** A veces los límites del área son determinados por el observador; en otros casos las poblaciones tienen evidentes límites espaciales. Además de las actividades de sus miembros constituyentes, una estructura y una organización definidas. Crece y declina y tiene una cierta composición en lo que se refiere a la proporción de los sexos y a los grupos de edades, que pueden cambiar con las circunstancias. La población se expresa en términos de densidad, o sea número por unidad de área. El ritmo del cambio —aumento o disminución— está determinado por el número de nuevos individuos que se añaden (tasa de nacimiento e inmigraciones) comparado con las pérdidas por todas las causas (tasa de mortalidad y emigraciones). Cuando las adiciones superan a las pérdidas la población aumenta, y viceversa. El curso de una población con el tiempo puede expresarse mediante un gráfico (figs. 12-6 y 12-7).

Es difícil darse cuenta de las enormes poblaciones de animales y plantas existentes. Las diatomeas y los protozoos pueden exceder de un millón por litro de agua de mar. Contajes realizados en un centímetro de suelo superficial, cerca de Washington, D. C., revelaron la presencia de 1 200 000 animales y 2 100 000 semillas o frutos por acre (aprox. media hectárea) de suelo de bosque; el suelo de prado contenía 13 600 000 animales y 33 800 000 gérmenes de plantas. En los terrenos cultivados, los saltamontes existen a veces en número de 20 000 a 200 000 por acre, y en las invasiones graves del escarabajo de la alfalfa, los huevos y las larvas pueden alcanzar entre 8 000 000 y 22 000 000 por acre. El número de los organismos mayores es, naturalmente, mucho menor.

Algunas bandadas invernales de patos están formadas por más de doscientas mil aves; existían varios millones de bisontes en las Great Plains de Norteamérica, y sólo entre 1872-1874 se mataron unos 3 000 000; en el este de Norteamérica, las bandadas de las palomas de paso, actualmente extinguidas, oscurecían el cielo durante días en el período de la emigración, y en una ciudad de Michigan se mataron casi 12 000 000 en 40 días.

Las poblaciones de la mayoría de los organismos que constituyen comunidades naturales son bastante constante a través del tiempo. Otras fluctúan en torno a una media bastante constante. Sin embargo, cada especie tiene un gran potencial de reproducción, o **potencial biótico.** Este potencial es geométrico tanto para los organismos de tamaño grande como de tamaño pequeño, como observó ya Malthus hace más de 180 años. Una mosca doméstica *(Musca domestica)* hembra puede producir 120 huevos. Si todos viviesen, creciesen y se reprodujesen durante cuatro generaciones, habría más de 25 millones de moscas. Pero puesto que

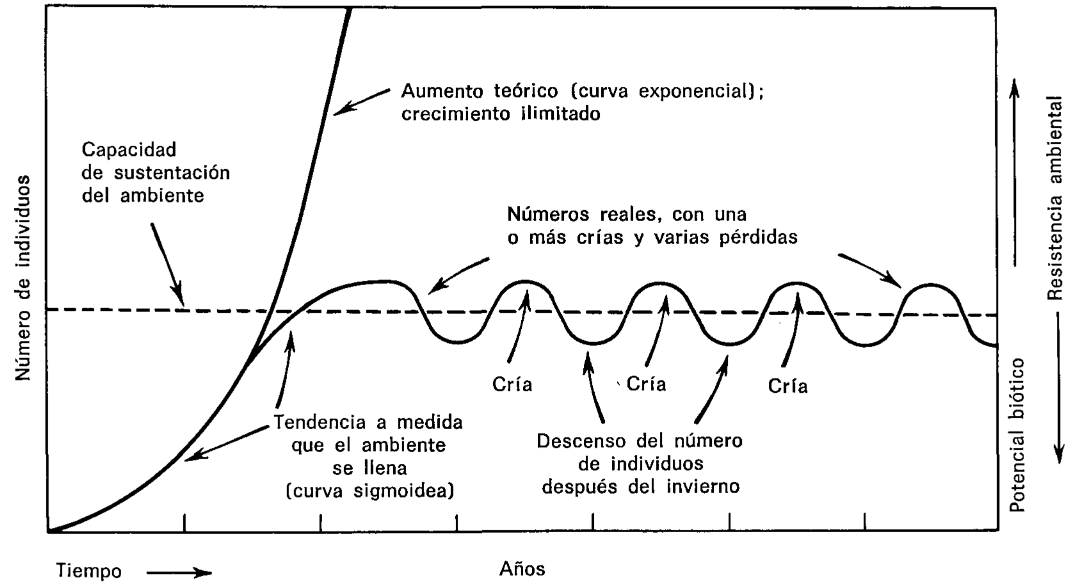


Fig. 12-6 Curvas ideales del crecimiento de la población.

esto no ocurre, es que debe de haber otra fuerza que actúa en dirección opuesta; ésta se denomina **resistencia ambiental.** Esta fuerza se manifiesta como incremento de la mortalidad o descenso de la natalidad (tasa de nacimientos) o ambas cosas a la vez.

El potencial biótico, o ritmo intrínseco de aumento de una especie, está simbolizado por *r*. Depende del número máximo de descendencia que puede producir un individuo y del número total de individuos reproductores de la población originaria, simbolizada por *N*. La expresión matemática para el crecimiento geométrico de una población de potencial biótico *r* y de un volumen de población *N* es la ecuación diferencial $dN/dt = rN$, donde dN/dt representa el ritmo de crecimiento de la población con el tiempo (t). En otras palabras, el cambio en el volumen de la población con cada unidad de aumento es igual a rN. Por ejemplo, si el volumen de la población inicial (N) es 100 y r es 2, al final de la primera estación reproductora (t_1) la población habrá aumentado en 200 (p. ej., $rN = 2 \times 100 = 200$). Esta cifra se convierte entonces en la población originaria para el próximo ciclo reproductor, a la terminación del cual (t_2) el volumen de la población será de 400 (p. ej., $rN = 2 \times 200 = 400$). Los volúmenes de población subsiguientes después de cada estación reproductora (t_3, t_4, t_5, etc.) serán de 800, 1600, 3200, etc. Así, pues, el cambio en el volumen de la población está en relación geométrica con el tiempo. No obstante, el aumento de población es detenido por la resistencia ambiental. Este último término suele representarse por K; la capacidad que tiene un ambiente para sostener una población, o el máximo de población que puede mantenerse en unas condiciones existentes. Añadiendo K a la ecuación del crecimiento se obtiene la ecuación logística (ecuación Volterra-Gause) que indica el ritmo de cambio con un cambio en la densidad de población:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(K - \frac{N}{K}\right)$$

Cuando N se aproxima a K, la expresión entre paréntesis se acerca a cero y también toda la ecuación. Por tanto, cuando una población está próxima a la capacidad de sustentación de su ambiente, el ritmo de crecimiento (dN/dt) se aproxima a cero. Esta ecuación describe sólo las curvas de población simples o teóricas. Se aplica a las poblaciones humanas y también a otras poblaciones animales.

La curva característica de crecimiento para una población introducida en un área nueva (o una población de moscas del vinagre o de gorgojos de la harina iniciada en un cultivo de laboratorio) tiene forma sigmoidea o en ʃ[1] (fig. 12-6). Al principio el crecimiento puede ser lento porque al haber pocos individuos no se encuentran fácilmente para aparearse. Incluso con cruzamientos libres es relativamente lenta, debido a la naturaleza del crecimiento exponencial. Una vez se han establecido, el crecimiento es muy rápido, y crece de forma exponencial (como el interés compuesto), pero finalmente se mantiene en un cierto nivel 1) cuando la población alcanza el límite de su posible suministro de alimento, o 2) cuando ya están ocupados todos los hábitats adecuados, o 3) cuando se multiplican enormemente los parásitos y los depredadores. Existen también varios **mecanismos de regresión** que actúan para limitar el volumen de la población. Por ejemplo, una población de gorgojos de la harina dentro de un frasco de cultivo, provista de gran cantidad de alimento y protegida de cualquier enemigo, alcanza también un pico máximo y luego decrece debido a la acumulación de productos de desecho (heces). El agua en la que han crecido algunos peces o renacuajos en condiciones de amontonamiento contiene materias que impiden el crecimiento de otros individuos de su misma especie. Se alcanza un **equilibrio** y la población fluctúa alrededor de este nivel, dependiendo de las variaciones climáticas y de factores bióticos. Este equilibrio se conoce también con el nombre de **nivel de saturación** o **capacidad de mantenimiento,** para una localidad determinada, suponiendo que las condiciones ambientales permanezcan relativamente constantes; de hecho, las condiciones ambientales cambian de una estación a otra, de un año a otro y en períodos de varios años. El «equilibrio de la Naturaleza» es, por tanto, un equilibrio dinámico, siempre cambiante por las variaciones que experimentan los numerosos factores ambientales, algunos de los cuales están sujetos a cambios cíclicos.

A continuación de la estación en que se producen los descendientes, en todas las especies se produce un exceso de individuos que determina una **presión de población.** La reacción es una reducción

---

[1] La curva puede tener forma de J cuando el crecimiento es rápido, lo que da por resultado una sobreexplotación súbita de las fuentes de alimento. En tal caso se produce un declive fulminante, que tiene lugar antes de que los procesos autolimitantes internos de la población adquieran importancia.

---

del número de ir
persión a otras
enfermedad o h
la densidad, es c
mero por unidad
dida operan más
son grandes y su
ce la densidad
factor dependien
influir en la reg

El mal tiempo
quías, inundacio
un efecto **indep**
disminución de
porcional al nú
no existe ningú
la densidad de
mida, a menos
prive a algunos

Algunas pobl
estables de año
ciones; en un
pensan los perc
bios estacionales
res los números
ducción de pro
nueva estación
fluctuación y la
munes en las pc

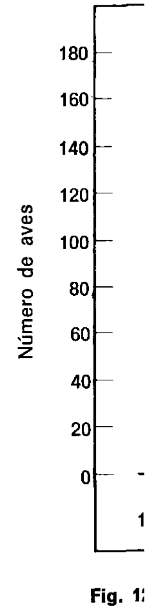


Fig. 1
Davis,
de na

ecimiento para una
irea nueva (o una
e o de gorgojos de
vo de laboratorio)
(fig. 12-6). Al prin-
lento porque al ha-
:uentran fácilmente
zamientos libres es
naturaleza del cre-
se han establecido,
crece de forma ex-
puesto), pero final-
nivel 1) cuando la
su posible suminis-
ya están ocupados
3) cuando se multi-
›s y los depredado-
canismos de regre-
volumen de la po-
lación de gorgojos
› de cultivo, provis-
ıto y protegida de
bién un pico máxi-
la acumulación de
El agua en la que
nacuajos en condi-
tiene materias que
s individuos de su
equilibrio y la po-
e nivel, dependien-
y de factores bió-
ımbién con el nom-
ıpacidad de mante-
determinada, supo-
›ientales permanez-
le hecho, las con-
de una estación a
dos de varios años.
› es, por tanto, un
nbiante por las va-
numerosos factores
les están sujetos a

ı en que se produ-
las especies se pro-
que determina una
n es una reducción

e J cuando el creci-
:esultado una sobre-
de alimento. En tal
ınte, que tiene lugar
tantes internos de la

---

del número de individuos por diversos medios: dispersión a otras áreas y pérdidas por depredación, enfermedad o hambre. Los efectos **dependen de la densidad,** es decir, están relacionados con el número por unidad de área. Todos los factores de pérdida operan más severamente cuando los números son grandes y sus efectos disminuyen cuando decrece la densidad de la población. A veces un solo factor dependiente de la densidad es suficiente para influir en la regulación de la población.

El mal tiempo fuera de estación (huracanes, sequías, inundaciones, calor o frío excesivos) tiene un efecto **independiente de la densidad** sobre la disminución de una especie; la matanza es proporcional al número de animales presentes, pero no existe ningún efecto especial relacionado con la densidad de individuos cuando ocurre la calamidad, a menos que la gran densidad de población prive a algunos individuos de cobijo.

Algunas poblaciones permanecen relativamente estables de año en año, con sólo ligeras fluctuaciones; en un año los individuos añadidos compensan los perdidos. Naturalmente, existen cambios estacionales a lo largo del año, siendo mayores los números precisamente después de la producción de prole y disminuyendo luego hasta la nueva estación de cría (fig. 12-7). No obstante, la fluctuación y la extinción son acontecimientos comunes en las poblaciones locales de la mayoría de las especies. Las poblaciones de codornices cerca de Davis (California) experimentaron una doble fluctuación en sus densidades en noviembre durante un período de sólo 4 años (fig. 12-7). En cambio, ciertas especies muestran notables fluctuaciones cíclicas: los saltamontes eurasiáticos, los ratones de las praderas, los lemmings, las liebres polares y los linces árticos constituyen unos pocos ejemplos. El número aumenta enormemente en algunos años y luego disminuye abruptamente en otros. *Lepus americanus* ha fluctuado en el Canadá en una proporción de 1 a 1000, pero más frecuentemente de 1 a 10. El ciclo se aproxima a 10 años. Los lemmings tienen un ciclo de unos 4 años.

A pesar de las numerosas investigaciones realizadas no se conocen todavía los motivos de los cambios cíclicos en las poblaciones. Los ciclos depredadores pueden explicarse como una respuesta al comportamiento cíclico de las presas, pero en cambio son mucho menos claros los factores que rigen los cambios cíclicos de dicho comportamiento. En roedores de pequeño tamaño tales como los ratones de las praderas y los lemmings, es evidente que su ciclo rítmico puede resultar primariamente de la explotación excesiva y periódica de las plantas forrajeras. En tal caso las poblaciones disminuyen rápidamente y necesitan unos cuatro años para alcanzar densidades de población que, de nuevo, agotan el suministro de alimento. Los factores de

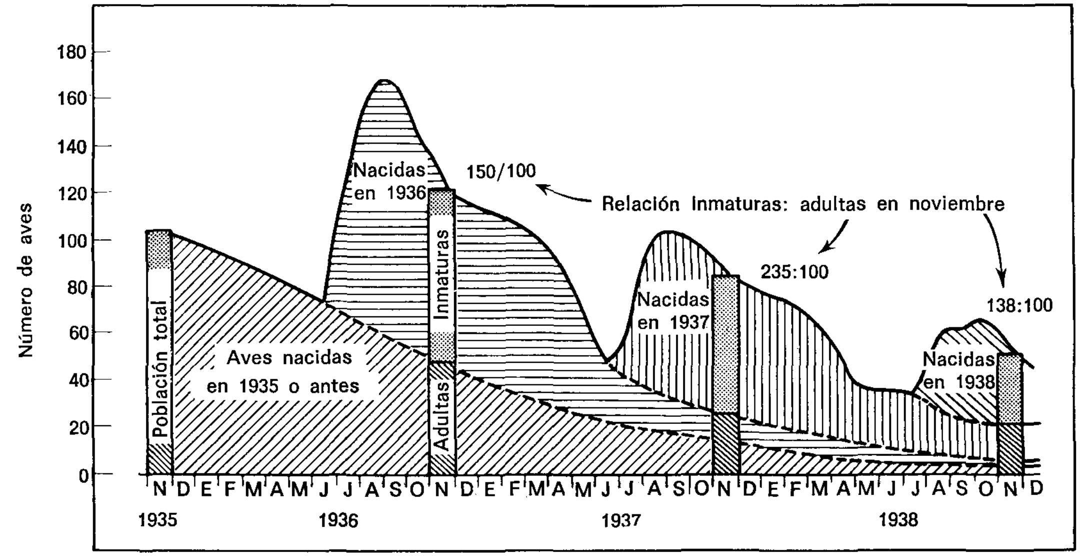


Fig. 12-7 Composición por edades y variaciones en el número en una población de codornices en Davis, California, durante varios años, determinada por aves anilladas. A pesar del gran número de nacimientos, en 1936 la población total descendió. *(Según Emlen,* 1940.)

depredación, dependientes de la densidad, la enfermedad y la tensión competitiva aumenta a medida que se alcanzan densidades altas y contribuyen a que la población experimente un rápido declive. Sin embargo, las fluctuaciones casuales del volumen de población pueden ser fácilmente confundidas con ciclos de período corto (3 o 4 años).

12-15 La comunidad biótica

En cualquier lugar las poblaciones de los distintos animales y las de las plantas están interrelacionadas y constituyen una **comunidad biótica.** Las comunidades reciben a menudo su nombre a partir de una característica dominante, biótica o física; por ejemplo, bosque de *secuoyas,* desierto con *matorral de artemisia.* Pueden clasificarse según su tamaño desde un tronco en descomposición hasta las principales formaciones selváticas y la comunidad planctónica de los océanos. En parte, los límites son establecidos por el observador. La composición por especies de una comunidad depende del clima y de factores históricos (evolutivos). En las comunidades terrestres las condiciones del suelo y, en algunas zonas, el fuego son otros factores adicionales. En zonas muy separadas, las comunidades vegetales han desarrollado formas de crecimiento semejantes, estatura y otras características, como resultado de las semejanzas en cuanto al clima y al suelo, pero la composición por especies difiere. Los animales asociados siguen el mismo ejemplo.

Algunas comunidades tienen límites bastante claros en los que las distribuciones de algunas de las especies más notables se detienen, pero otras comunidades se disponen gradualmente de diversas maneras. Los cambios súbitos a menudo tienen lugar cuando los gradientes ambientales (de temperatura, humedad, condiciones del suelo) son rápidos o cambian bruscamente. Mientras que las distribuciones de algunas especies están contenidas en una comunidad, otras se extienden más allá. Algunas especies se distribuyen independientemente de los gradientes ambientales.

El alcance de la interacción entre los miembros de una comunidad es variable. En las comunidades maduras de ambientes duraderos y estables, la unión entre las especies es muy grande. La simbiosis es común y pueden haber muchas relaciones de interdependencia. En los ambientes cambiantes, las asociaciones de especies pueden ser laxas y la composición de especies puede estar en un estado de flujo. En general, la diversidad tiende a aumentar en las comunidades con el tiempo por la adición de especies que difieren en cuanto al nicho y al hábitat.

Una comunidad natural ha sido comparada por analogía con un organismo; pero la integración de las partes componentes (las especies) de una comunidad es mucho menor que las de las células de un organismo, y no hay ningún control central. Cada especie es una entidad separada con su propio mecanismo hereditario que responde a la selección natural a su manera, aunque influido por el contexto de su comunidad. Las comunidades naturales no perturbadas pueden experimentar cambios en cuanto a la composición de especies y densidades de población, sin que haya una gran desorganización. Tales cambios originan respuestas por parte de otras especies, provocando su expansión o su contracción. Por tanto, a medida que las comunidades se desarrollan, toda la complejidad funcional del sistema viviente se mantiene o cambia más o menos armoniosamente.

En ciertas comunidades los miembros pueden tener forma y tamaño característicos: los que viven en un tronco caído son pequeños y algunas veces aplanados, y los que viven en agua corriente tienen forma hidrodinámica. Las mayores comunidades terrestres y acuáticas presentan **estratificación.** En un bosque hay animales característicos de las cimas de los árboles, de las ramas inferiores, de la corteza, de la hojarasca y del suelo. En un lago hay habitantes de la superficie (zapateros, patos), habitantes de profundidades intermedias (plancton, peces) y habitantes del fondo (caracoles, gusanos, larvas de insecto, etc.). En toda comunidad, una especie o unas pocas son **dominantes** sobre las demás, ya sea por su número, sus caracteres físicos o por las dos cosas. En un bosque de pinos éstos son dominantes y ejercen una influencia reguladora al hacer sombra a otras plantas y al suelo y al producir alfombras de agujas (de reacción ácida). Debido a estas condiciones, la clase y número de animales que pueden vivir allí vienen determinados por el bosque de coníferas.

12-16 El ecosistema

Las poblaciones de organismos y su ambiente no viviente actúan entre sí y crean un sistema ecológico o **ecosistema.** En un ecosistema equilibrado hay un flujo de energía y materiales y un mecanismo retroactivo que contribuye a su estabilidad. Por ejemplo, si un depredador se multiplica, su número

se verá luego re
sas; luego, a m
depredadores, la
otra vez su núm
tes y equilibrios
gica, o estado de
organismo. Un
brio o no, y est
el total de entra
les. El hombre
sus mecanismos
tes vivos. Cuand
por un tifón en
terado y se alc
nes originarias.
conejos domésti
condujo a la exti
hasta 1923 en q
Más adelante, l
tauró el ecosiste
sos ecosistemas
librados», están
plazo, y quizás
del hombre.

Un ecosistema
un flujo de mate
«abierto», en c
hacia dentro con
los ecosistemas s
to. Los ecosiste
pequeño volume
entera considera
Los límites son
observador. Un
ner, por lo gen
productores (en
sumidores (prin
nedores (organis
te físico que sun
(párs. 12-6 y 13
La acción de
se ve claramente
un cierto poten
una capacidad d
cada nivel consu

12-17 Sucesión

Ningún ecosiste
bian bruscamen
o siglos. Sin em
estable y que s

se verá luego reducido debido a la escasez de presas; luego, a medida que declina la población de depredadores, la población de presas alcanzará otra vez su número normal. Este modelo de ajustes y equilibrios se parece a la homeostasis fisiológica, o estado de equilibrio, existente dentro de un organismo. Un ecosistema puede estar en equilibrio o no, y esto puede determinarse observando el total de entrada y salida de energía y materiales. El hombre degrada los ecosistemas al destruir sus mecanismos de retroacción y sus componentes vivos. Cuando la isla de Guam fue devastada por un tifón en el año 1962, el equilibrio no fue alterado y se alcanzaron rápidamente las condiciones originarias. Por el contrario, la introducción de conejos domésticos en la isla Laysan, en 1902, condujo a la extinción casi total de la vida vegetal, hasta 1923 en que se mataron los últimos conejos. Más adelante, la repoblación vegetal gradual restauró el ecosistema y su funcionamiento. Numerosos ecosistemas naturales, que se consideran «equilibrados», están experimentando cambios a largo plazo, y quizás irreversibles, debido a la acción del hombre.

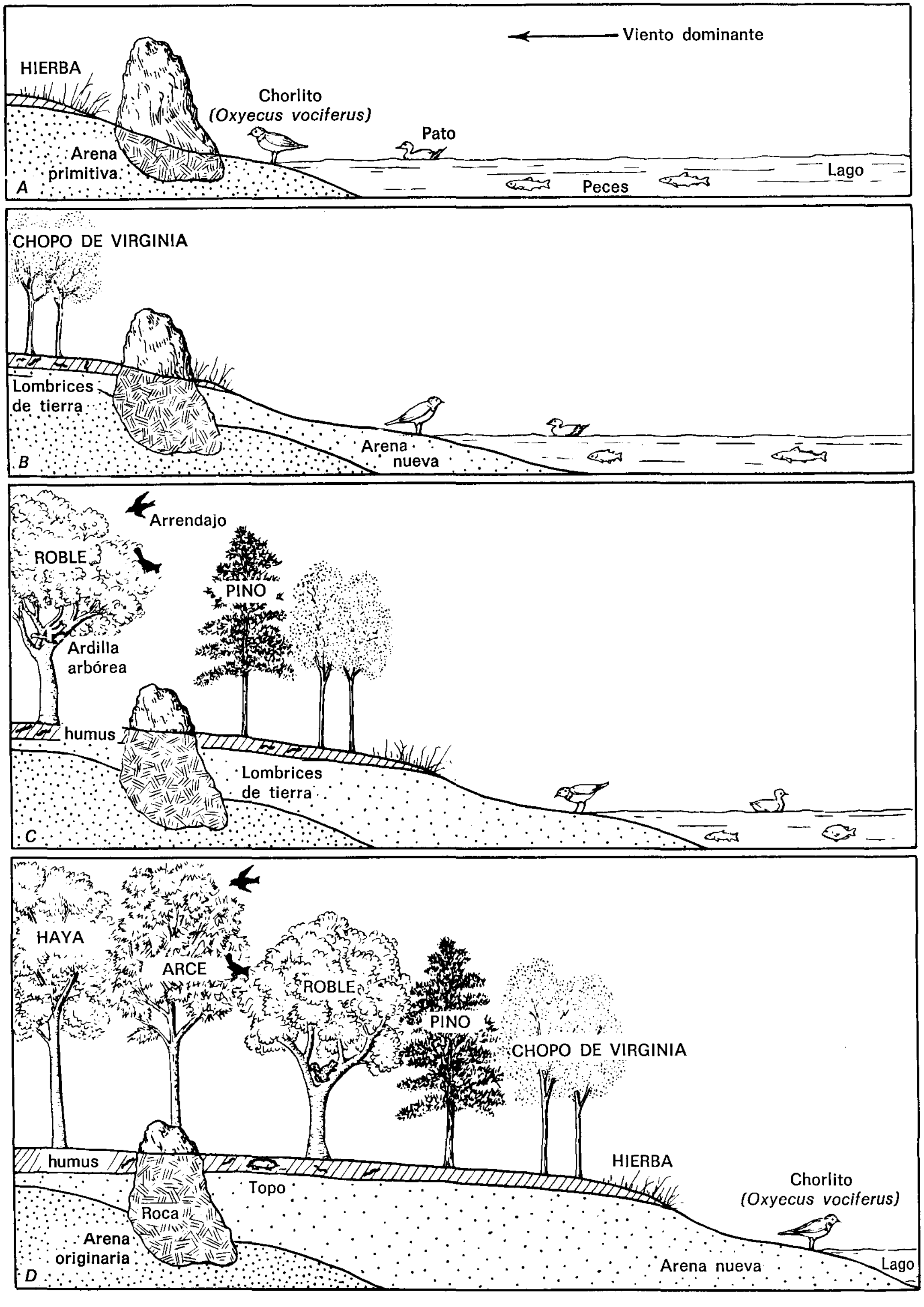
Un ecosistema puede ser «cerrado», es decir, hay un flujo de materiales sólo dentro de sus límites, o «abierto», en cuyo caso el flujo se realiza tanto hacia dentro como hacia fuera. Sin embargo, todos los ecosistemas son «permeables» hasta cierto punto. Los ecosistemas varían en tamaño desde un pequeño volumen de suelo o agua hasta la Tierra entera considerada como un solo sistema viviente. Los límites son arbitrarios y determinados por el observador. Un ecosistema autosuficiente debe tener, por lo general, los componentes siguientes: productores (en su mayoría plantas verdes); consumidores (principalmente animales); descomponedores (organismos de putrefacción), y el ambiente físico que suministra minerales, agua y luz solar (párs. 12-6 y 13-15).

La acción de los componentes de un ecosistema se ve claramente en una isla pequeña, donde hay un cierto potencial para producción primaria y una capacidad de mantenimiento bien definida para cada nivel consumidor.

12-17 Sucesión ecológica (fig. 12-8)

Ningún ecosistema es permanente; algunos cambian bruscamente y otros persisten durante años o siglos. Sin embargo, un lugar que tenga un clima estable y que sufre un cambio importante en el ambiente físico o biológico, normalmente tendrá una secuencia, o **sucesión primaria,** de comunidades: en primer lugar una fase exploradora que comprende la formación del suelo, luego un cambio gradual y finalmente una fase relativamente estable, o **clímax.** Cuando la secuencia tiene lugar en una zona ya ocupada y en la que el suelo está formado, se denomina **sucesión secundaria.** La secuencia de comunidades que se reemplazan se denomina **serie;** cada fase serial influye en el desarrollo de la siguiente y culmina con el clímax. Un ejemplo de sucesión primaria es la sucesión lago-estanque-pantano-prado-bosque que se observa en muchas áreas ocupadas por antiguas glaciaciones, que se han ido cubriendo y rellenando gradualmente por las corrientes que llegan a ella. El lago glacial tiene pocas substancias nutritivas disueltas, por lo que tiene poco plancton y peces; el estanque, menos profundo, tiene mayor contenido en sales minerales, más plantas marginales, mejor plancton, distintos tipos de pequeños crustáceos, larvas de insectos y más peces; el pantano tiene abundante vegetación enraizada, pocos peces y muchos invertebrados acuáticos; el prado tiene hierbas y gramíneas e insectos que se alimentan de ellas, lombrices de tierra, sapos y ranas, varias aves, ratones de pradera y musarañas; finalmente, el bosque es un hábitat más seco, y con otras clases de animales, incluyendo especies que utilizan los árboles para su alimentación y cobijo.

El principio de la sucesión ecológica tiene importancia práctica para el hombre. Cualquier campo que sea arado y luego abandonado presenta una secuencia de vegetaciones sucesivas. En las tierras de pastoreo la cubierta vegetal cambiará en una sucesión que depende del tipo de estaciones y de la intensidad con que pace el ganado. En los estados del Este de los EE.UU., cuando se tala el bosque, los árboles crecen pronto de nuevo, pero la composición de especies puede ser distinta de la originaria. En el árido Oeste, cuando se elimina un bosque —por tala o por fuego— el exceso de luz que resulta, la erosión y la competición con las hierbas, arbustos y roedores tiene por consecuencia que se produzca una larga sucesión antes de que se restablezcan las condiciones originarias. Existe también la sucesión a escala geológica, con cambios importantes en las comunidades que se hallan en el clímax. Cortes cilíndricos obtenidos del fondo de un lago de Connecticut por Deevey mostraron una sucesión vertical de tipos de polen que se remontaba hasta 11 000 años (datado por el carbono radiactivo; pár. 12-29). El clima, indicado



Viento dominante
HIERBA
Chorlito
(Oxyecus vociferus)
Pato
Arena
primitiva
A
Peces
Lago
CHOPO DE VIRGINIA
Lombrices
de tierra
Arena
nueva
B
Arrendajo
ROBLE
PINO
Ardilla
arbórea
humus
Lombrices
de tierra
C
HAYA
ARCE
ROBLE
PINO
CHOPO DE VIRGINIA
humus
Topo
HIERBA
Chorlito
(Oxyecus vociferus)
Roca
Arena
originaria
Arena nueva
Lago
D

por los tipos de v
templado (de pin
ca). La transición
estanque poco p
tos de larvas de
dulce *(Tanytarsus*
de agua estancad

12-18 Ecología y

Todo cambio en
de un ambiente a
animales de difer
res, a las fuerzas
poblaciones anim
del hombre, con
mos siglos y déca
cialmente en una
nar el ambiente
inmediato. En su
de la tierra»; el
llinas de agua y
el castor y otros
muy reducidos c
el afán de obtene
petidores del hom
otros animales qu
animales de caza,
comen las planta
extensos y contin
acción más direc
eliminación de bo
la irrigación de ti
grandes áreas de
teraciones ecológi
La tala de los b
cobijo de las espe
la plantación de
y parques suminis
antes no podían
cación de pantar
donde viven las

Fig. 12-
suminis
dominan
lago pri
de los a
peces y
A medic
les: las
boles, e
(Adapta
Pa.)

por los tipos de vegetación, había variado de frío a templado (de pino y abeto a bosque de hoja caduca). La transición de aguas claras y profundas a estanque poco profundo venía indicado por restos de larvas de insectos: un mosquito de agua dulce *(Tanytarsus)* en el nivel inferior y un tipo de agua estancada *(Chironomus)* más arriba.

12-18 Ecología y conservación

Todo cambio en los caracteres físicos o biológicos de un ambiente afecta a las especies de plantas y animales de diferentes maneras. En muchos lugares, a las fuerzas naturales que actúan sobre las poblaciones animales se ha añadido la influencia del hombre, con fuerza creciente durante los últimos siglos y décadas. La civilización consiste esencialmente en una tentativa del hombre para dominar el ambiente para su provecho, generalmente inmediato. En sus primeras fases el hombre «vive de la tierra»; el bisonte, el ciervo, el alce, las gallinas de agua y las aves de caza, juntamente con el castor y otros animales de peletería han sido muy reducidos o completamente eliminados por el afán de obtener carne y pieles. Luego, los competidores del hombre, el lobo, el coyote, el puma y otros animales que se alimentan del ganado o de animales de caza, y los roedores e insectos que se comen las plantas agrícolas, han estado sujetos a extensos y continuos programas de regulación. Una acción más directa sobre el ambiente ha sido la eliminación de bosques, la desecación de pantanos, la irrigación de tierras áridas y las plantaciones de grandes áreas de cultivos agrícolas. Todas las alteraciones ecológicas han afectado a los animales. La tala de los bosques elimina el alimento y el cobijo de las especies que utilizan los árboles, pero la plantación de arbustos y árboles en los jardines y parques suministra un hábitat para animales que antes no podían ocupar aquellos sitios. La desecación de pantanos y lagos destruye los lugares donde viven las ratas almizcleras, los castores, los patos, algunos peces y otros animales, mientras que la irrigación de las tierras áridas permite a algunas especies acuáticas y habitantes de las proximidades de las zonas pantanosas reemplazar a los roedores, reptiles y otros habitantes originarios de estas localidades secas.

La agricultura, la silvicultura, la irrigación, las actividades de la sanidad pública y la protección de las especies de caza o peleteras, constituyen manipulaciones ecológicas directas o indirectas. La invención y perfeccionamiento de los tractores, los arados, las sierras mecánicas y los venenos químicos que pueden distribuirse por avión o desde el suelo para luchar contra los insectos o las malas hierbas han incrementado notablemente la capacidad del hombre para modificar su ambiente. No obstante, todos estos medios no son constructivos; la erosión acelerada por el viento y el agua después de arar el suelo, el talar los bosques más rápidamente de lo que tardan en regenerarse, la formación de residuos de insecticidas esparcidos que entran en las cadenas de alimentación, y otros efectos, son evidentes en muchos lugares. La desaparición de las populosas civilizaciones primitivas que florecieron en el Próximo Oriente y la pérdida de capacidad para sostener a una población humana en otras áreas demuestran que la intervención humana ha sido demasiado rápida y mal dirigida; en gran parte ha sido una explotación, teniendo poco en cuenta el futuro. Una civilización humana, como cualquier comunidad animal o vegetal, no puede durar mucho si su ambiente se daña más allá de un punto que le permita recuperarse. Los esfuerzos encaminados a la conservación de los recursos biológicos naturales tienden a corregir los daños de las manipulaciones ambientales anteriores.

Los ecosistemas naturales existentes en la Tierra son el resultado de más de 3000 millones de años de evolución. Su estructura y funcionamiento se ha integrado y refinado durante amplios espacios de tiempo. Sin ellos se habrían deteriorado o eli-

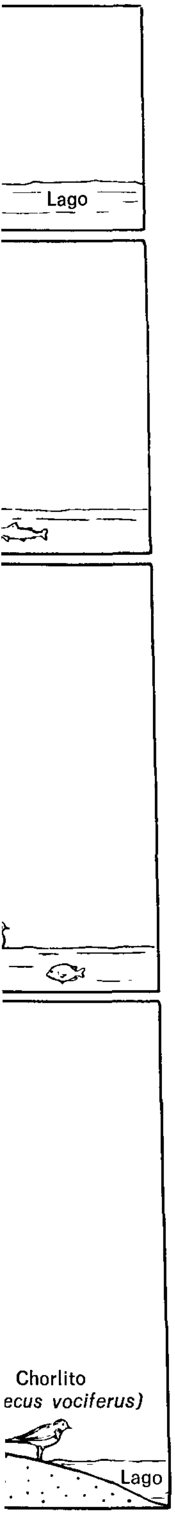


Fig. 12-8 Sucesión en la formación del suelo y en la cubierta vegetal en el borde de un gran lago, suministrando así nuevos hábitats para los animales. Las zonas arboladas se indican por sus árboles dominantes. Durante un período de varios siglos la línea de la costa se adentra en el área del lago primitivo y nuevos tipos de plantas ocupan progresivamente la nueva tierra. En el transcurso de los años las generaciones sucesivas de animales se mantienen en sus hábitats respectivos: los peces y patos en el agua y el chorlito *Oxyecus vociferus* (un ave costera) en la playa que avanza. A medida que se van desarrollando nuevos hábitats van siendo también ocupados por otros animales: las lombrices de tierra y otros invertebrados en el humus; las ardillas arborícolas en los árboles, etc. La roca de la playa originaria sirve de referencia para apreciar el avance de la playa. *(Adaptado de R. y M. Buchsbaum, Basic ecology, con autorización de Boxwood Press, Pittsburg, Pa.)*

minado los ciclos de los elementos básicos, de los nutrientes, del agua y los procesos de descomposición, que liberan los elementos para que vuelvan al sistema biótico. Proporcionan los polinizadores animales y los medios naturales que controlan las plagas (insectos, aves, etc.) esenciales para la agricultura. Sin los sistemas naturales se habría visto en peligro la estabilidad de las poblaciones animales y vegetales. La gran diversidad de especies que contienen es el resultado de una variedad de mecanismos retroactivos que regulan los tamaños de la población. El hombre ha perturbado o eliminado los ecosistemas naturales de casi todos los lugares. Está aún por ver hasta dónde podrá llegar sin provocar daños irreversibles y generales. Una ación prudente sería la de minimizar los daños más amplios y la de dar una mayor prioridad a la conservación de los ambientes naturales de todo el mundo, desde los pequeños restos urbanos hasta las grandes porciones de las principales comunidades bióticas. Todo esto requeriría la estabilización y, finalmente, la reducción de la población humana. Esta acción exige el desarrollo mundial de una ética terrestre (pár. 36-13) que considere al ser humano como un miembro del mundo natural con la obligación moral de proteger la vida silvestre y los ecosistemas naturales dondequiera que sea posible. Además de protegernos de las principales amenazas anteriores, estos esfuerzos por la conservación proporcionarían otros beneficios: 1) una fuente continua de especies silvestres útiles: desarrollo de nuevos fármacos, plantas cultivadas, control biológico de las plagas, etc. 2) un depósito de recursos genéticos para la protección y mejora de las especies cultivadas mediante la introducción de genes de sus parientes silvestres; 3) áreas de control (líneas básicas) para la apreciación, comprensión y dirección de las perturbaciones de los ecosistemas manipulados (campos cultivados, bosques, etc.); 4) un primer sistema de advertencia que indicara los efectos contaminantes que podrían poner en peligro al hombre, ya que las especies salvajes pueden actuar como los indicadores sensibles de la contaminación (DDT y el fracaso en la reproducción de las aves rapaces); 5) oportunidades para el avance de la ciencia, el conocimiento humano y la comprensión de los procesos naturales biológicos mediante su estudio, las propiedades históricas de lo que no se volverá a repetir; y 6) el disfrute estético y recreativo; nuestra necesidad psicológica por los entornos naturales y libres puede que sea mayor de lo que sabemos, ya que en tales ambientes nos desarrollamos.

DISTRIBUCIÓN

Ninguna especie animal se halla uniformemente distribuida por toda la Tierra, sino que ocupa un **área de distribución.** La extensión completa, en la tierra o en el agua, en que se presenta una especie, se denomina su **distribución geográfica,** y la clase de ambiente en que vive, su **distribución ecológica;** ambas fluctúan con el tiempo. La **distribución geológica** de una especie es su presencia en el pasado (figs. 12-9 y 12-15). El estudio de la distribución de los animales y de los factores que sobre ella influyen es el objeto de la **zoogeografía.** Todos los animales, grandes o pequeños, que viven en un área determinada, reciben la denominación colectiva de **fauna** (el término equivalente para las plantas es *flora;* las plantas y animales que viven juntos constituyen la *biota*).

El castor, por ejemplo, tiene una distribución geográfica que abarca gran parte de América del Norte y Europa; su distribución ecológica comprende los lagos y los ríos de agua dulce bordeados por álamos blancos, chopos o sauces que puede cortar para emplearlos como alimento o para construir diques; y su distribución geológica comprende, además de la época geológica actual, también el Pleistoceno y el Plioceno, períodos en que tuvo una distribución geográfica más amplia. Algunos animales son de distribución muy amplia: la foca vive en la mayoría de costas del globo, y la ballena

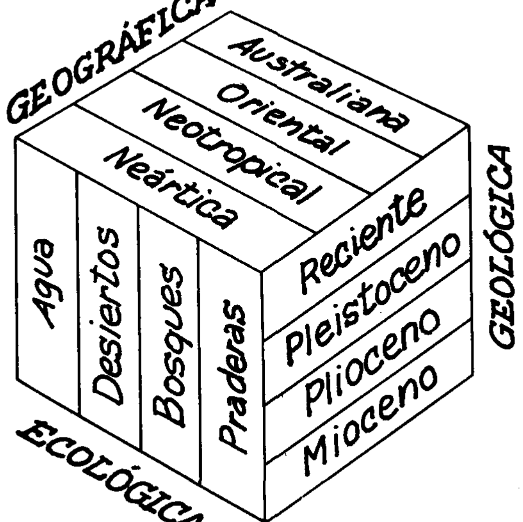


Fig. 12-9 Relaciones entre los tres tipos de distribución animal: geográfica, ecológica y geológica.

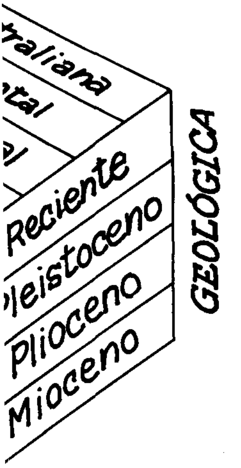
---

antes se present
entre los 56° N
distribución loca
se hallan en m
unas pocas hect
las aguas dulces
pero el pato Lay
ta isla del Pacífi

12-19 Factores

Puesto que toda
cia en número n
tro de su área
presión de pobl
duos tienden a
su área de distri
la competencia,
la escasez de al
po y la dismin
tienden a reduci
tribución. Por co
los animales, de
más dinámica q
sujeta a cambio.
de las que depe
parte de las pl
suelo, no pueden
como individuos
persión de las s
Los factores e
se denominan **ba**
lógicamente ina
tión Entre éstas
la tierra para lo
ra la mayor par
rreras climáticas
tacional o extre
la nieve, la hum
cantidad de luz
como la ausenci
sencia de compe
medades. Mucha
tadas a unas esp
mentación, cobij
cual su distribuc
que condicionar
Cada especie
límite de **tolerar**
factor de su am
presente en el su
queña, mientras

halla uniformemente
, sino que ocupa un
ısión completa, en la
e presenta una espe-
ción **geográfica,** y la
vive, su **distribución**
n el tiempo. La **dis-**
pecie es su presencia
15). El estudio de la
y de los factores que
o de la **zoogeografía.**
o pequeños, que vi-
reciben la denomina-
término equivalente
s plantas y animales
la *biota*).
ene una distribución
parte de América del
ıción ecológica com-
e agua dulce bordea-
os o sauces que puede
alimento o para cons-
n geológica compren-
ógica actual, también
períodos en que tuvo
más amplia. Algunos
muy amplia: la foca
del globo, y la ballena



**'es tipos de distribución
·ológica.**

antes se presentaba en la mayoría de los océanos entre los 56° N y los 50° S. Otras especies son de distribución local, como algunos insectos que sólo se hallan en manchones de plantas que cubren unas pocas hectáreas. El pato silvestre habita en las aguas dulces de gran parte del hemisferio norte, pero el pato Laysan se encuentra sólo en una remota isla del Pacífico, de sólo 5 km^2.

12-19 Factores que regulan la distribución

Puesto que todas las especies producen descendencia en número mayor del que puede subsistir dentro de su área de distribución normal, existe una presión de población debido a la cual los individuos tienden a extenderse fuera de los límites de su área de distribución. Otros factores, tales como la competencia, los enemigos, las enfermedades, la escasez de alimento, las inclemencias del tiempo y la disminución de los cobijos disponibles, tienden a reducir la población y sus límites de distribución. Por consiguiente, la distribución de todos los animales, desde los protozoos al hombre, es más dinámica que estática y está continuamente sujeta a cambio. Esto es también así en las plantas, de las que dependen muchos animales. La mayor parte de las plantas, que están enraizadas en el suelo, no pueden extender su área de distribución como individuos, sino únicamente mediante la dispersión de las semillas.

Los factores externos que limitan la distribución se denominan **barreras.** Una barrera es un área ecológicamente inadecuada para la especie en cuestión Entre éstas se hallan: 1) **barreras físicas,** como la tierra para los animales acuáticos y el agua para la mayor parte de las formas terrestres; 2) **barreras climáticas,** como la temperatura (media, estacional o extrema), la humedad (como la lluvia, la nieve, la humedad del aire o la del suelo) y la cantidad de luz solar; y 3) las **barreras biológicas,** como la ausencia de alimento apropiado o la presencia de competidores eficaces, enemigos o enfermedades. Muchas especies de insectos están limitadas a unas especies dadas de plantas para su alimentación, cobijo o lugar de reproducción, por lo cual su distribución viene regulada por los factores que condicionan la existencia de dichas plantas.

Cada especie de planta o de animal tiene un límite de **tolerancia** —máximo o mínimo— a cada factor de su ambiente. La tolerancia a un veneno presente en el suelo o en el alimento puede ser pequeña, mientras que es grande para las diferentes longitudes de onda de la luz. Los cambios en un factor más allá de los límites de tolerancia, tienen por consecuencia la migración o la muerte, o la supervivencia sólo de los individuos mejor adaptados (más tolerantes) a las condiciones alteradas. La distribución de una especie está limitada por la suma total de influencias externas, muchas de las cuales son interdependientes. No obstante, la distribución y el nivel de equilibrio de una población están sujetos en último término a la **ley del mínimo** (originariamente formulada por Liebig, 1840). Están limitados por el factor esencial que se presenta en cantidad menor o por alguna fase o condición crítica para la cual la especie tiene poca amplitud de adaptación. Las ostras, por ejemplo pueden vivir en aguas de distinta salinidad, pero solamente se reproducen si la temperatura pasa de un cierto mínimo.

La ley del mínimo sólo es aplicable en un estado de equilibrio, cuando las entradas y salidas de energía están equilibradas y cuando no hay alternativas posibles para un factor crítico. En tales condiciones, la insuficiencia de un solo factor puede provocar la disminución de una población. Por otra parte, en una población fluctuante, muchos factores pueden sucederse rápidamente como limitantes, y la hipótesis de un solo factor resulta inaceptable. Argumentos semejantes se aplican a los niveles máximos de tolerancia (al calor, la luz, etcétera).

Las densidades de población son mayores en las áreas periféricas, en las que están más próximos los límites de tolerancia para uno o más factores. Por tanto, las áreas de distribución de las especies no se detienen bruscamente en un punto, sino que más bien van disminuyendo a partir de un área central densa.

12-20 Métodos de distribución

Los animales de vida libre que tienen cierto tamaño se distribuyen por su propio esfuerzo. Las aves, los peces y otros animales migradores se establecen rápidamente en cualquier situación nueva, apropiada. Una especie que sólo pueda dispersarse 4 km en un año o generación, podría extenderse 300 km en un siglo, o a través de todo el continente de América del Norte en 1500 años, si las condiciones fuesen favorables. Los pequeños animales acuáticos y larvas, así como ocasionalmente también formas de mayor tamaño, son transportados pasivamente por las corrientes de agua. Muchos pequeños insectos flotan en el aire, en su mayor parte no más de un centenar de metros por encima del suelo, aunque algunos llegan a mayores alturas, y de esta manera son depositados en lugares nuevos. Ramas de árboles y trozos de tierra y detritos que contienen animales pueden ser arrastrados por los grandes ríos, y, algunas veces, pueden verse incluso en alta mar; las islas oceánicas pueden haber sido pobladas en parte por este procedimiento. Los huracanes transportan a veces pequeños animales vivos; algunas lluvias de materia orgánica ocurridas en los Estados Unidos han incluido lombrices de tierra y pequeños peces; en Carolina del Sur, después de una intensa lluvia local, se hallaron numerosos peces pequeños en un campo de maíz que antes de la lluvia estaba seco. Los parásitos y los comensales son transportados por sus huéspedes a localidades nuevas.

Una especie no se halla necesariamente en todos los lugares apropiados para ella, sino solamente en aquellos que le son accesibles, y ello depende de su historia o de la de sus antepasados. La actual distribución de los animales es el resultado conjunto de las barreras y de las condiciones ambientales existentes en el pasado. Los continentes han estado separados probablemente desde el Cretácico o desde principios del período Terciario, y han experimentado muchas alteraciones locales por elevación y erosión de las cadenas de montañas, cambios en la presencia de lagos y corrientes de agua, y desecación o inundación de las tierras bajas. Algunos continentes han estado conectados durante ciertos períodos mediante **puentes terrestres,** y en otros períodos de su historia han estado separados por mares. En algunos períodos el clima cálido se extendió hasta las regiones polares, mientras que los glaciares cubrieron varias veces gran parte del hemisferio norte en el Pleistoceno, época que precedió a la presente. Todos estos cambios han alterado la distribución de las plantas y de los animales. Las áreas de tierra o de mar más antiguas fueron eliminadas o reducidas, convirtiéndose en habitables otras nuevas. Los seres vivos se han visto obligados a desplazarse, muchas especies han sido exterminadas, y han surgido especies o grupos nuevos para aprovechar las nuevas áreas y ambientes.

Muchos animales de América del Norte están más estrechamente relacionados con las especies del este de Asia que con las de América del Sur. De ello deducimos que el estrecho de Bering, de una profundidad máxima de 90 m, entre Alaska y Siberia, fue un puente de tierra para los organismos terrestres en el pasado geológico reciente (existen restos fósiles de *Metasequoia* en la península de Alaska). El istmo de Panamá es otro puente que en el pasado se ha interrumpido varias veces, separando así a las Américas durante períodos considerables. Las especies terrestres también necesitan «puentes ecológicos» con ambiente apropiado, que puedan atravesar en su emigración. El bisonte no pudo pasar de América de Norte a la del Sur porque no existían praderas en el área que separa estas dos masas continentales.

Distribución geográfica

12-21 Regiones zoogeográficas

Alfred Russel Wallace (1823-1913) reconoció por primera vez que las varias regiones principales de la Tierra tienen faunas distintas, compuestas de grupos taxonómicos que difieren de los de las regiones adyacentes. El dio nombre a los más grandes de estos reinos zoogeográficos, definió sus límites geográficos y enumeró los animales terrestres característicos de cada uno.

Las regiones son las siguientes:

1 **Australia.** Australia, Nueva Guinea, Tasmania, Nueva Zelanda e islas oceánicas del Pacífico. Todos los monotremas, la mayor parte de los marsupiales (sin mamíferos placentarios, excepto murciélagos y roedores), emús, casuarios, pájaros lira, aves del paraíso, la mayor parte de las cacatúas y la barramunda. Nueva Zelanda tiene la tuatara y el kiwi.

2 **Oriental.** Asia al sur del Himalaya: India, Ceilán, la península de Malaca, Sumatra, Borneo, Java, Célebes y las Filipinas. Tarseros, macacos, gibones, orangután, el elefante indio, el rinoceronte, el gallo salvaje y el pavo real.

3 **Etiópica.** África, incluyendo el desierto del Sahara, Madagascar y las islas adyacentes. Gorila, chimpancé, elefante africano, rinoceronte, león, hipopótamo, cebra, jirafa muchos antílopes cornudos, avestruz y gallinas de Guinea. Muchos lemures en Madagascar.

4 **Neotropical.** América meridional y central, tierras bajas de México y las Antillas. Llama, alpaca, pécaris, perezosos, armadillos, oso hormiguero, conejillos de Indias, vampiros, ñandús, tucanes, guacos, y la mayor parte de los pájaros mosca.

---

5 **Neártica.** Amé
tas mexicanas
landia. Cabra
bú y rata aln
6 **Paleártica.** E
nistán, Persia
corzo y gamo

Los límites de
la historia pasad
de los cambios e
mitieron o impi
La región aust
más tiempo, y,
plantas únicos.
notremas poned
piales; estos úl
variedad de fo
ros saltadores
les cavadores (
de que la gran
rante largo tie
naron numeros
graron a otras
voladoras se ha
ridionales: el e
el avestruz en
pical. Una **dist**
rre también en
Central y del S
los trópicos d
otros. Las regi
nos separadas
mún, por lo q
gión holártica.
ante, el bisont
ría de los osc
águila real, la
o ninguna las
en una sola re
parte de dos.
te de China,
hasta los Esta
tes de cascabel
pueden distin
una de ellas t
distinta.

12-22 Faunas

Las **islas conti**
fundas junto

ɔn la península de
es otro puente que
lo varias veces, se-
rante períodos con-
tres también nece-
ambiente apropia-
emigración. El bi-
ica de Norte a la
eras en el área que
ıtales.

ución geográfica

s

913) reconoció por
ones principales de
as, compuestas de
n de los de las re-
re a los más gran-
cos, definió sus lí-
os *animales* terres-
.

es:

Guinea, Tasmania,
nicas del Pacífico.
ıayor parte de los
placentarios, excep-
mús, casuarios, pá-
mayor parte de las
ueva Zelanda tiene

nalaya: India, Cei-
Sumatra, Borneo,
Tarseros, macacos,
e indio, el rinoce-
vo real.
el desierto del Sa-
adyacentes. Gorila,
rinoceronte, león,
chos antílopes cor-
Guinea. Muchos

nal y central, tie-
ntillas. Llama, al-
adillos, oso hormi-
vampiros, ñandús,
arte de los pájaros

5 **Neártica.** América del Norte, desde las tierras altas mexicanas hasta las islas del Ártico y Groenlandia. Cabra montés americana, berrendo, caribú y rata almizclera.
6 **Paleártica.** Eurasia al sur del Himalaya, Afganistán, Persia al norte del Sahara. Erizo, jabalí, corzo y gamo.

Los límites de cada región y de su fauna reflejan la historia pasada de los grupos animales, así como de los cambios en la superficie de la Tierra que permitieron o impidieron las migraciones de animales. La región australiana ha estado aislada durante más tiempo, y, por ello, tiene muchos animales y plantas únicos. Sus mamíferos comprenden los monotremas ponedores de huevos y numerosos marsupiales; estos últimos han «irradiado» en una gran variedad de formas, desde los gigantescos canguros saltadores hasta los pequeños topos marsupiales cavadores (cap. 34). Existen numerosas pruebas de que la gran masa terrestre asiática constituyó durante largo tiempo un centro en el cual se originaron numerosas especies animales que luego emigraron a otras regiones. Así, las grandes aves no voladoras se hallan actualmente en las regiones meridionales: el emú y el casuario en la australiana, el avestruz en la etiópica y el ñandú en la neotropical. Una **distribución discontinua** semejante ocurre también en los tapires de Malasia y América Central y del Sur, los anfibios ápodos (cecilias) de los trópicos del Antiguo y del Nuevo Mundo, y otros. Las regiones paleártica y neártica están menos separadas y sus faunas tienen mucho en común, por lo que a menudo se las reúne en una **región holártica.** Esta se caracteriza por el alce, el ante, el bisonte, el castor, las marmotas, la mayoría de los osos y los corderos, el ánade real, el águila real, las truchas y los salmones. Son pocas o ninguna las especies o grupos que se distribuyen en una sola región, sino que algunas se hallan en parte de dos. El tigre se halla desde la India el norte de China, la zarigüeya desde América del Sur hasta los Estados Unidos, y el puma y las serpientes de cascabel en ambas Américas. En cada región pueden distinguirse varias subdivisiones, y cada una de ellas tiene una fauna que es más o menos distinta.

12-22 Faunas insulares

Las **islas continentales** se hallan en aguas poco profundas junto a los continentes, de los cuales se separaron probablemente en un pasado zoológico reciente debido a cambios en los niveles del mar. La fauna de estas islas se parece a menudo a la del continente próximo, con especies idénticas o subespecies estrechamente relacionadas. A menudo comprende varios pequeños mamíferos, reptiles y anfibios que probablemente residían en el área en la época de separación del continente, puesto que no pueden viajar por el agua salada.

Las **islas oceánicas** se originan por actividad volcánica en las grandes profundidades del mar. Las islas oceánicas «altas» muestran rocas erosionadas muy por encima del nivel del mar. Su fauna carece de anfibios y pequeños mamíferos, excepto murciélagos y algunos roedores, estos últimos transportados posiblemente por los botes de los indígenas. Los peces, aves y mamíferos de amplia distribución visitan sus costas. Las aves terrestres y los insectos son peculiares y comprenden a menudo formas sin alas, que tienen menor probabilidad de ser arrastradas por las tormentas. La dispersión a larga distancia es el único medio por el que puede establecerse esta biota, lo que explica por qué la fauna es limitada y por qué ciertas especies que se encuentran en tierra firme faltan casi invariablemente. La biota resulta de un equilibrio entre la extinción y la inmigración. Las islas de los Galápagos, situadas bajo la línea del ecuador, a cierta distancia de la costa del Ecuador, poseen murciélagos y algunas aves terrestres, reptiles y otros organismos relacionados con los del continente próximo. Las principales aves terrestres (familia de las GEOSPÍZIDAS; fig. 13-21) comprenden unas cuarenta formas locales, en su mayor parte parecidas a los pinzones, pero algunas parecidas a los fringílidos y una especie que se comporta como un pico carpintero. Las diferentes islas tienen un total de 15 especies de tortugas terrestres gigantes, de las cuales sólo se hallan especies afines en ciertas islas del Océano Indico. Las islas Hawai también oceánicas, poseen un tipo de murciélago nativo. La familia de aves DREPÁNIDAS ha «irradiado» en varias formas que se asemejan a los pinzones, a los fringílidos, aves trepadoras y otros tipos ecológicos. Nueva Zelanda es un continente con las características de una isla oceánica. No poseía mamíferos nativos, pero tenía aves sin alas, los moas, actualmente extinguidos, y los kiwis, todavía vivientes. Su reptil más característico, la tuatara *(Sphenodon)*, es la única especie viviente de un orden extinguido (pár. 32-18), y su única rana *(Liopelma)* también pertenece a un grupo antiguo. En las islas oceánicas «bajas» la roca volcánica original se ha desmoronado debido a la erosión o se ha hundido bajo la superficie del mar, y los arrecifes coralinos se elevan sólo a unos 6 m sobre el nivel del mar y tienen una biota muy restringida. La única agua dulce existente es la procedente de las lluvias tropicales. Los cocoteros son los árboles dominantes y la vegetación baja son arbustos, cárices, etc. Los únicos mamíferos son ratas, y la mayor parte de las aves son inmigrantes. Además de los miles de atolones que se hallan en el océano Pacífico y en el océano Indico, hay muchos guyots bajo el mar. Algunos de ellos son las cumbres de altas montañas submarinas que antiguamente emergían por encima de la superficie marina y que probablemente sostenían una biota semejante a la existente en las islas «altas». La mayoría de los atolones y de los guyots están dispuestos en círculos; seguramente sirvieron de pasaderas para la dispersión de animales y vegetales.

Se pueden hacer unas cuantas generalizaciones en torno a la biogeografía de las islas. 1) Las islas grandes tienden a mantener más especies que las pequeñas. 2) Las islas mantienen menos especies (especialmente en los niveles tróficos superiores) que las áreas continentales con un hábitat comparable y un tamaño igual. 3) En los ambientes estables, el equilibrio tiende a alcanzarse por el aumento numérico de las especies y el ritmo de extinción; la densidad de las especies alcanza el equilibrio. 4) Aunque las islas tienen menos especies que las áreas continentales comparables, parece que, en general, mantienen casi todas las especies que pueden.

Las islas tienen un gran interés para los ecólogos y los biólogos de la evolución debido a su aislamiento y a su biota menos complejo y circunscrito, lo cual facilita su estudio. También tienen interés las «islas terrestres», con un hábitat aislado, como las dunas de arena, las cumbres de las montañas o los manantiales de los desiertos.

12-23 Animales introducidos

El hombre ha trasladado muchas clases de animales a regiones de las cuales no son nativos, en algunos casos deliberadamente y en otros por accidente. Muchos de estos **extranjeros** desaparecen pronto y algunos permanecen en escaso número, pero otros se distribuyen ampliamente y abundan. El resultado depende, en cada caso, de lo apropiado que es el nuevo ambiente, de la competencia con las especies nativas y del grado en que el extranjero es afectado por los depredadores y las enfermedades de su nueva patria. Las pulgas, los piojos, las tenias y otros parásitos del hombre y de los animales domésticos, se han extendido accidentalmente con sus huéspedes a nuevos países; entonces algunos han pasado a huéspedes nativos, como la tenia del cordero al ciervo americano. La piral del maíz europea, el escarabajo japonés, el gorgojo del algodón, la polilla de las manzanas, la hormiga argentina y el nematodo de las raíces son notables plagas extranjeras actualmente importantes en los cultivos de los Estados Unidos. Las ratas y ratones domésticos, la mosca doméstica y la chinches de cama son también extranjeros que constituyen molestias comunes en este país. Se han hecho tentativas para restringir la difusión de muchas de estas plagas mediante leyes de cuarentena.

Algunas introducciones deliberadas pero perjudiciales son la del conejo europeo en Australia y Nueva Zelanda, donde compite con los corderos para los pastos; la mangosta india introducida en Jamaica y Hawai para luchar contra las ratas, pero que en lugar de ello destruyó las aves nativas; el gorrión llevado a los Estados Unidos para luchar contra la lagarta y la mariposa blanca de cola parda, pero que simplemente se ha convertido en una molestia.

La expansión de una plaga puede ser rápida. El estornino pinto *(Sturnus vulgaris)* fue introducido en Nueva York el 1890. En 1935 ya estaba extendido por la mitad de los Estados Unidos y en 1955 llegaba hasta el Océano Pacífico, distribuyéndose por el norte hasta el centro del Canadá y sudeste de Alaska y por el sur hasta el norte de México. En 65 años y sólo en los Estados Unidos, su población creció desde menos de 200 hasta unos 100 millones de aves.

Algunas introducciones realizadas por el hombres han sido útiles, como la de las mariquitas importadas para la lucha biológica contra varias cochinillas perjudiciales para los frutales, el faisán introducido en algunos Estados como un ave de caza más, la trucha trasplantada a varias aguas, y la lubina listada, la alosa y otros peces introducidos en las aguas poco profundas de la costa del Pacífico para suplementar a los pocos peces comestibles allí existentes.

En general, la práctica de trasplantar animales y plantas extranjeros ha beneficiado al hombre. Casi todos los animales domésticos existentes en los Estados Unidos (el pavo es una excepción) han sido importados de otros lugares, así como la mayoría de las plantas cultivables. No obstante, la

---

práctica es pel
dades son a
país de origen.
país nativo pu
se trasplantan;
europeo, una v
virtieron en sa
reas. Los cact
diante la intr
que impiden s
rica, su país d
introduciendo
introducción d
peligrosa y ha

La parte de la
vivientes se co
lativamente de
des y pequeño
animales (fig.
de ambientes
el agua dulce
clan (fig. 12-1
de oxígeno po

Oceá
Iluminada
Oscuridad

Fig
gic
en

depredadores y las
ria. Las pulgas, los
sitos del hombre y
han extendido ac-
es a nuevos países;
huéspedes nativos,
ciervo americano.
escarabajo japonés,
la de las manzanas,
atodo de las raíces
actualmente impor-
Estados Unidos. Las
mosca doméstica y
ién extranjeros que
en este país. Se han
la difusión de mu-
leyes de cuarentena.
beradas pero perju-
opeo en *Australia* y
e con los corderos
ndia introducida en
ontra las ratas, pero
las aves nativas; el
Unidos para luchar
blanca de cola par-
a convertido en una

puede ser rápida. El
ris) fue introducido
35 ya estaba exten-
s Unidos y en 1955
ico, distribuyéndose
l Canadá y sudeste
l norte de México.
dos Unidos, su po-
200 hasta unos 100

zadas por el hom-
e las *mariquitas im-*
a contra varias co-
frutales, el faisán
s como un ave de
a a varias aguas, y
os peces introduci-
las de la costa del
s pocos peces co-

rasplantar animales
ficiado al hombre.
ticos existentes en
una excepción) han
s, así como la ma-
s. No obstante, la

---

práctica es peligrosa. Los parásitos y las enfermedades son a menudo más peligrosos fuera de su país de origen. Plantas y animales inocuos en su país nativo pueden convertirse en plagas cuando se trasplantan; los cactos americanos y el conejo europeo, una vez introducidos en Australia se convirtieron en salvajes, cubriendo millones de hectáreas. Los cactos fueron detenidos finalmente mediante la introducción de los insectos enemigos que impiden su extensión en los desiertos de América, su país de origen, y el conejo se ha reducido introduciendo una enfermedad, la mixomatosis. La introducción de especies salvajes es todavía más peligrosa y ha causado más perjuicio que beneficio.

Distribución ecológica

La parte de la Tierra que contiene los organismos vivientes se conoce por **biosfera.** En esta capa, relativamente delgada, existen muchos lugares, grandes y pequeños, apropiados para las plantas y los animales (fig. 12-10). Las divisiones principales de ambientes más evidentes son el agua salada, el agua dulce y la tierra, pero incluso éstas se mezclan (fig. 12-10). El agua contiene 7 cm^3 o menos de oxígeno por litro, su temperatura cambia lentamente, y, para los animales, la posibilidad de desecación sólo existe en aguas temporales. La facilidad de transporte en el agua permite que algunos animales marinos activos alcancen un tamaño enorme. En tierra el oxígeno abunda (210 cm^3 por litro de aire), la temperatura puede variar mucho y bruscamente, y el alimento vegetal suele abundar. Frecuentemente existe carencia de humedad, por lo que los animales terrestres deben adaptar sus hábitos de forma que puedan evitar la desecación o deben disponer de una cubierta del cuerpo resistente a la sequía.

12-24 Agua salada

Los océanos, mares y golfos cubren aproximadamente un 71 por ciento de la Tierra, proporcionando hábitats extensos y estables. Sus características físicas son: 1) Temperaturas desde 32° C en los trópicos hasta −2,2° C en algunas regiones polares, pero raramente con una oscilación anual superior a 5° C en un mismo lugar; 2) los gases disueltos varían con la temperatura y la profundidad; 3) el contenido en sales es de una media de 3,5 por ciento (NaCl, 2,35; $MgCl_2$, 0,5; Na_2SO_4, 0,4; $CaCl_2$, 0,11; KCl, 0,07 $NaHCO_3$, 0,02; y otras); 4) la profundidad media de los océanos es de unos 3800 metros, pero llega casi a los 11 500

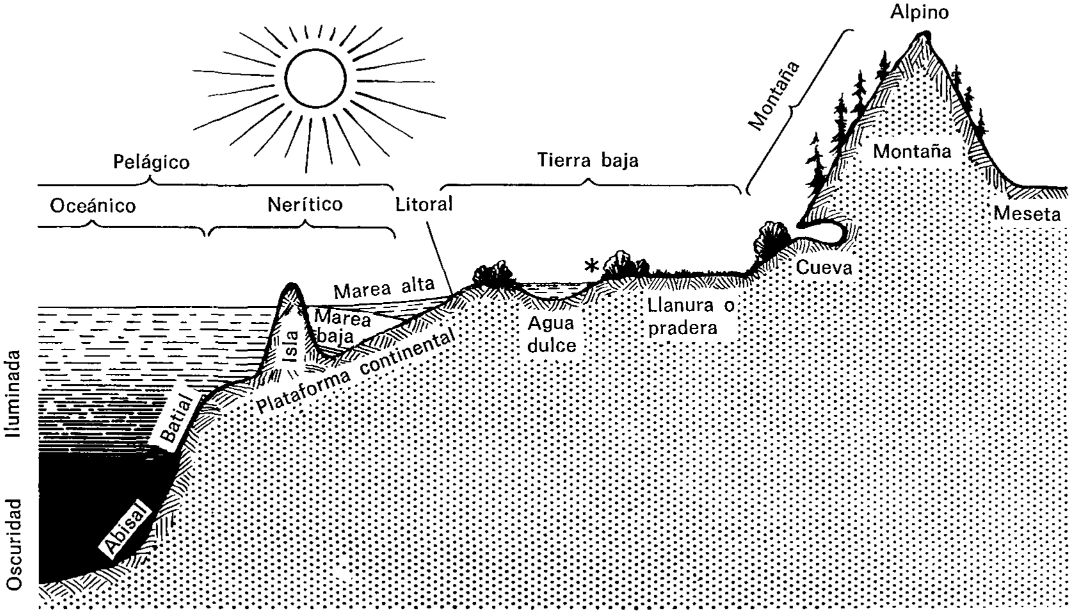


Fig. 12-10 Sección ideal del borde de un continente, con indicación de algunos ambientes ecológicos comunes de que disponen los animales; la región marcada con un asterisco está ampliada en la figura 12-11.

metros en su máxima profundidad; 5) la presión aumenta aproximadamente en una atmósfera por cada 10 metros de profundidad, de manera que los animales que viven a grandes profundidades están sometidos a enormes presiones, aunque éstas son uniformes en todo su cuerpo, y 6) la luz penetra hasta una profundidad de unos 180 metros, llegando algunas trazas hasta los 1200 metros, con oscuridad completa por debajo de esta cifra.

Los animales marinos comprenden representantes de todos los tipos y de todas las clases, excepto los ciempiés, milpiés, ONICÓFOROS y anfibios. Los ctenóforos, braquiópodos, quetognatos, equinodermos y cordados inferiores son exclusivamente marinos. Las especies y los individuos son más abundantes cerca de la superficie y decrecen con la profundidad, pero algunos se hallan hasta las mayores profundidades.

Los hábitats marinos se clasifican, ecológicamente, como sigue:

1 **Pelágico.** Mares abiertos de los océanos; subdividido en unidades más pequeñas, tanto horizontal como verticalmente.

  a **Nerítico.** Mar abierto por encima de las plataformas continentales.
  b **Oceánico.** Resto del mar abierto por encima de las fosas oceánicas; dividido verticalmente en las zonas siguientes:

    1 **Epipelágica.** Capa superior del océano; bien iluminada y poblada con numerosas plantas y animales; la única área donde existe producción de plantas y llamada a veces zona fótica, en contraste con las zonas negras, o afóticas, que hay por debajo; profundidad hasta 200 m.
    2 **Mesopelágica.** Primera zona afótica; profundidad desde los 200 a los 700 m; limita por debajo con la isoterma de 10° C en los trópicos; el número de animales es moderado y no hay plantas; los animales son negros o rojos; son comunes los órganos luminiscentes.
    3 **Batipelágica.** Profundidad de 700 a 4000 m; limitada por debajo por la isoterma de 4° C; pocos animales; pocos órganos luminiscentes; ojos pequeños.
    4 **Pelágica abisal.** Profundidad de unos 4000 a 6000 m; pocos animales y de color pálido; ojos pequeños o ausentes.
    5 **Pelágica hadal.** Profundidad de 6000 a 10 000 m; es el área de las fosas oceánicas; la fauna es a menudo endémica de una fosa.

2 **Béntico.** El fondo; subdividido como sigue:

  a **Litoral (entre las líneas límite de las mareas).** Desde la línea de la marea más alta hasta la de la marea más baja; la vida animal y vegetal es abundante.
  b **Sublitoral.** Desde el límite de la marea baja hasta el borde de la plataforma continental; vida animal abundante; lechos de quelpo; es la zona principal para la pesca.
  c **Batial.** El talud continental; está por debajo de la zona oceánica batipelágica.
  d **Abisal.** Fondo de la profundidad media del océano y por debajo de ella hasta el nivel superior de las fosas.
  e **Hadal.** Fondo de las fosas oceánicas.

Los animales marinos se distinguen, ecológicamente, como sigue:

1 **Plancton.** Organismos que flotan y son movidos pasivamente por los vientos, el oleaje o las corrientes; en su mayor parte son de tamaño pequeño o microscópico, con superficie grande en relación con su volumen, a menudo con partes del cuerpo alargadas y provistos de cilios; entre ellos figuran muchos protozoos y crustáceos, algunos moluscos, unos pocos gusanos y gran cantidad de larvas (esponjas a tunicados) y plantas microscópicas (diatomeas, dinoflagelados).
2 **Necton.** Animales que nadan libremente por su propio esfuerzo; entre ellos figuran calamares, peces, serpientes marinas y tortugas, aves marinas, focas, ballenas, etc. Los animales del plancton y el necton de alta mar se denominan **pelágicos.**
3 **Bentos.** Animales que se arrastran sobre el substrato del fondo, viven fijos en él o minan en él.

12-25 Agua dulce

A diferencia del agua de mar, las aguas dulces están diseminadas, tienen menor volumen y profundidad y son más variables en cuanto a temperatura, contenido en gases y sales, penetración de la luz, turbidez, movimiento y desarrollo de las plantas. Las aguas «puras» sólo contienen trazas de sales, pero algunas aguas alcalinas o salinas las poseen en gran cantidad. Los carbonatos (especial-

---

mente el $CaCO_3$)
otras sales. Algur
men casi constant
a menudo fluctúa
zar un volumen
pleto en una sola
Entre los anim
chos protozoos, a
zoos, muchos gus
sos bivalvos, cru
y adultos y vert
feros. Muchos i
otras fases «de r
o la congelación
por el viento o a
aves acuáticas.
tes, puesto que é
los ríos al mar
hallarse un camb
sentes.
Los principale

1 **Aguas corrient**
tañas, los arr
arroyos lentos

Pato
Cangrejo
Almeja

Fig. 1
genera
sión d

as fosas oceánicas;
émica de una fosa.

lo como sigue:

ite de las mareas).
más alta hasta la
ida animal y vege-

de la marea baja
orma continental;
hos de quelpo; es
esca.
; está por debajo
lágica.
ndidad media del
lla hasta el nivel

ceánicas.

tinguen, ecológica-

tan y son movidos
el oleaje o las co-
ion de tamaño pe-
iperficie grande en
nenudo con partes
os de cilios; entre
is y crustáceos, al-
usanos y gran can-
nicados) y plantas
oflagelados).
libremente por su
figuran calamares,
rtugas, aves mari-
nimales del planc-
e denominan **pelá-**

tran sobre el subs-
él o minan en él.

s aguas dulces es-
olumen y profun-
anto a temperatu-
penetración de la
rrollo de las plan-
ntienen trazas de
s o salinas las po-
bonatos (especial-

mente el $CaCO_3$) suelen ser más comunes que las otras sales. Algunas aguas dulces tienen un volumen casi constante, pero las de las regiones áridas a menudo fluctúan desde inundaciones hasta alcanzar un volumen muy pequeño o secarse por completo en una sola estación.

Entre los animales de agua dulce se hallan muchos protozoos, algunas esponjas, cnidarios y briozoos, muchos gusanos, rotíferos y caracoles, diversos bivalvos, crustáceos, insectos en fase larvaria y adultos y vertebrados desde peces hasta mamíferos. Muchos invertebrados producen huevos u otras fases «de reposo» que resisten la desecación o la congelación y que pueden ser transportados por el viento o accidentalmente en las patas de las aves acuáticas. Raramente poseen larvas flotantes, puesto que éstas podrían ser transportadas por los ríos al mar y perderse. En todas partes suele hallarse un cambio estacional de las especies presentes.

Los principales hábitats de agua dulce son:

1 **Aguas corrientes.** Las corrientes frías de las montañas, los arroyos alimentados por fuentes, los arroyos lentos y los ríos de todos los tamaños contienen animales móviles que se clasifican según la intensidad del movimiento del agua, la temperatura, el contenido en oxígeno y el carácter del fondo. Así, las truchas viven en aguas frías y bien oxigenadas, mientras que las carpas medran en aguas calientes e incluso sucias. Los habitantes de las aguas rápidas son a menudo aplanados o disponen de medios para adherirse al fondo.

2 **Aguas estancadas.** Estas forman los lagos, los pantanos, las ciénagas y las turberas (fig. 12-11), permanentes o temporales, y se hallan en todas las regiones, desde las áreas polares y alpinas hasta los trópicos. Los lagos de los climas fríos pueden helarse durante gran parte del invierno, y los de las regiones templadas durante períodos más cortos, pero los lagos de las regiones cálidas siempre están abiertos. Los lagos grandes suministran un ambiente más estable que las aguas corrientes; poseen zona litoral, bentónica y pelágica, así como una fauna planctónica. El agua de los grandes lagos de las zonas templadas experimenta una circulación debido a diferencias de temperatura y a la acción del viento. En primavera y otoño ésta afecta a todas las pro-

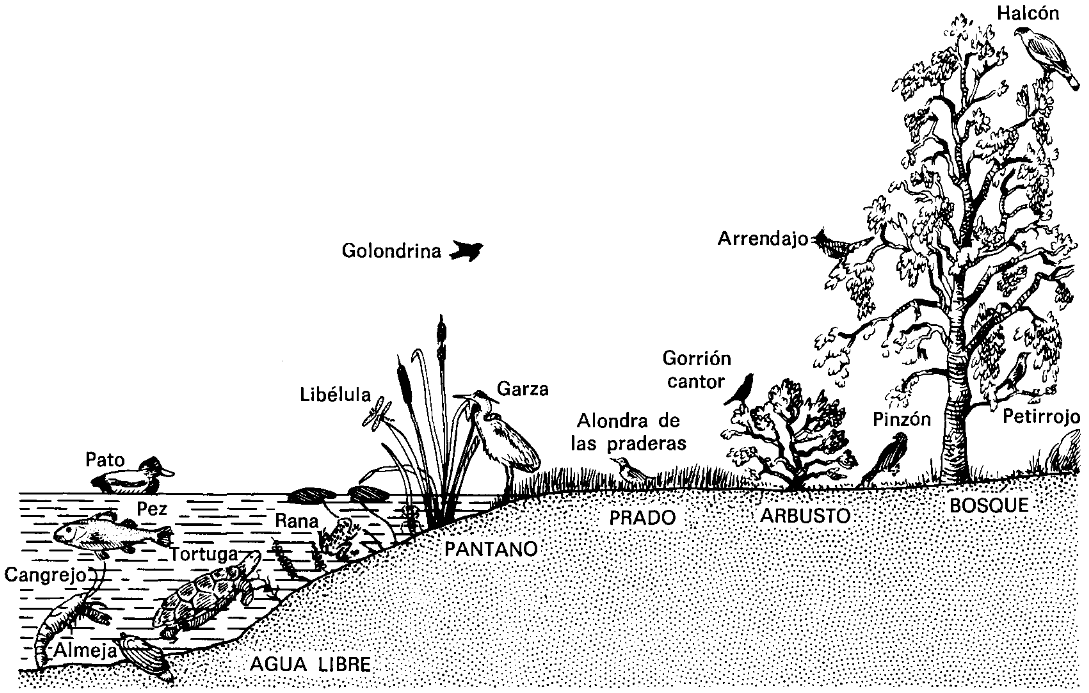


Fig. 12-11 Distribución ecológica de algunos animales comunes de agua dulce y terrestres. En general cada uno se mantiene dentro de una asociación de plantas particular o de otra subdivisión del ambiente.

fundidades; pero en verano solamente circula la porción superior, por encima de un plano definido o **termoclina,** que lo separa de la región fría, pobre en oxígeno y estancada que existe debajo, donde viven pocos animales.

12-26 Tierra firme

En los continentes e islas la interacción de numerosos factores físicos, climáticos y biológicos da lugar a una amplia variedad de condiciones ecológicas.

Las diferencias en tierra consisten en : 1) la **naturaleza química** y la **textura física** del suelo, arena y rocas superficiales; 2) la **topografía,** que puede ser llanura, terreno ondulado, colinas, valles y montañas, y 3) la **altitud,** que varía desde las cubetas situadas por debajo del nivel del mar (Valle de la Muerte) hasta picos que sobrepasan los 8000 metros (monte Everest). Algunas variantes climáticas son: 1) la **temperatura del aire** en diferentes lugares oscila desde debajo del punto de congelación (en que también se hiela el suelo) hasta 60° C en algunos desiertos; en muchas localidades la temperatura fluctúa mucho, diaria o estacionalmente, pero en muchas regiones tropicales la oscilación es muy pequeña; 2) la **humedad,** expresada por la lluvia caída, alcanza en algunas regiones tropicales los 1270 mm anuales, mientras que en algunos desiertos sólo llega a trazas; el contenido del aire y del suelo en humedad varía desde la saturación completa hasta una cantidad muy pequeña, según el lugar y la época del año; 3) tanto los **vientos** como la **luz solar** influyen sobre la temperatura y el contenido en humedad del aire y del suelo. Las condiciones físicas y climáticas influyen sobre la vegetación que puede crecer en una región dada, y las plantas, a su vez, influyen sobre la población animal, particularmente en lo que ésta depende de las plantas para su alimentación y cobijo.

Los principales animales terrestres son los mamíferos, aves, reptiles e insectos, siendo menor el número de anfibios, crustáceos, moluscos, gusanos y protozoos. Todos ellos son móviles, excepto algunos parásitos, y viven en la superficie, sobre plantas, o en el suelo, a poca profundidad. El hábitat subterráneo proporciona condiciones más uniformes que la superficie. Todos los animales que vuelan o «viven» en el aire, retornan al suelo, los árboles o las rocas.

Las clasificaciones ecológicas de los habitantes de la tierra firme se basan en el clima (temperatura, lluvia, humedad relativa, etc.) o en las distintas asociaciones o comunidades (biomas) de los animales o plantas terrestres, que viven en relaciones de mayor o menor interdependencia.

12-27 Biomas

Existen grandes comunidades terrestres fácilmente reconocibles que son el resultado de las interacciones entre el clima, las biotas y el substrato de una región. Las plantas adaptadas a un clima determinado presentan una estructura y una forma de crecimiento semejantes (fisonomía). La fisonomía de la vegetación se repite en las regiones de clima parecido, independientemente de la composición por especies, a menudo en áreas muy separadas de la superficie de la Tierra. Así, las hojas gruesas y grandes y el follaje denso son característicos del bioma del bosque tropical húmedo, tanto en Panamá como en Nueva Guinea o en el África ecuatorial; el bioma de la pradera tiene un desarrollo semejante, aunque la composición por especies es diferente en cada continente; y los grandes desiertos del globo tienen un tipo de vegetación (el bioma del desierto), que se caracteriza por plantas espinosas que poseen adaptaciones para la conservación del agua. Las áreas en las que dos biomas se fusionan se denominan **ecotonos.**

Los biomas están determinados por el clima. Las temperaturas que determinan congelación, y la estación de crecimiento corta del Ártico, son favorables para el crecimiento de los esfagnos y la vegetación enana de la tundra, mientras que las condiciones secas de los desiertos, determinadas por cadenas montañosas adyacentes que quitan su humedad a los vientos, solamente son habitables por vegetación de tipo desértico y animales asociados. Los biomas de América del Norte y Central son los siguientes (fig. 12-13*A* y 12-13*B*):

1 **Tundra.** Regiones árticas sin árboles; sólo la superficie del suelo se deshiela durante el corto verano de 60 días; por debajo está helado permanentemente; el desagüe es dificultoso, abundan las lagunas, pantanos y turberas; las principales plantas son musgos de los pantanos, líquenes, ciperáceas, gramíneas y otras hierbas pequeñas; entre los mamíferos se hallan el buey almizclero, el caribú, el lobo, la zorra ártica, comadrejas, lemmings y liebres polares; el búho nival y la perdiz nival constituyen notables aves residentes; muchas aves acuáticas emigrantes y costeras ani-

NIEVE
ALPINA
LÍMITE DE
LOS ÁRBOLES
TROPIC

Fig. 12-1
suministr

Fig. 12

tc.) o en las distin-
es (biomas) de los
ue viven en relacio-
pendencia.

terrestres fácilmen-
ltado de las interac-
as y el substrato de
ıdas a un clima de-
ctura y una forma
onomía). La fisono-
en las regiones de
nente de la compo-
en áreas muy sepa-
ierra. Así, las hojas
lenso son caracterís-
pical húmedo, tanto
iinea o en el África
dera tiene un desa-
omposición por es-
tinente; y los gran-
un tipo de vegeta-
e se caracteriza por
adaptaciones para
reas en las que dos
an **ecotonos.**
os por el clima. Las
ongelación, y la es-
Ártico, son favora-
esfagnos y la vege-
entras que las con-
, determinadas por
que quitan su hu-
son habitables por
animales asociados.
orte y Central son
-13*B*):

árboles; sólo la su-
durante el corto ve-
está helado perma-
ificultoso, abundan
eras; las principa-
pantanos, líquenes,
hierbas pequeñas;
el buey almizclero,
ártica, comadrejas,
el búho nival y la
les aves residentes;
ntes y costeras ani-

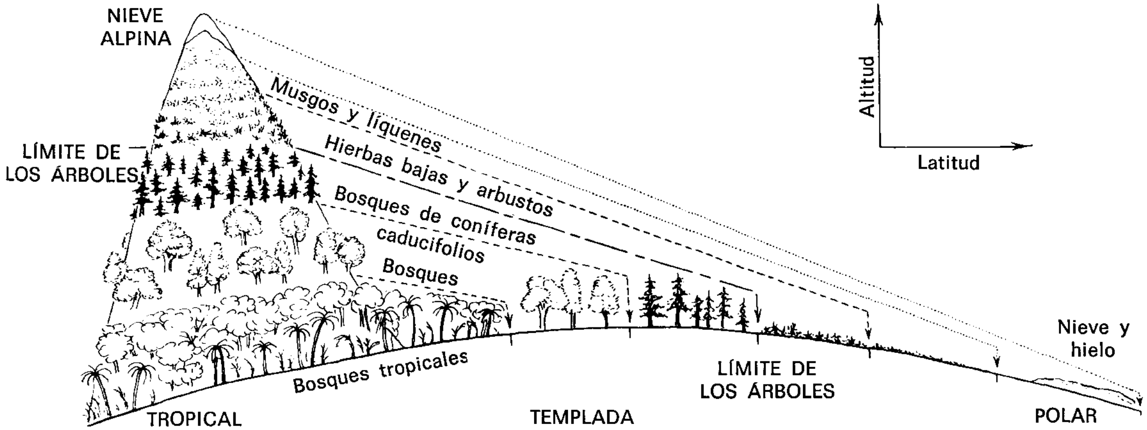
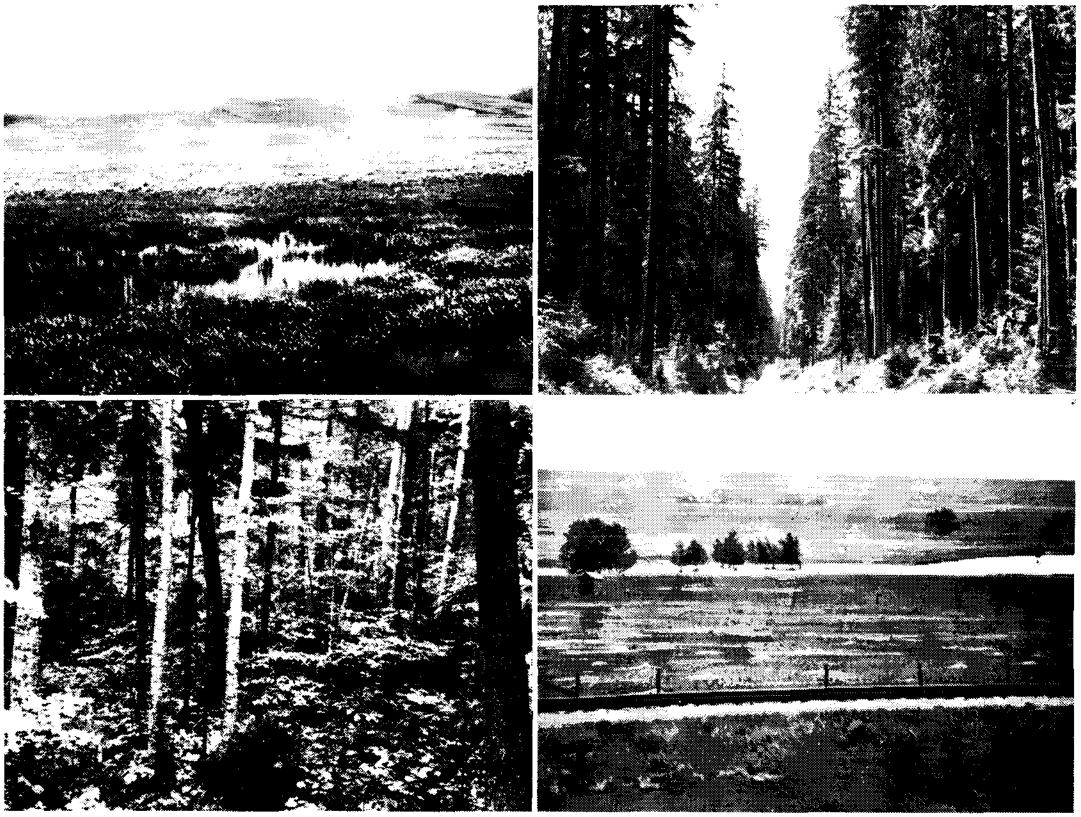

NIEVE ALPINA
LÍMITE DE LOS ÁRBOLES
Musgos y líquenes
Hierbas bajas y arbustos
Bosques de coníferas
caducifolios
Bosques
Bosques tropicales
Altitud
Latitud
Nieve y hielo
LÍMITE DE LOS ÁRBOLES
TROPICAL
TEMPLADA
POLAR

Fig. 12-12 Comparación de las zonas altitudinales y latitudinales o asociaciones de plantas que suministran ambientes apropiados para diversas clases de animales.



Tundra ártica

Bosque de coníferas

Bosque caducifolio de hoja ancha

Pradera

Fig. 12-13 *A.* **Biomas de América del Norte.**

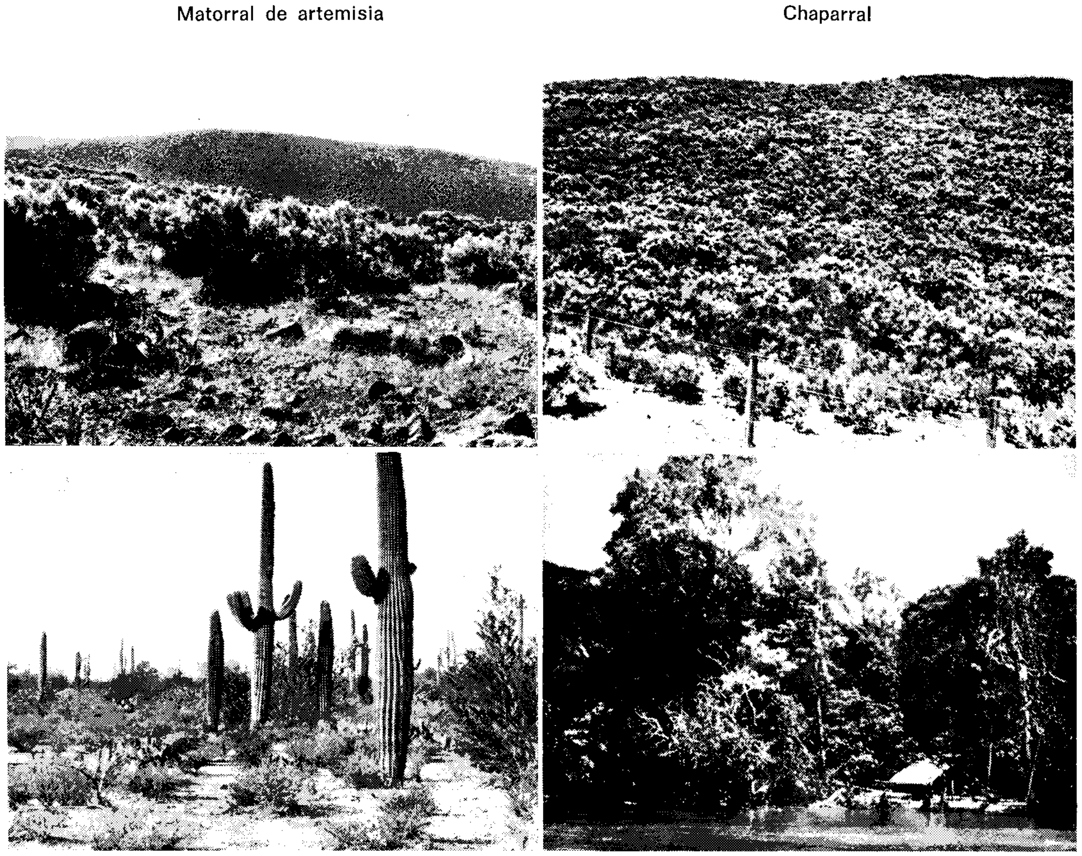


Fig. 12-13 *B.* **Biomas de América del Norte** (pluviisilva de América Central).

dan aquí en verano, pero en invierno se desplazan hacia el sur; no existen reptiles.

2 **Bosque de coníferas** (hoja perenne). Al sur de la tundra hasta el norte de los Estados Unidos, con extensiones hacia el sur a lo largo de los sistemas montañosos (Sierra de las Cascadas, Montañas Rocosas y Montes Apalaches) hasta América Central; los inviernos son fríos y los veranos frescos, con precipitaciones moderadas; abetos, piceas, pinos, cedros; a menudo con manchones de vegetación arbustiva o pradera; los mamíferos son: en el norte el anta y el caribú de los bosques, y los ciervos y alces hacia el sur; también animales de peletería —zorras rojas, linces del Canadá, martas— con osos negros y pumas, conejos y algunos pequeños roedores; las aves son gallináceas, canoras, páridos, grajos, etc.; pocos reptiles y anfibios; en las aguas, truchas, tímalo, etc.

3 **Bosque de hoja caducifolia** (verde en verano). Especialmente desde el valle del Misisipí hacia el este; los inviernos son fríos, los veranos cálidos y húmedos, con lluvia; robles, arces, hayas, olmos, nogales, muchos arbustos y hierbas; ciervos de cola blanca, zorra gris, gato salvaje, mapaches, zorras y ardillas voladoras; muchos frigílidos, y muchas otras pequeñas aves canoras; se hallan en gran cantidad serpientes y anfibios.

4 **Pradera.** Al oeste del valle del Misisipí, desde Texas hasta el Canadá; los inviernos son rigurosos, continentales, y los veranos cálidos, con tormentas. Grandes áreas de hierbas robustas, localmente árboles a lo largo de los ríos; antes había el bisonte, el berrendo y el lobo; actualmente el coyote, el tejón, la mofeta, la liebre de las praderas, conejos en los matorrales y ardillas terrícolas; gallos de las praderas, mochue-

---

lo minador, hal
algunas serpien
5 **Matorral de ar**
tuada entre la
de las Cascada
escasa nieve o
tridentata y o
gramíneas con
nero, enebro. E
de las pradera
yote, tejón, *C*
gallinácea ame
gunas y pantar
6 **Chaparral.** Col
montañas. Inv
nos secos, de
zanita y otros
gruesas. Cierv
chipmunk, con
fasciata, lagart
7 **Desiertos.** Des
el oeste de Tej
coso o arenos
escasez de ag
getación es di
florecen inme
ocasionales; *L*
cactos, yucas.
numerosos ro
pocas aves, m
anfibios.
8 **Pluviisilva.** En
tral. Temperat
dante lluvia
verdes de hoj
padoras, orqu

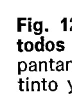


Fig. 1
todos
pantar
tinto

cal

a (verde en verano).
le del Misisipí hacia
fríos, los veranos cá-
a; robles, arces, ha-
s arbustos y hierbas;
ra gris, gato salvaje,
s voladoras; muchos
pequeñas aves cano-
antidad serpientes y

e del Misisipí, desde
s inviernos son rigu-
veranos cálidos, con
de hierbas robustas,
go de los ríos; antes
lo y el lobo; actual-
la mofeta, la liebre
los matorrales y ar-
as praderas, mochue-

lo minador, halcones y alondras de las praderas; algunas serpientes.

5 **Matorral de artemisia.** Sistema de la meseta situada entre las Montañas Rocosas y la Sierra de las Cascadas. Clima seco, inviernos fríos con escasa nieve o lluvia, veranos cálidos. *Artemisia tridentata* y otros arbustos de sabor amargo; gramíneas con las flores en racimo, pino piñonero, enebro. Berrendo, ardillas terrícolas, liebre de las praderas, otros roedores minadores, coyote, tejón, *Centrocercus urophasianus* (mayor gallinácea americana), aves acuáticas en las lagunas y pantanos y muchos reptiles.

6 **Chaparral.** Colinas de California y partes de las montañas. Inviernos lluviosos (nivosos), veranos secos, de cálidos a tórridos. Chamiza, manzanita y otros arbustos con hojas perennes y gruesas. Ciervo de cola negra, ratas silvestres, chipmunk, conejos de matorral, malviz, *Chamaea fasciata,* lagartos.

7 **Desiertos.** Desde el sudeste de California hasta el oeste de Tejas y hacia el sur. El terreno es rocoso o arenoso. Altas temperaturas en verano, escasez de agua en todas las estaciones. La vegetación es dispersa, crecen muchas hierbas que florecen inmediatamente después de las lluvias ocasionales; *Larrea tridentata* y otros arbustos, cactos, yucas. Pequeños mamíferos carnívoros; numerosos roedores activos durante la noche, pocas aves, muchos lagartos y serpientes, pocos anfibios.

8 **Pluviisilva.** En Panamá y parte de América Central. Temperaturas moderadas constantes, abundante lluvia y humedad alta. Bosques siempre verdes de hojas anchas, numerosas plantas trepadoras, orquídeas, etc. Zarigüeyas, perezosos, osos hormigueros, murciélagos, monos y gran variedad de aves, murciélagos, anfibios y reptiles.

Distribución geológica

12-28 Fósiles

Los animales actualmente vivientes sólo constituyen una parte de una amplia población continua que ha habitado la Tierra durante millones de años (figs. 12-15 y 12-16; párs. 13-10 a 13-15). La existencia de animales y plantas en otras épocas geológicas queda demostrada por los **fósiles.** Un fósil (literalmente, algo extraído del suelo) es un resto orgánico de una época geológica anterior conservado naturalmente en las rocas o sedimentos más blandos y que suministra información sobre los caracteres de un organismo extinguido.

Los animales muertos suelen ser destruidos pronto por los necrófagos o por la putrefacción; pero si son recubiertos pronto de cieno, debajo del agua, por sedimentos eólicos o por polvo volcánico, la descomposición será lenta y las partes duras se podrán conservar. Si los materiales que le rodean se transforman luego en roca y no es aplastado ni recalentado, los restos se conservarán durante largos períodos. Un fósil puede ser: 1) una **parte dura inalterada** tal como el esqueleto, un diente o una concha; 2) un **molde,** en el que las partes duras primitivamente existentes han sido disueltas y arrastradas por las aguas de filtración, dejando una cavidad que muestra la forma originaria; 3) una **petrificación** en la que el original ha sido reemplazado partícula por partícula por otra substancia mi-

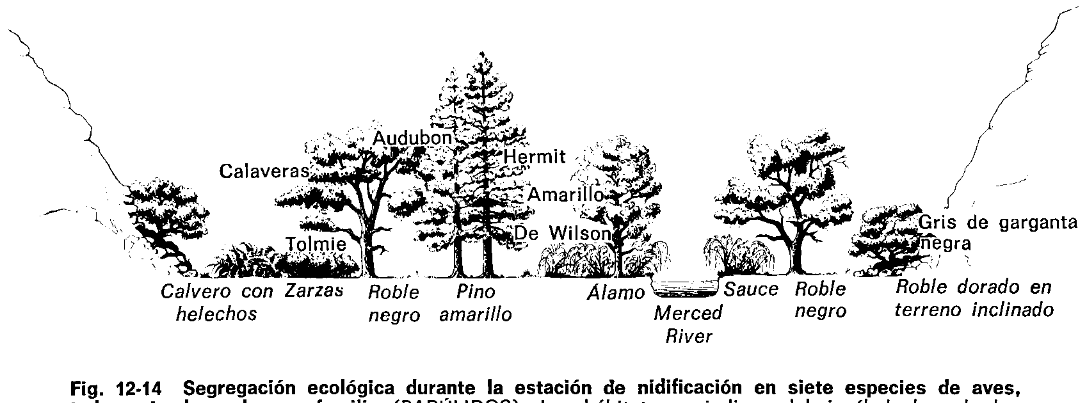


Fig. 12-14 Segregación ecológica durante la estación de nidificación en siete especies de aves, todos miembros de una familia (PARÚLIDOS). Los hábitats se indican debajo (helechos de los pantanos, etc.) y las aves encima (Tolmie, etc.). Cada uno ocupa un nicho de alimentación distinto y no compite con los demás. *(Según Grinnell y Storer,* 1924.)

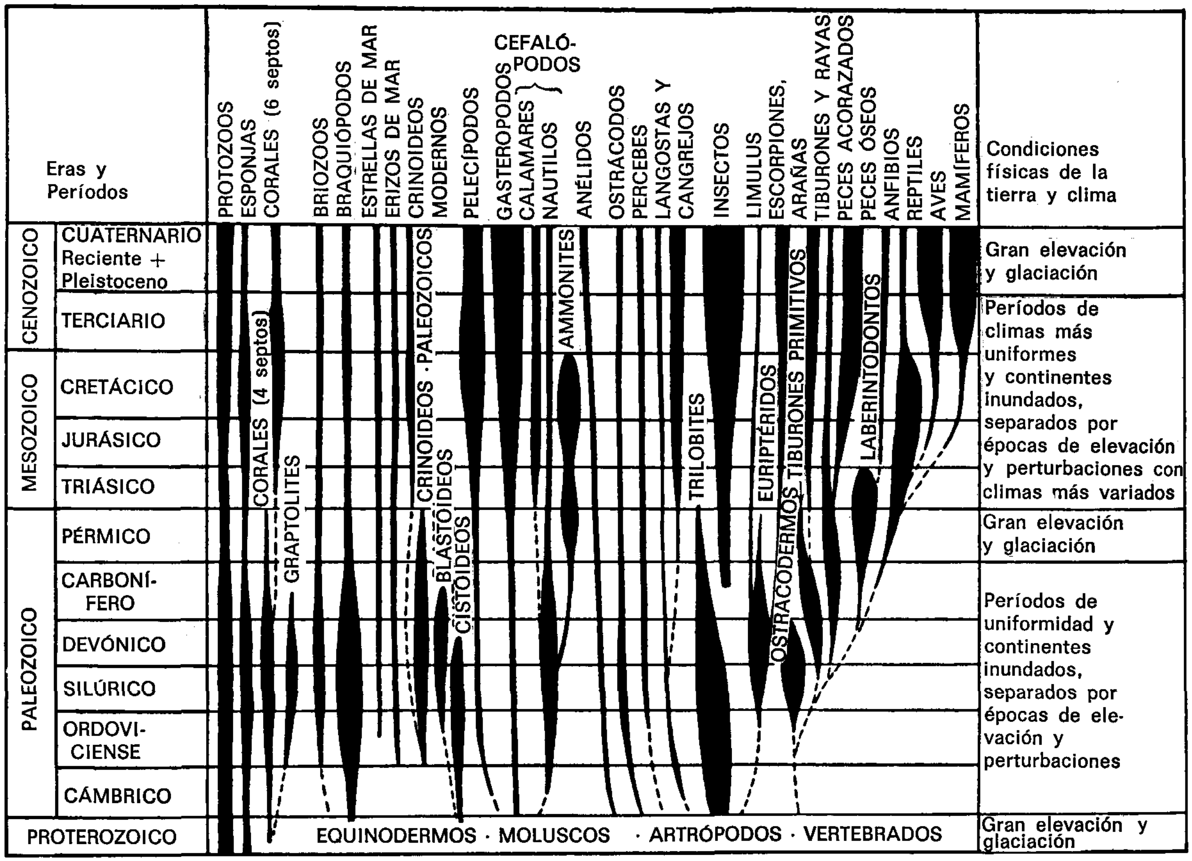
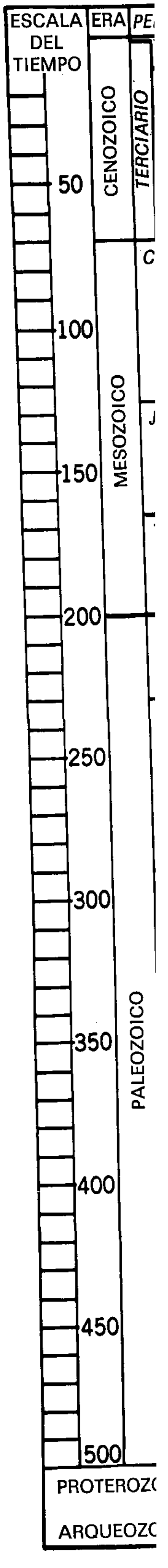


Fig. 12-15 Distribución de los principales grupos de animales a través de los tiempos geológicos (compárese con fig. 12-16). Las variaciones en anchura de las áreas negras significan el número relativo de especies de cada grupo en las distintas eras y períodos; las líneas de trazos sugieren el posible origen y época de aparición de ciertos grupos. *(Según una tabla de W. D. Matthew, Museo de Paleontología de la Universidad de California.)*

neral, conservándose los más finos detalles, o 4) un **molde interno** de mineral que rellena un molde externo, reproduciendo sólo los caracteres externos. Incluso las partes blandas pueden dejar impresiones en los sedimentos finos. Existen algunas huellas fósiles de la actividad de ciertos animales, en forma de pisadas, madrigueras, tubos y excrementos. Las plantas fósiles son frecuentes como impresiones o moldes externos. Tipos especiales de fósiles son los cuerpos (con carne, pelo, etc.) de los mamuts y de los rinocerontes lanudos helados en la tundra de Siberia y Alaska; la piel, el pelo y el estiércol secos de perezosos en las cavernas de Nevada; los esqueletos de los alces gigantes y de otros animales en las turberas de Irlanda y de otros lugares; los insectos completamente conser-

Fig. 12-16 Carta cronológica de la vida animal: registro fósil de algunos grupos notables de animales. Las líneas gruesas y curvas parten hacia arriba a partir del tiempo (período) en que apareció cada grupo de animales; las que presentan una flecha en su extremo son estirpes que sobreviven en la actualidad (período Reciente); se indica con el signo X la época en que se extinguieron otros grupos; las líneas de trazos indican el presumible origen de algunos tipos. La altura del espacio correspondiente a cada período de la «columna geológica» es aproximadamente proporcional a su duración en millones de años (por ejemplo, Terciario, 63; Pleistoceno, 1; el Proterozoico y el Arqueozoico no están a escala). El Período Reciente se omite. Compárese con la fig. 12-15. *(Adaptado en parte de C. O. Dunbar, 1949, Historical geology, con el permiso de John Wiley & Sons, Inc.)*

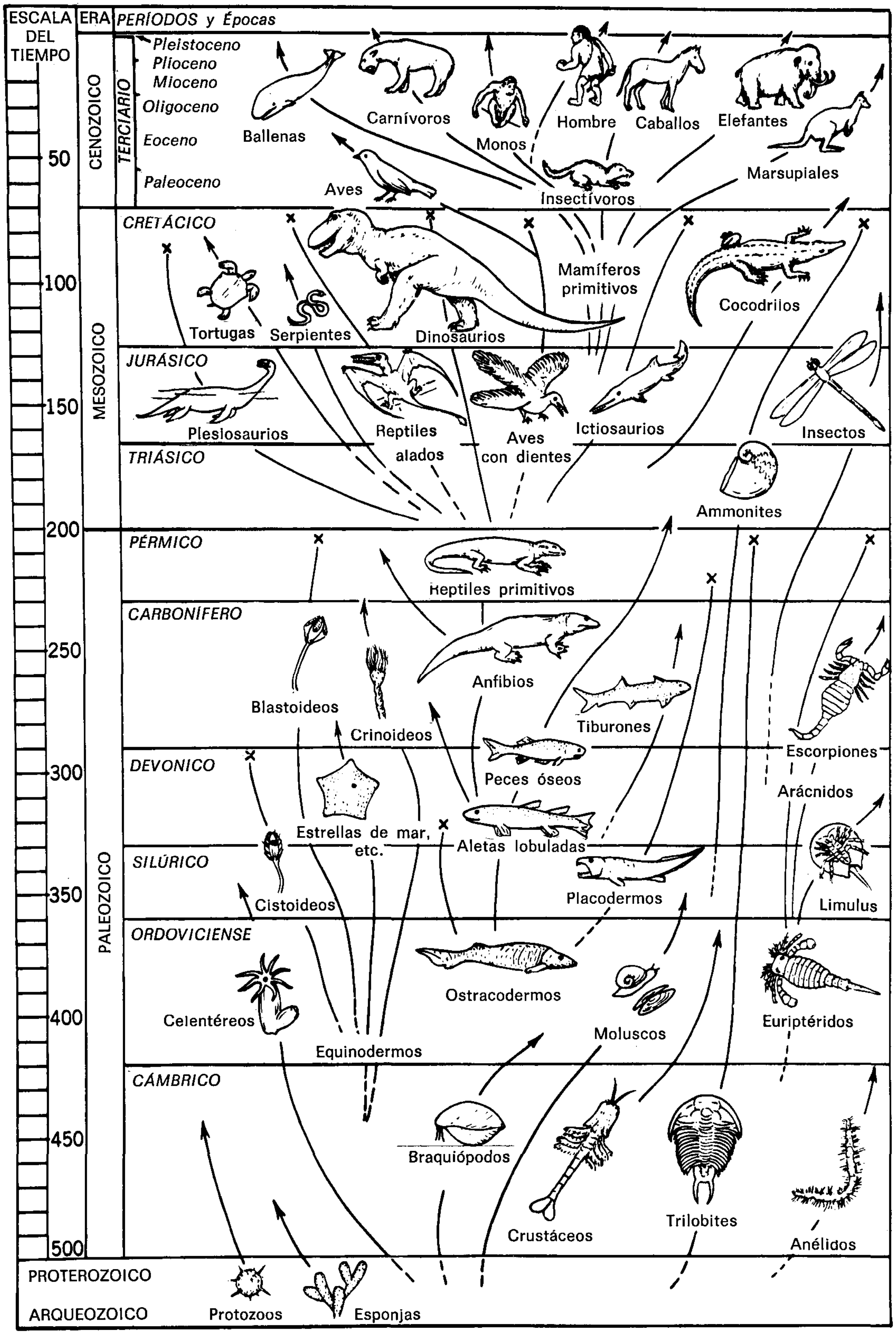


Condiciones físicas de la tierra y clima
Gran elevación y glaciación
Períodos de climas más uniformes y continentes inundados, separados por épocas de elevación y perturbaciones con climas más variados
Gran elevación y glaciación
Períodos de uniformidad y continentes inundados, separados por épocas de elevación y perturbaciones
Gran elevación y glaciación

geológicos
el número
sugieren
Matthew,

speciales de fósiles
lo, etc.) de los ma-
udos helados en la
piel, el pelo y el
as cavernas de Ne-
lces gigantes y de
de Irlanda y de
npletamente conser-

es de ani-
que apa-
ue sobre-
se extin-
La altura
adamente
eno, 1; el
árese con
ermiso de


ESCALA DEL TIEMPO
ERA
PERÍODOS y Épocas
CENOZOICO
TERCIARIO
Pleistoceno
Plioceno
Mioceno
Oligoceno
Eoceno
Paleoceno
MESOZOICO
CRETÁCICO
JURÁSICO
TRIÁSICO
PALEOZOICO
PÉRMICO
CARBONÍFERO
DEVONICO
SILÚRICO
ORDOVICIENSE
CÁMBRICO
PROTEROZOICO
ARQUEOZOICO
50
100
150
200
250
300
350
400
450
500
Ballenas
Carnívoros
Monos
Hombre
Caballos
Elefantes
Aves
Insectívoros
Marsupiales
Tortugas
Serpientes
Dinosaurios
Mamíferos primitivos
Cocodrilos
Plesiosaurios
Reptiles alados
Aves con dientes
Ictiosaurios
Insectos
Ammonites
Reptiles primitivos
Blastoideos
Crinoideos
Anfibios
Tiburones
Escorpiones
Peces óseos
Arácnidos
Estrellas de mar, etc.
Aletas lobuladas
Cistoideos
Placodermos
Limulus
Ostracodermos
Celentéreos
Equinodermos
Moluscos
Euriptéridos
Braquiópodos
Crustáceos
Trilobites
Anélidos
Protozoos
Esponjas

vados (fig. 25-16) y otros pequeños animales incluidos en el ámbar *(resina fósil)* en lugares como el Báltico, la Alaska ártica y otros lugares; y los esqueletos de muchas especies atrapadas en pozos (antiguos lagos) de asfalto en el sur de California.

Además de constituir pruebas de la vida en el pasado, los fósiles se emplean para identificar los estratos y para indicar la secuencia cronológica de dichos estratos. Suministran información acerca de los antiguos ambientes y climas, así como de las intercorrelaciones entre los animales del pasado; también suministran datos importantes sobre la evolución de los animales y plantas a través del tiempo (cap. 13). Muchas especies actualmente existentes se hallan también como fósiles, demostrando que vivieron en épocas geológicas anteriores. Los fósiles demuestran que en el pasado ciertos grupos, como los dinosaurios, alcanzaron gran preponderancia y posteriormente se extinguieron por completo; otros, como los peces celacantos (figura 30-26), tienen unos pocos supervivientes. El registro fósil es fragmentario en el mejor de los casos. Los restos son más completos y numerosos en las rocas de períodos geológicos más recientes, mientras que en las formaciones más antiguas son más escasos y menos perfectos debido a que las rocas han sido dislocadas y comprimidas por los movimientos de la Tierra o se han transformado por el calor.

12-29 Tiempo geológico

La estimación de la edad de los fósiles se basa en el estudio de los minerales radiactivos de las rocas que contienen fósiles[1]. Las más antiguas rocas reconocibles (Arqueozoico) se considera que tienen aproximadamente 3800 000 000 de años de antigüedad, y las rocas más antiguas que contienen fósiles numerosos (Cámbrico), 600 a 700 millones de años. El tiempo transcurrido desde el Arqueozoico puede compararse con la distancia entre Nueva York y San Francisco (unos 5300 kilómetros). Un año está representado por 3,5 mm, una vida humana por 25 cm, la Era Cristiana por 7 metros y el tiempo transcurrido desde el Pleistoceno, en que apareció el hombre, por unos 3,5 kilómetros, es decir una distancia muy corta en el camino del tiempo.

12-30 La deriva continental

Alfred Wegener, en 1912, propuso la teoría de que todas las masas de tierra formaban originariamente un gran supercontinente, Pangea, antes del Mesozoico. Más adelante, debido a la deriva continental, ocuparon sus posiciones actuales. Durante muchos años esta teoría ha carecido de soporte, pero las pruebas recientes son más concluyentes y esta teoría afecta de manera muy importante a la distribución y evolución de la vida. Se suponen dos masas de tierra: Gondwana en el hemisferio sur y Laurasia en el hemisferio norte, separadas por el mar de Tetis. Durante el Paleozoico la masa continental meridional puede haber estado situada en el área del polo sur, según datos proporcionados por las rocas con contenido de hierro y por la glaciación. Gondwana produjo Sudamérica, África, India, Australia y la Antártida, y Laurasia produjo, Eurasia, Groenlandia y América del Norte.

---

[1] El uranio 235 tiene una vida media de unos 250 000 años y da un plomo de peso atómico 206 (el plomo ordinario tiene un peso atómico de 207). Los análisis de la relación uranio-plomo 206, en rocas no alteradas, proporcionan una escala de tiempo aproximada para varios estratos que contienen fósiles, en la «columna geológica», y, con ello, del tiempo en que los animales vivieron. Más recientemente, el método potasio 40 - argón 40, aplicable a los depósitos volcánicos, ha servido para confirmar y ampliar estimaciones de tiempo que se habían obtenido por el método uranio-plomo. La vida media del isótopo del potasio es de 1,3 mil millones de años.

Escalas de tiempo más recientes son la cronología establecida mediante el estudio del número y espaciamiento de los anillos anuales (que cubre unos 6000 años) y el porcentaje de desintegración del carbono radiactivo en las plantas y en algunos tejidos animales (hueso). A medida que la radiación solar bombardea la atmósfera, parte del carbono se convierte en un isótopo, ^{14}C, que luego se oxida dando CO_2. El CO_2 radiactivo se mezcla con la forma ordinaria (que contiene ^{12}C) presente en la atmósfera. Dado que los isótopos se desintegran a un ritmo constante emitiendo partículas (electrones, neutrones) y la producción solar de CO_2 radiactivo se considera que es relativamente constante, existe un equilibrio en la atmósfera en cuanto a la proporción de las dos formas de CO_2. Esta proporción parece haber sido bastante constante desde tiempos antiguos. Las plantas fotosintéticas absorben las dos formas de CO_2, manteniendo la proporción de equilibrio, e incorporan las dos clases de carbono en sus tejidos en la misma proporción existente en la atmósfera. No obstante, cuando una planta muere la proporción comienza a cambiar. El ^{14}C continúa desintegrándose, mientras que la cantidad de ^{12}C permanece constante. La vida media del ^{14}C (el tiempo necesario para que una mitad del radioisótopo se desintegre) es de 5600 años. Por tanto puede calcularse el tiempo de la muerte comparando la proporción de ^{14}C y ^{12}C en los restos vegetales (carbón vegetal, polen, leño) con las proporciones atmosféricas. Un fósil con la mitad de ^{14}C de una planta moderna tendría unos 5600 años. La datación por carbono-14 puede emplearse con fósiles de hasta unos 70 000 años.

Los estudios recientes del crecimiento de los anillos de *Pinus aristata*, que actualmente dan una secuencia de hasta 6270 a. C., presentan discrepancias en cuanto a las determinaciones de la edad con el método del carbono-14. Más allá del 1000 a. C., las fechas calculadas con el ^{14}C presentan una disminución en aumento en relación con las determinadas actualmente por el contaje de los anillos. Es evidente que la proporción de ^{14}C en la atmósfera no ha sido tan constante como se había creído previamente (pár. 2-6).

Pruebas de la antigua conexión son: 1) el ajuste geométrico de los contornos continentales por debajo del nivel del mar, en la plataforma continental (fig. 12-17); 2) edad, estructura y movimientos supuestos de las rocas; 3) datos paleomagnéticos; 4) datos sobre las corrientes de convección en el manto terrestre; 5) depósitos dispersos de un glaciar continental en el Paleozoico tardío de África, Sudamérica, India y Australia, y 6) distribución de la vida en el pasado y en el presente.

La teoría del movimiento continental es la siguiente: los continentes son placas de rocas silíceo graníticas de poco peso que flotan sobre rocas más densas (principalmente basalto), que tienen un espesor menor en el fondo del océano. Parece que el movimiento continental depende en gran parte de las corrientes de convección del manto terrestre. El nuevo fondo oceánico está siendo continuamente empujado a lo largo de la cresta de un sistema mundial de crestas oceánicas por el levantamiento del material de la profundidad del manto. A medida que las rocas empujadas salen a ambos lados de la cresta, son arrastrados los continentes. Con la expansión del fondo del mar, el viejo material del fondo vuelve a las capas más profundas. Esto tiene lugar en los surcos oceánicos. La principal cresta oceánica se extiende desde el Golfo de Adén a través del océano Índico, al este entre Australia y la Antártida y al norte a través del Pacífico oriental hasta la costa oeste de Norteamérica. Una cresta medioatlántica se extiende desde Islandia hacia el sur a todo lo largo del Atlántico. Los principales surcos o zonas de «subducción» se encuentran a lo largo de la parte oriental de Centroamérica y Sudamérica y limitan la mayor parte del Pacífico occidental y el Índico oriental. Excepto el océano Pacífico (que parece que se está contrayendo), los océanos están extendiéndose. Cuando una roca fundida emerge de una cresta oceánica o de un volcán en la tierra, las partículas de hierro reaccionan ante el campo magnético y se comportan como diminutas brújulas que se orientan hacia el polo magnético. Cuando la roca se solidifica, se fija y proporciona un registro permanente de la posición de la roca con relación al polo en el tiempo en que se formó. Esta información paleomagnética ha sido de gran valor a la hora de cartografiar los movimientos del fondo del mar y de los continentes. Los acontecimientos paleomagnéticos pueden localizarse a menudo en el tiempo mediante la datación con radioisótopos. En la ruptura de Laurasia, Eurasia y Norteamérica se separaron a lo largo de la cresta atlántica, como África y Sudamérica de Gondwana. La India se separó de África y de la Antártida y se unió a Eurasia. La Antártida y Australia se separaron, y la Antártida se separó de África. El tiempo de ruptura del continente de Gondwana se cree que fue entre el Pérmico y el Cretácico (según diferentes autoridades en la materia), con mucho desmembramiento en el Jurásico de los continentes hasta entrado el Terciario. Los desplazamientos resultantes en latitud probablemente sometieron a los organismos a grandes cambios climáticos.

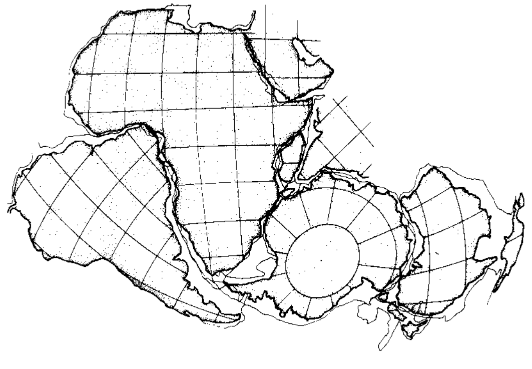


Fig. 12-17 La teoría de la deriva continental. Ajuste de los continentes meridionales, a una línea de nivel a 500 brazas de profundidad (la Antártida a una línea de nivel de 1000 m). Excepto Ceilán, que ha sido encajado por inspección, este mapa se ha trazado basándose en los datos de un computador. *(Según A. Smith y A. Hallam,* 1970.)

Los hechos referentes a la distribución vegetal y animal deben ser ahora examinados en la armazón de la deriva continental. La datación de las separaciones de las masas de tierras y los deslizamientos es crucial para los estudios biogeográficos. La evidencia de la deriva continental está proporcionando ya explicaciones para muchos enigmas de distribución: por ejemplo, las arcaicas ranas de agua dulce (PIPIDAE) estrictamente acuáticas, de África y Sudamérica, casi idénticas a las faunas reptilianas del Triásico inferior del Sur de África y de la Antártida, y la evolución de grupos únicos de mamíferos en Sudamérica, África y Australia.

Bibliografía

Los artículos de interés ecológico y de conservación aparecen en el *Annual Review of Ecology and Systematics,* Palo Alto, Calif., Annual Reviews, Inc.

Allee, W. C. y otros. 1949. Principles of animal ecology. Filadelfia W. B. Saunders Co. XII + 837 pp., 236 figs. *Obra muy completa, numerosos ejemplos de principios ecológicos.*

Andrewartha, H. G. 1970. Introduction to the study of animal populations. 2.ª ed. Londres Methuen & Co., Ltd. XIV + 283 pp., ilus. *Aspectos teóricos del número de animales.*

———, y **L. C. Birch.** 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago, University of Chicago Press. XV + 782 pp.

Bolin, B. 1970. The carbon cycle. *Sci. Am.,* vol. 223, núm. 3, pp. 124-132. *El principal ciclo del carbono es el que va del anhídrido carbónico a la materia viva y de nuevo al anhídrido carbónico. No obstante, parte del anhídrido carbónico se almacena en grandes cantidades en las rocas sedimentarias.*

Bormann, F. H., y G. E. Likens. 1970. The nutrient cycles of a ecosystem. *Sci. Am.,* vol. 223, núm. 4, pp. 92-101. *Medición de los ciclos de nutrientes en el bosque experimental de Hubbard Brook, New Hampshire.*

Carson, R. 1962. Silent spring. Boston, Houghton Mifflin Co. 368 pp. *La primera advertencia amplia y bien documentada sobre los peligros de los pesticidas químicos.*

Clapham, W. B., Jr. 1973. Natural ecosystems. Nueva York, The Macmillan Co. VIII + 248 pp. *Planteamiento sintético de los principios por los que los ecosistemas naturales actúan como sistemas dinámicos e integrados.*

Cloud, P., y **A. Gibor.** 1970. The oxygen cycle. *Sci. Am.,* vol. 223, núm. 3, pp. 110-123. *El oxígeno atmosférico fue puesto por las plantas verdes; hizo posible la evolución de las plantas y animales superiores.*

Cole, L. C. 1958. The ecosphere. *Sci. Am.,* vol. 198, núm. 4, pp. 83-92. *Se calcula cuánta materia viva puede mantener la Tierra.*

Cott, H. B. 1940. Adaptative coloration in animals. Londres, Oxford University Press. XXXII + 508 pp., 48 láms., 84 figs.

Darlington, P. J. 1957. Zoogeopraphy: The geographical distribution of animals. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XI + 675 pp., 80 figs. *Principalmente vertebrados terrestres y de agua dulce.*

Deevey, E. S., Jr. 1970. Mineral cycles. *Sci. Am.,* volumen 223, núm. 3, pp. 148-158. *La materia viva es en su mayor parte carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno, pero otros elementos son constituyentes esenciales, en especial el fósforo y el azufre.*

Delwiche, C. C. 1970. The nitrogen cycle. *Sci. Am.,* vol. 223, núm. 3, pp. 136-146. *El nitrógeno, abundante en la atmósfera, no puede ser utilizado por los organismos hasta que sea fijado por ciertas formas de vida especializadas o por procesos industriales.*

Elton, Charles. 1935. Animal ecology. Ed. rev. Londres, Sidgwick & Jackson, Ltd. XX + 207 pp., 8 láms., 13 figs. *Obra precursora sobre conceptos ecológicos modernos.*

———. 1966. The pattern of animal communities. Londres, Methuen & Co., Ltd. 432 pp., 87 láms., 28 figs. *Se refiere principalmente a Wytham Woods, cerca de Oxford, Inglaterra.*

Frey, D. G. (dir.). 1963. Limnology in North America. Madison, The University of Wisconsin Press. XVIII + 734 pp., 216 figs. *Capítulos (26) por especialistas en diferentes regiones; mucha bibliografía.*

Gates, D. M., 1971. The flow of energy in the biosphere. *Sci. Am.,* vol. 225, núm. 3, pp. 88-100. *La energía solar calienta la superficie de la tierra y es radiada de nuevo al espacio; una fracción muy pequeña absorbida por las plantas mantiene a toda la materia viva.*

Hazen, W. E. 1970. Readings in population and community ecology. 2.ª ed. Filadelfia, W. B. Saunders Co. IX + 421 pp.

Hedgpeth, Joel (dir.). 1957. Treatise on marine ecology and paleoecology. Vol. I, Ecology. Memoir 67. Geological Society of America. VIII + 1296 pp.

Hesse, R., W. C. Allee y **K. P. Schmidt.** 1951. Ecological animal geography. 2.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XIII + 715 pp., 142 figs.

Kormondy, E. J. 1969. Concepts of ecology. Concepts of Modern Biology Series. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, Inc. XIII + 209 pp.

Lack, David. 1954. The natural regulation of animal numbers. Fair Lawn, N. J., Oxford University Press. VIII + 343 pp., 52 figs.

Landsberg, H. E. 1953. The origin of the atmosphere. *Sci. Am.,* vol. 189, núm. 2, pp. 82-86. *La atmósfera actual ha durado cerca de mil millones de años y parece buena para poco más de otros mil si el hombre no la destruye.*

Margalef, Ramón. 1968. Perspectives in ecological theory. Chicago Series in Biology, vol. 1. Chicago, The University of Chicago Press. VIII + 111 pp.

———. 1980. Ecología. 3.ª reimp. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., XVI + 952 pp.

McKenzie, D. P., y **F. Richter.** 1976. Convection cur-

---

rents in the ear
mero 5, pp. 72-8
y a gran escala
en la tectónica
Moore, H. B. 1958.
Wiley & Sons. I
mos se estudiar
a los de los est
Myers, J. C., y C.
in rodents. *Sci.*
Los ciclos de p
queños roedores
bios en el conju
Nybakken, J. W. 1
Nueva York, Har
XIII + 544 pp., il
Odum, E. P. 1971.
Filadelfia, W. B.
Texto general,
jo de energía a
———. 1966. Ecol
York, Holt, Rine
ilus. Paper. *Intr*
y al flujo de en
Penman, H. L. 19
lumen 223, núm
de los proceso
geno.
Reid, G. K. 1961.
ries. Nueva Yor
375 pp. ilus. *Int*
Shelford, V. E. 19
Urbana, Univers
ilus. *Estudia el*
caracteres físic
principales.
Sverdrup, H. U.,

?rincipalmente ver-
ulce.
cles. *Sci. Am.*, vo-
La materia viva es
rógeno, oxígeno y
son constituyentes
o y el azufre.
n cycle. *Sci. Am.*,
l nitrógeno, abun-
e ser utilizado por
fijado por ciertas
por procesos in-

/. Ed. rev. Londres,
207 pp., 8 láms.,
conceptos ecoló-

communities. Lon-
., 87 láms., 28 figs.
ham Woods, cerca

in North America.
onsin Press. XVIII
(26) por especia-
mucha bibliogra-

nergy in the bios-
3, pp. 88-100. *La*
cie de la tierra y
una fracción muy
s mantiene a toda

pulation and com-
, W. B. Saunders

e on marine eco-
ology. Memoir 67.
VIII + 1296 pp.
midt. 1951. Ecolo-
Nueva York, John
, 142 figs.
ecology. Concepts
wood Cliffs, N. J.,

ulation of animal
University Press.

f the atmosphere.
-86. *La atmósfera*
illones de años y
e otros mil si el

ves in ecological
, vol. 1. Chicago,
. VIII + 111 pp.
Barcelona, Edicio-

. Convection cur-

---

rents in the earth's mantle. *Sci. Am.*, vol. 235, número 5, pp. 72-89. *Las corrientes a pequeña escala y a gran escala parece que desempeñan un papel en la tectónica de placas.*

Moore, H. B. 1958. Marine ecology. Nueva York, John Wiley & Sons. Inc. XI + 493 pp., ilus. *Los organismos se estudian por hábitats, desde los abisales a los de los estuarios.*

Myers, J. C., y **C. J. Krebs.** 1974. Population cycles in rodents. *Sci. Am.* vol. 230, núm. 6, pp. 38-46. *Los ciclos de población de 3 y 4 años de los pequeños roedores parecen ser el resultado de cambios en el conjunto genético de una población.*

Nybakken, J. W. 1971. Readings in marine ecology. Nueva York, Harper & Row, Editores, Incorporated. XIII + 544 pp., ilus.

Odum, E. P. 1971. Fundamentals of ecology. 3.ª ed. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XIV + 574 pp., ilus. *Texto general, pero da importancia especial al flujo de energía a través de los ecosistemas.*

———. 1966. Ecology. Modern Biology Series. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. VII + 152 pp., ilus. Paper. *Introducción general a los ecosistemas y al flujo de energía.*

Penman, H. L. 1970. The water cycle. *Sci. Am.*, volumen 223, núm. 3, pp. 98-108. *El agua es el medio de los procesos vitales y la fuente de su hidrógeno.*

Reid, G. K. 1961. Ecology of inland waters and estuaries. Nueva York, Reinhold Publishing Corp. XVI + 375 pp. ilus. *Introducción.*

Shelford, V. E. 1963. The ecology of North America. Urbana, University of Illinois Press. XXII + 610 pp., ilus. *Estudia el tema por biomas y subdivisiones; caracteres físicos y climáticos, plantas y animales principales.*

Sverdrup, H. U., M. W. Johnson, y **R. H. Fleming.** 1942. The oceans: their physics, chemistry and general biology. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, Inc. X + 1087 pp., ilus.

Tait, R. V. 1968. Elements of marine ecology. Nueva York, Plenum Press. VII + 272 pp.

Tinbergen, N. 1953. Social behavior in animals. Londres, Methuen & Co., Ltd. XI + 150 pp., 8 láms., 67 figs.

Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 46, pp. 35-57. *Cómo puede actuar la selección natural contra un fraude en el comportamiento altruista. Se trata de las simbiosis de limpieza, los gritos de advertencia de las aves y el altruismo recíproco en el hombre.*

Vernberg, W. B., y **J. Vernberg.** 1972. Environmental physiology of marine animals. Nueva York, Springer-Verlag Nueva York, Inc. IX + 346 pp.

Wallace, A. R. 1876. The geographical distribution of animals. Nueva York, Harper & Brothers. 2 vols., 1108 pp., ilus. y mapas. Reimpresión. 1962. Nueva York, Stechert-Hafner, Inc. 2 vols.

Whittaker, R. H. 1975. Communities and ecosystems. 2.ª ed. Nueva York, The Macmillan Co. XVIII + 385 páginas.

Wilson, E. O. 1975. Sociobiology: The synthesis. Cambridge, Mass., The Belknap Press of Harvard University Press. IX + 697 pp. *La teoría evolutiva y la biología moderna de la población aplicada al estudio de las sociedades animales.*

Wynne-Edwards, V. C. 1962. Animal dispersion in relation to social behavior. Nueva York, Stechert-Hafner, Inc. XI + 653 pp., 11 láms.

———. 1964. Population control in animals. *Sci. Am.*, vol. 211, núm. 2, pp. 68-74. *El comportamiento social limita la reproducción de los animales para evitar la sobreexplotación de los recursos alimenticios.*

13

La evolución orgánica

Desde siempre el hombre ha intentado saber cómo y cuándo se originó la vida, y la forma en que han aparecido las numerosas clases existentes de animales y plantas. Este capítulo expone algunas teorías sobre estos temas y las pruebas en que se basan.

No tenemos ningún conocimiento de vida si no es en la Tierra, pero es probable que la vida exista en algún otro lugar del universo. Se ha calculado que sólo en nuestra galaxia pueden haber un billón de planetas con condiciones adecuadas para una vida parecida a la de la Tierra y entre los 100 millones de galaxias ahora visibles en el campo de los más potentes telescopios se calcula que habrá 10^{17} planetas de este tipo. No obstante, parece que dentro de nuestro sistema solar sólo podría existir una vida extraterrestre de tipo muy primitivo o muy diferente. Marte, que durante mucho tiempo se había considerado como un hábitat posible, no tiene agua líquida, su atmósfera consiste principalmente en anhídrido carbónico y, durante la noche, las temperaturas bajan probablemente a −80° C. Quizás en las profundidades de Júpiter, donde las temperaturas suben y la enorme presión gravitacional convierte el hidrógeno en un sólido, pueda existir alguna forma de vida. La vida en la Tierra está basada en el carbono, el hidrógeno, el nitrógeno y el oxígeno, y en el agua líquida, pero también otros sistemas elementales pueden ser capaces de sostener la vida. Pero incluso así, parece que no encontraremos organismos que se parezcan a las plantas o animales superiores en ninguno de nuestros planetas hermanos.

13-1 Ambientes para la vida

De acuerdo con la teoría general, el sol y los planetas se originaron juntos a partir de una enorme nube de polvo y gas. En principio la nube estaba comprimida por la luz estelar, y el proceso estaba acelerado por las fuerzas gravitacionales. El hidrógeno libre era el elemento más abundante. Gravitaba hacia el centro, en donde la presión y la temperatura llegaron a ser lo suficientemente grandes como para desencadenar la reacción termonuclear de una estrella. El sol se formó, y la masa de polvo que giraba en torno a él se descompuso en remolinos que se condensaron y formaron los planetas. Mientras la Tierra primordial se encontraba todavía en estado gaseoso, los elementos más pesados (hierro, níquel, aluminio y silicio) gravitaban hacia el centro y los más ligeros (hidrógeno, oxígeno, nitrógeno
el exterior. A mec
zas gravitacionales,
agua, el amoniaco,
drógeno eran reten
primordial, que era
munes ligeros de la
hidrógeno, oxígeno
blemente muchas d
mo se indicó anteri
constituyentes func
Cuando la Tierra
tenida en su supe
formó los océanos,
ser muy calientes,
existir hasta el mo
tierras se hubieron

13-2 Teorías sobr

Existen varias teor
de la vida:

1 **Generación espo**
que la vida se o
inerte por genera
sanos y las mosc
bido a los exper
siglos XVII y XIX
moderna es que
DNA, capaces
a partir de mate
2 **Creación especia**
se suponía, en
creada por algú
una vez o bien
admitía que cad
paradamente. Es
de la ciencia y
experimental.
3 **Teoría cosmozoi**
vivientes pueder
cidentalmente d
La vida no podi
tremo y a la se
les del espacio i
ría no proporci
dero origen de l
4 **Teoría naturalís**
más de mil mi
de temperatura
para la vida.

oxígeno, nitrógeno y carbono) permanecían hacia el exterior. A medida que aumentaban las fuerzas gravitacionales, los gases como el vapor de agua, el amoniaco, el metano, el helio y el hidrógeno eran retenidos para formar la atmósfera primordial, que era reductora. Los elementos comunes ligeros de la superficie terrestre —carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno— formaron probablemente muchas de las primeras moléculas y, como se indicó anteriormente, estos elementos son los constituyentes fundamentales de la materia viva. Cuando la Tierra se enfrió, el agua pudo ser retenida en su superficie. Llenó las depresiones y formó los océanos, que en principio debieron de ser muy calientes, como la tierra. La vida no pudo existir hasta el momento en que las aguas y las tierras se hubieron enfriado.

13-2 Teorías sobre el origen de la vida

Existen varias teorías principales sobre el origen de la vida:

1 **Generación espontánea.** Antiguamente se creía que la vida se originó repetidamente de materia inerte por generación espontánea, incluso los gusanos y las moscas. Esta idea se desacreditó debido a los experimentos que se realizaron en los siglos XVII y XIX (cap 10). Sin embargo, la teoría moderna es que las primeras moléculas libres de DNA, capaces de autorreplicarse, se formaron a partir de materia inerte.

2 **Creación especial.** Hasta la mitad del siglo XIX se suponía, en general, que la vida había sido creada por algún poder sobrenatural, o bien de una vez o bien a intervalos sucesivos, o bien se admitía que cada especie había sido creada separadamente. Esta idea queda fuera del reino de la ciencia y no puede someterse a un estudio experimental.

3 **Teoría cosmozoica.** Esporas resistentes de formas vivientes pueden haber llegado a la Tierra accidentalmente desde algún punto del universo. La vida no podría haber sobrevivido al frío extremo y a la sequedad y a las radiaciones letales del espacio interestelar. Y, además, esta teoría no proporciona una explicación del verdadero origen de la vida.

4 **Teoría naturalística.** En algún momento, hace más de mil millones de años, las condiciones de temperatura y humedad fueron adecuadas para la vida. No había oxígeno libre, pero la atmósfera contenía metano, amoníaco, hidrógeno y vapor de agua. Se sabe, por experimentos recientes, que aminoácidos tales como la glicina y la alanina se producen cuando dichos gases se exponen a la luz ultravioleta o a descargas eléctricas como, por ejemplo, los relámpagos. El ácido nucleico adenina ha sido también producido en el laboratorio mediante irradiación con una mezcla de metano, amoniaco y agua. Agregaciones de tales moléculas orgánicas se habrían acumulado probablemente en bolsas de agua marina poco profundas y protegidas, pues entonces no había bacterias que pudieran provocar la descomposición. En el largo curso de la evolución química tales agregados compitieron (selección natural) por las provisiones limitadas de materias primas y sólo sobrevivieron «los más aptos». Algunos de ellos pudieron actuar como catalizadores y, finalmente, se hicieron autocatalíticos, es decir, fueron capaces de catalizar la síntesis de moléculas iguales a ellos. Es probable que estas moléculas obtuvieran su energía de la fermentación de azúcares simples, como algunas bacterias actuales. Más adelante se desarrollaron organismos autótrofos que pudieron utilizar pigmentos que absorbían la luz, como la clorofila, para sintetizar moléculas complejas de carbono y liberar oxígeno libre (fotosíntesis). Todo ello dio por resultado el contenido actual de oxígeno de la Tierra, el cual se estima que pasa a través de todos los organismos vivientes cada 2000 años aproximadamente. Utilizando la energía solar, las algas verdes unicelulares se desarrollaron y se convirtieron en alimento para los primeros animales, los protozoos unicelulares. Una vez que se llegó a esta fase, las células pudieron empezar a formar grupos de unidades iguales y más tarde diferenciarse para formar tejidos con distintas funciones, tal como ocurre en los organismos superiores.

13-3 Dónde se originó la vida

Puesto que muchos de los animales más sencillos son acuáticos y marinos, y puesto que las células y los líquidos del cuerpo de todos los animales contienen sales (ClNa y otras), cabe inferir que la vida empezó en los océanos. Los primeros restos de animales se hallan todos en rocas de origen marino. Luego, diversos organismos marinos invadieron las aguas dulces y la tierra firme. Algunos grupos de estos últimos hábitats se han convertido en marinos secundariamente, como los tiburones y peces óseos primitivos, los plesiosaurios y otros reptiles extinguidos, y las ballenas, focas y sirénidos entre los mamíferos vivientes.

13-4 Cuándo se originó la vida

Una estimación sitúa el principio de la Tierra hace 4500 millones de años. Las rocas superficiales más antiguas reconocibles (Arqueozoico) se calcula que tienen 3800 millones de antigüedad, y las primeras (Cámbrico) que contienen numerosos restos animales con partes duras se formaron probablemente hace de 600 a 700 millones de años (pár. 12-29). En aquel tiempo habían ya evolucionado muchos grupos de animales. Los organismos unicelulares fósiles (algas azules y verdes, bacterias y posiblemente hongos) se encuentran en rocas estimadas en 1000 millones de años y organismos semejantes a bacterias *(Eobacterium)* y algas azules se encuentran en rocas de 3000 millones de años. El organismo más antiguo conocido es *Eobacterium.* No existen pruebas concluyentes de que haya habido una laguna o rotura completa en el registro de la vida, de manera que las condiciones adecuadas para la existencia de la vida tienen que haber prevalecido en algún lugar de la Tierra a través de un enorme período de tiempo.

13-5 Evolución

Los datos reunidos por los astrónomos indican que las estrellas y el sistema solar, y otros sistemas del universo, han ido experimentando cambios graduales, o una **evolución cósmica.** En la Tierra existen numerosas pruebas de una **evolución geológica** gradual en la elevación y posterior erosión de las masas continentales, el transporte de partículas por las aguas para formar sedimentos, y los cambios climáticos a largo plazo.

Los animales y protistas actualmente vivientes y las numerosas especies extinguidas representadas por los fósiles comprenden una gran variedad de formas progresivamente más complejas, desde los protozoos unicelulares hasta los invertebrados y vertebrados superiores. Según los biólogos, la historia de los animales (y plantas) sobre la Tierra ha consistido en un proceso de continua **evolución orgánica,** que ha producido las especies existentes. Se admite que los organismos existentes son los descendientes modificados, pero directos, de otras especies que vivieron en épocas geológicas anteriores. Es una «descendencia con modificación», proceso denominado el «origen de las especies» por Carlos Darwin. Se admite que los procesos evolutivos todavía operan actualmente, por lo que es posible estudiarlos experimentalmente. Lo que se sabe respecto a la manera de realizarse la evolución se resume en la clasificación natural de la figura 14-1, que es un árbol genealógico del Reino Animal. Algunas semejanzas y diferencias entre tipos y clases se resumen en las tablas 14-3 y 27-1. Estas características se emplean en las clasificaciones de varios grupos al final de los capítulos 15 a 34.

Las pruebas de la evolución orgánica proceden de varias fuentes: de la morfología comparada, de la fisiología, de la embriología, de la distribución geográfica y del estudio de los fósiles (paleontología); de los animales y plantas domesticados, y la experimentación. En los últimos años hay pruebas que proceden de la bioquímica, de la biología molecular y de la genética, incluyendo la citogenética, y de otros campos de la biología. Existen abundantes pruebas de que ha existido la evolución, pero hay diferencias de opiniones respecto a algunos de los mecanismos.

Pruebas de la evolución

13-6 Morfología comparada

La mayoría de los organismos son iguales en el hecho de estar constituidos por células que presentan muchos rasgos comunes. Entre estas se hallan las cuatro moléculas que componen el código genético y los mitocondrios, las estructuras que transfieren la energía en el interior de las células. Los cilios están ampliamente extendidos y se encuentran desde en los protistas hasta en las plantas y animales superiores, incluido el hombre. Su configuración en filamentos (pár. 3-16), característica y casi omnipresente, revela que estructuras divergentes como las células ciliadas auditivas y los fotorreceptores de la retina han derivado de ellos. En los últimos años el estudio comparativo del número cromosómico y la morfología entre los grupos de especies y subespecies han proporcionado pruebas de las relaciones y orígenes evolutivos. En tales estudios, características cromosómicas particularmente útiles son las asas distintivas u otras configuraciones que resultan de inversiones, dele-

---

ciones, etc. (pár. 11
perficie, como en l
sophila (fig. 11-20
riotipo, el conjunto
combinada a ser
miento, a menudo
sucesos citogénicos
detalle. El proceso
huellas digitales c
poner un mensaje
les estudios han c
poliploides de pla
en el tiempo histó

Los grandes gru
aspectos variadam
semejantes para la
funciones necesari
de estos grupos m
za estructural; to
tienen un par de a
rasgos comunes. F
especie son anima
semejante.

Al analizar los
brir pruebas estru
cesario distinguir
común (homología
pasados comunes,
tivos que tienen
distinto origen. As
murciélagos, las

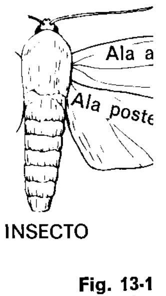


Fig. 13-1
esquelet
vertebra
con moc
la que f
dedos 2

cia con modifica-
«origen de las es-
dmite que los pro-
actualmente, por
experimentalmente.
anera de realizarse
asificación natural
ol genealógico del
as y diferencias en-
las tablas 14-3 y
plean en las clasi-
inal de los capítu-

orgánica proceden
gía comparada, de
de la distribución
fósiles (paleontolo-
domesticados, y la
años hay pruebas
de la biología mo-
yendo la citogené-
biología. Existen
existido la evolu-
opiniones respecto

de la evolución

son iguales en el
células que presen-
tre estas se hallan
nen el código ge-
ucturas que trans-
le las células. Los
idos y se encuen-
en las plantas y
hombre. Su con-
16), característica
estructuras diver-
auditivas y los fo-
derivado de ellos.
comparativo del
fología entre los
an proporcionado
nes evolutivos. En
omosómicas parti-
listintivas u otras
inversiones, dele-

ciones, etc. (pár. 11-19), y la configuración de la superficie, como en los cromosomas salivales de *Drosophila* (fig. 11-20). La información sobre el **cariotipo,** el conjunto de cromosomas de una especie, combinada a ser posible con pruebas de cruzamiento, a menudo permite al investigador trazar sucesos citogénicos de la evolución con bastante detalle. El proceso es semejante al de buscar las huellas digitales correspondientes o al de recomponer un mensaje con fragmentos dispersos. Tales estudios han confirmado que nuevas especies poliploides de plantas han surgido naturalmente en el tiempo histórico.

Los grandes grupos de animales, aunque tienen aspectos variadamente diversos, poseen órganos semejantes para la digestión, la excreción y otras funciones necesarias. Los miembros de cualquiera de estos grupos muestran entre sí mayor semejanza estructural; todos los insectos, por ejemplo, tienen un par de antenas, seis patas y muchos otros rasgos comunes. Finalmente, los miembros de una especie son animales de estructura completamente semejante.

Al analizar los animales con el objeto de descubrir pruebas estructurales de la evolución, es necesario distinguir los caracteres que tienen origen común (homología) y que, por tanto, indican antepasados comunes, de los rasgos meramente adaptativos que tienen función similar (analogía) pero distinto origen. Así, el esqueleto de las alas de los murciélagos, las aves y los pterodáctilos (reptiles voladores extinguidos) son homólogos porque todos son modificaciones de una organización común, la extremidad anterior de los vertebrados terrestres. Las alas de los insectos, en cambio, solamente son análogas de las de los vertebrados; aunque se emplean para volar, no proceden de extremidades, sino que son expansiones de la pared del cuerpo (figs. 13-1 y 13-2).

Los estudios de morfología comparada, embriología y paleontología hacen posible establecer la derivación de los apéndices de los vertebrados desde pliegues laterales del cuerpo existentes en los cordados inferiores (figs. 27-8 y 29-3) hasta las aletas de los tiburones y de los peces óseos. Las aletas de algunos peces fósiles (CROSOPTERIGIOS) contienen además elementos esqueléticos que pueden ser homólogos de los huesos de las extremidades de los vertebrados terrestres (fig. 13-3). Las extremidades de estos últimos muestran una gran amplitud de modificaciones adaptativas para usos especiales, consistentes en cambios de longitud y fusión o reducción de partes (fig. 13-2). No obstante, todas son homólogas y derivan de la extremidad pentadáctila (gr. *penta,* cinco + *dactylos,* dedo).

En los vertebrados, desde los más inferiores hasta los superiores, incluyendo el hombre, existen homologías prácticamente en todos los sistemas de órganos. La descripción comparativa de los sistemas de órganos del capítulo 4 al 9 contiene algunas de las pruebas más notables de la evolución (véanse también los capítulos 27 a 35). Así,

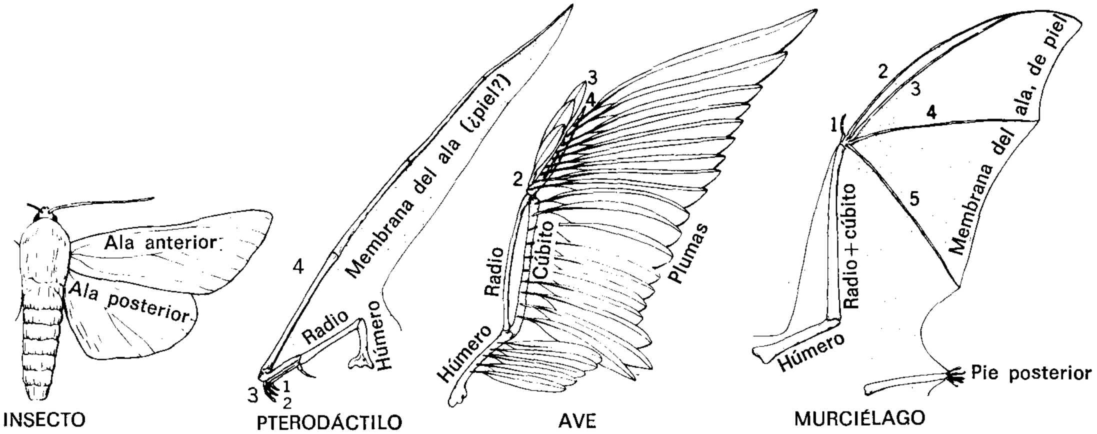


Fig. 13-1 Analogía entre las ala de los insectos (sin esqueleto interno) y de los vertebrados (con esqueleto), de igual función pero distinto origen. Homología en los huesos de las alas de los vertebrados, todos derivados del modelo de extremidad anterior de los vertebrados terrestres pero con modificaciones diversas. Pterodáctilo (reptil extinguido) con el 5.º dedo muy alargado; ave en la que faltan los dedos 1.º y 5.º, el 3.º y el 4.º están parcialmente soldados; murciélago con los dedos 2.º a 5.º alargados.

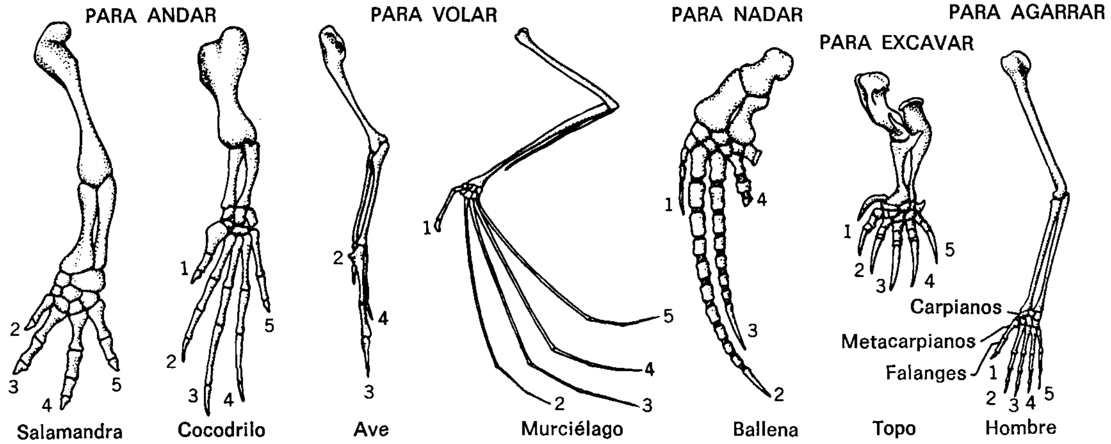


Fig. 13-2 Homología y adaptación en los huesos de la extremidad anterior izquierda en los vertebrados terrestres. Las extremidades son *homólogas* por estar constituidas por huesos comparables (húmero, carpianos, etc.) que, en cada especie, están *adaptados* para distintos usos mediante diferencias en la longitud, forma y volumen de los distintos huesos; 1-5, dedos.

en todos los vertebrados: 1) el sistema nervioso está constituido por un cerebro anterior con divisiones comparables, nervios craneales pares, un cordón nervioso dorsal impar y nervios espinales pares en cada somito del cuerpo; 2) la caja cefálica se continúa por una columna vertebral articulada constituida por vértebras separadas que sostiene el cuerpo y encierra el cordón nervioso; 3) el tubo digestivo es ventral respecto a las vértebras y siempre comprende un hígado y un páncreas como glándulas digestivas más importantes; 4) el corazón, situado ventralmente, se comunica con un sistema cerrado de vasos que contiene la sangre, en la que se hallan glóbulos blancos y rojos, y 5) los sistemas excretor y reproductor muestran muchos rasgos comunes. Cada sistema y cada órgano presenta una situación semejante en el cuerpo, y es parecida su forma general e incluso la estructura microscópica de los tejidos. Por este motivo, un anfibio, un reptil o un mamífero sirven igualmente para obtener una idea de los rasgos esenciales de la anatomía de un vertebrado.

No obstante, los sistemas de órganos no son exactamente iguales, sino que muestran cambios progresivos desde los peces hasta los mamíferos. En el encéfalo se comprueba una tendencia (figura 9-6) al agrandamiento de los hemisferios cerebrales, que son los centros de las actividades mentales superiores, y también del cerebelo, que es el centro de la coordinación. El corazón tiene dos cámaras en los peces, tres en los anfibios y la mayor parte de los reptiles, y cuatro en las aves y en los mamíferos, llegando a separar completamente la sangre venosa de la arterial (fig. 13-4). En los

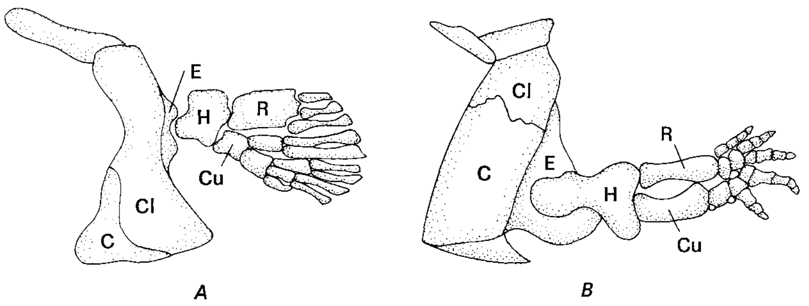


Fig. 13-3 Evolución probable de la extremidad anterior de los vertebrados. *A.* Aleta lobulada de un pez crosopterigio del Devónico. *B.* Extremidad de un anfibio primitivo. H, Húmero; R, Radio; Cu, Cúbito; E, Escápula; C, Clavícula; Cl, Cleitro. *(Según Romer, 1949, The vertebrate body, Philadelphia, W. B. Saunders Company.)*

órganos excretores la
desecho se realiza pr
lante sólo de la sangr

También en los in
sas homologías. Todo
tienen el cuerpo seg
nosas, una serie par
cordón nervioso vent
gos comunes. Igualn
vioso ventral doble
en los moluscos prim
vertebrados.

13-7 Fisiología com

En las propiedades fí
nismos existen mucha
comparables a las sin

1 Una clasificación b
cristales de oxihem

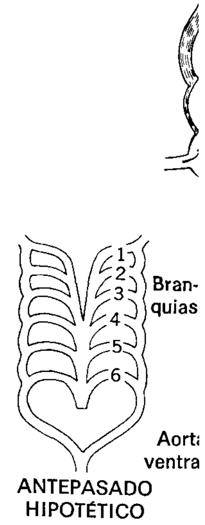


Fig. 13-4 Ho
de los verteb
arcos, pero la
terrestres el
sistémicos qu
izquierdo en l
zón embrionar
peces. La aur
reptiles y con
periores los
estadios que
(Compárese c

órganos excretores la eliminación de substancias de desecho se realiza primero del celoma y más adelante sólo de la sangre (fig. 7-8).

También en los invertebrados se hallan numerosas homologías. Todos los artrópodos, por ejemplo, tienen el cuerpo segmentado, con cubiertas quitinosas, una serie par de apéndices articulados, un cordón nervioso ventral doble y otros muchos rasgos comunes. Igualmente existe un cordón nervioso ventral doble en muchos gusanos anélidos, en los moluscos primitivos y en algunos otros invertebrados.

13-7 Fisiología comparada

En las propiedades físicas y químicas de los organismos existen muchas semejanzas básicas que son comparables a las similitudes morfológicas.

1 Una clasificación basada en la estructura de los cristales de oxihemoglobina de la sangre de los vertebrados es paralela a la clasificación de los vertebrados basada en la estructura del cuerpo. Los cristales de cada especie son distintos, pero todos los del mismo género poseen características comunes. Además, los de las aves tienen ciertas semejanzas pero difieren de los cristales obtenidos de la sangre de los mamíferos o reptiles.

2 Las pruebas de la precipitina son reacciones del suero sanguíneo. En estas pruebas el suero humano se distingue poco del de los antropomorfos (gorila, chimpancé, etc.), se distingue más del de otros primates (monos) y todavía más del de otros mamíferos. El suero de los mamíferos, a su vez, se distingue claramente del de los demás vertebrados.

3 Ciertas hormonas producidas por las glándulas de secreción interna determinan reacciones semejantes al ser inyectadas a animales muy distintos. En el ganado vacuno la glándula tiroides rige la intensidad del metabolismo: extractos de esta glándula pueden administrarse a seres humanos con déficit en la secreción tiroidea, con el objeto de acelerar su metabolismo. Si se admi-

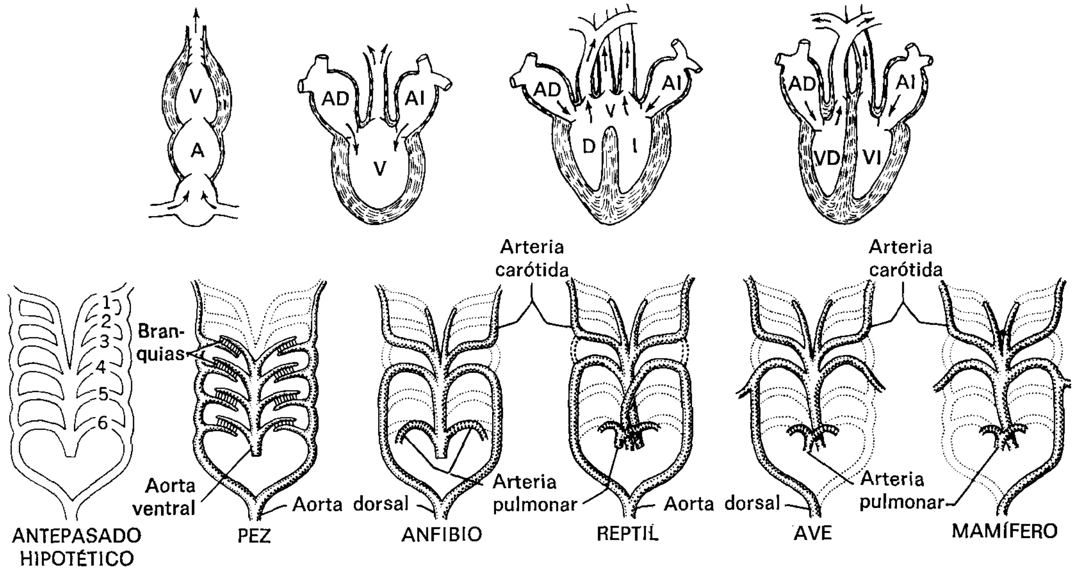


Fig. 13-4 Homología y secuencia embrionaria de los arcos aórticos y de las cámaras del corazón de los vertebrados. *Abajo:* En el embrión de todos los vertebrados se desarrollan seis pares de arcos, pero las partes indicadas por líneas de puntos desaparecen más adelante. En los vertebrados terrestres el tercer par siempre forma las arterias carótidas; el cuarto se convierte en los arcos sistémicos que van a la aorta dorsal, pero solamente se conserva el derecho en las aves y el izquierdo en los mamíferos; el sexto arco siempre forma las arterias pulmonares. *Arriba:* El corazón embrionario se inicia siempre con una aurícula *(A)* y un ventrívulo *(V)*; así permanece en los peces. La aurícula se divide *(AD, AI)* en los anfibios; el ventrículo se divide parcialmente en los reptiles y completamente *(VD, VI)* en las aves y mamíferos. En los embriones de las formas superiores los arcos y las cámaras se desarrollan progresivamente, a través de la sucesión de estadios que se indican en la figura. Las flechas indican la dirección de la corriente sanguínea. (Compárese con la figura 6-6.)

nistra tiroides de buey o cordero a renacuajos cuyo tiroides se ha extirpado, los renacuajos funcionarán normalmente y se metamorfosearán en ranas.

4 Muchos de los enzimas digestivos de distintos animales tienen una acción fisiológica esencialmente igual. La tripsina, que actúa sobre las proteínas, se presenta en muchos animales, desde los protozoos hasta el hombre; y la amilasa, que actúa sobre los almidones, se halla desde las esponjas hasta los mamíferos.

13-8 Embriología comparada

Excepto en algunos tipos de reproducción especializados, todos los animales pluricelulares se originan a partir de un zigoto u óvulo fecundado (capítulo 10). Los huevos de cada especie tienen la capacidad de producir un individuo de su misma especie, pero muchos de los rasgos del desarrollo embrionario son comunes a los miembros de cualquier grupo animal. Los óvulos fecundados se segmentan, pasan por una fase de blástula, una fase de gástrula con dos estratos de células, y luego se diferencian diversamente. En muchas clases de invertebrados el huevo produce una larva trocófora (fig. 14-8). Los huevos de los vertebrados presentan distinto tipo de segmentación según la cantidad de vitelo que poseen (fig. 10-10), pero los embriones jóvenes de todos ellos se asemejan mucho; más adelante puede reconocerse la clase a que pertenecen y posteriormente aparecn los caracteres de familia y los específicos (fig. 13-5). El embrión de pollo tiene al principio (fig. 10-12) los caracteres esenciales de los vertebrados: el notocordio, el sistema nervioso dorsal y los somitos; luego adquiere rasgos de ave, como el pico y las alas; y mucho después aparecen los rasgos de pollo en lugar de los de un pichón o de un pato.

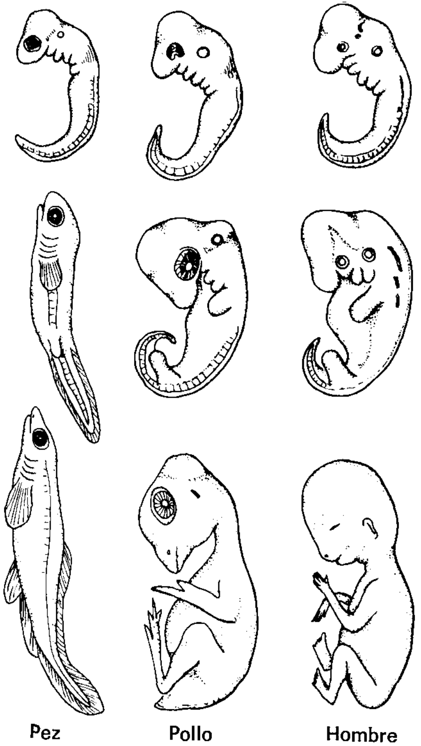


Fig. 13-5 Serie de embriones de vertebrados en tres estadios sucesivos y comparables de desarrollo. *Arriba:* Todos se asemejan mucho en la primera fase. *Centro:* La diferenciación es evidente. *Abajo:* Más adelante se patentizan las distintas características de cada uno de ellos. *(Según Haeckel,* 1891.)

En el embrión de un pez se desarrollan hendiduras branquiales pares, branquias, arcos aórticos y un corazón de dos cámaras; todos estos caracteres persisten en el adulto para servir en la respiración acuática. En el embrión de la rana aparecen estructruras semejantes que son necesarias durante la fase de la vida en que el animal tiene forma de pez, la fase larvaria, durante la cual vive en el agua. Pero cuando la larva se transforma en una rana que respira aire, desaparecen las branquias y las hendiduras branquiales, los pulmones entran en funciones para respirar aire, los arcos aórticos se transforman para servir en la organización del adulto, y en el corazón se forman tres cámaras para que la circulación de la sangre pueda dirigirse hacia el cuerpo y hacia los pulmones. Por tanto, el anfibio comienza con caracteres semejantes a los de los peces, necesarios a la larva acuática, y posteriormente éstos cambian para adaptarse a la vida terrestre. Sorprendentemente, los embriones de los reptiles, aves y mamíferos también presentan en sus primeras fases una organización de pez con hendiduras branquiales, arcos aórticos y corazón con dos cámaras (fig. 13-6), aunque ninguno de estos vertebrados tiene larvas acuáticas y todos respiran exclusivamente por pulmones después del nacimiento. Las hendiduras branquiales embrionarias pronto se cierran; los arcos aórticos se transforman en las carótidas y otras arterias (fig. 13-4), y pronto aparecen tres cámaras en el corazón, teniendo luego cuatro en las aves y en los mamíferos.

La presencia de las bolsas branquiales y de los arcos aórticos en los embriones de los reptiles, aves y mamíferos son reliquias atávicas. El regis-

---

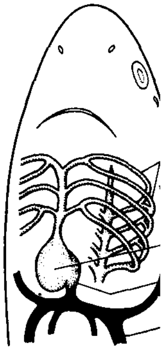


Fig. 13-6 Prueba e
humano (3 mm de
tiburón adulto de l
cámaras, numeroso
(Compárese son la

tro fósil indica
respiran por br
terrestres que r
aparición en el
tiles, aves y m
representan una
rana pasa todav
respiración aére
Otros muchos
y de la estructu
semejante. En t
primera bolsa b
en una trompa
ringe con la cav
la región branc
por una serie
(pár. 30-5); y e
do el hombre,
mandíbulas, oíd
«arcos viscerale
La posición
forma degenera
cido mediante e
y larvarias. Las
muestran que e
de los crustáce
Sacculina (fig.
es un crustáce
mente se descub
cordados al est
la forma dege
deducir su posi
Estos hechos
tes «leyes» sob

bros de cual-
dados se seg-
ula, una fase
as, y luego se
clases de in-
rva trocófora
rados presen-
gún la canti-
, pero los em-
nejan mucho;
ase a que per-
caracteres de
l embrión de
los caracteres
notocordio, el
os; luego ad-
y las alas; y
de pollo en
pato.
ollan hendidu-
cos aórticos y
stos caracteres
la respiración
parecen estruc-
ias durante la
forma de pez,
ve en el agua.
a en una rana
ranquias y las
nes entran en
cos aórticos se
ganización del
n tres cámaras
re pueda diri-
mones. Por tan-
es semejantes a
rva acuática, y
adaptarse a la
los embriones
ambién presen-
nización de pez
aórticos y cora-
que ninguno de
áticas y todos
nes después del
iales embriona-
órticos se trans-
ias (fig. 13-4), y
corazón, tenien-
s mamíferos.
quiales y de los
de los reptiles,
ívicas. El regis-

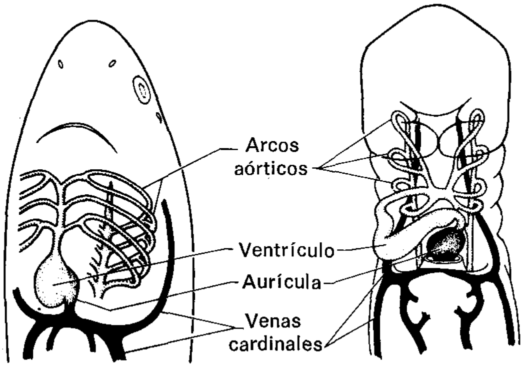


Fig. 13-6 Prueba embriológica de la evolución. El embrión humano (3 mm de longitud) de la derecha se parece al tiburón adulto de la izquierda por tener el corazón de dos cámaras, numerosos arcos aórticos y venas cardinales. (Compárese son las figuras 6-4, 6-6, 13-4 y 29-5.)

tro fósil indica que los vertebrados acuáticos, que respiran por branquias, precedieron a las formas terrestres que respiran aire. La secuencia de su aparición en el tiempo fue: peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (fig. 12-16). Los anfibios representan una fase de transición en la que cada rana pasa todavía de la respiración acuática a la respiración aérea (fig. 31-16).

Otros muchos rasgos del desarrollo embrionario y de la estructura del adulto tienen un significado semejante. En todos los vertebrados terrestres la primera bolsa branquial de cada lado se convierte en una trompa de Eustaquio que comunica la faringe con la cavidad del oído medio. En los peces, la región branquial tiene un esqueleto formado por una serie de arcos viscerales (branquiales) (pár. 30-5); y en los vertebrados superiores, incluido el hombre, ciertos cartílagos y huesos de las mandíbulas, oído medio y laringe derivan de los «arcos viscerales» embrionarios (fig. 13-7).

La posición zoológica de algunos animales de forma degenerada en la fase adulta se ha establecido mediante el estudio de sus fases embrionarias y larvarias. Las larvas de los percebes (fig. 24-13) muestran que estos animales pertenecen al grupo de los crustáceos, y el peculiar percebe parásito *Sacculina* (fig. 24-21) sólo puede reconocerse que es un crustáceo durante su vida larvaria. Igualmente se descubrió que los tunicados (fig. 27-3) son cordados al estudiar sus características larvarias; la forma degenerada de los adultos no permite deducir su posición en el reino animal.

Estos hechos y otros muchos ilustran las siguientes «leyes» sobre el desarrollo embrionario formuladas por Von Baer (1792-1876): 1) los caracteres generales aparecen antes que los caracteres especiales; 2) de los caracteres más generales se desarrollan los menos generales, y, finalmente, los especiales; 3) durante el desarrollo, un animal se aparta progresivamente de la forma de otros animales; 4) los estadios jóvenes de un animal se parecen a los jóvenes (o embrionarios) de otros animales inferiores en la escala, pero no a los adultos de estos animales. La frecuentemente citada «teoría de la recapitulación» o «ley biogenética» de Haeckel (1834-1919) afirma que cada organismo, al desarrollarse (ontogenia), tiende a recapitular los estadios por los que pasaron sus antepasados (filogenia). Las leyes de Von Baer son más exactas. El modelo de desarrollo embrionario en un grupo de animales relacionados puede contener rasgos que reflejan su pasado, pero hay numerosas innovaciones superpuestas que a menudo oscurecen el modelo ancestral. Así, no hay una recapitulación precisa. A los caracteres antiguos (palingenéticos) de los embriones se han añadido otros nuevos (cenogenéticos). Algunos de estos últimos aparecen pronto en el desarrollo individual, como las membranas embrionarias de los reptiles, aves y mamíferos. Las membranas son rasgos «nuevos», inexistentes en los vertebrados inferiores pero esenciales para proteger los embriones de los vertebrados terrestres (fig. 10-14). Otra complicación es la desaparición o reducción extrema de caracteres embrionarios en relación con especiales condiciones am-

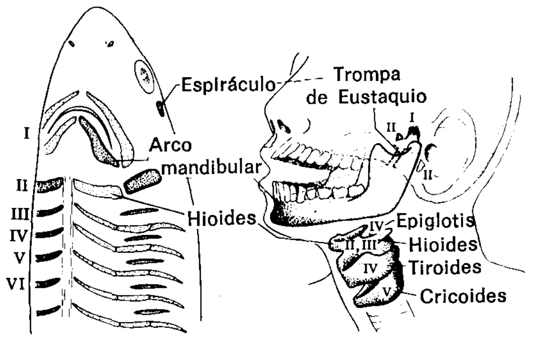


Fig. 13-7 Derivados de los arcos viscerales embrionarios en el hombre, comparados con los arcos branquiales (I-VI) que sostienen las branquias en el tiburón adulto. En el hombre dan lugar a: I, la mandíbula inferior (solamente el cartílago de Meckel) y el martillo y el yunque del oído medio; II, la apófisis estiloides del cráneo, el ligamento estilohioideo, parte del hioides y el estribo del oído medio; III, parte del hioides: IV, cartílago tiroides de la laringe y parte de la epiglotis; V, los cartílagos cricoides y aritenoides de la laringe. Los huesecillos del oído se representan en negro. La mandíbula es un hueso superior de membrana de origen posterior.

bientales, como la ausencia de larvas flotantes en los crustáceos de agua dulce y la falta de fases larvarias en algunas ranas arborícolas *(Eleutherodactylus)* y en algunas salamandras terrestres (PLETHODONTIDAE). Las larvas pueden alcanzar a veces la madurez sexual y pueden reproducirse (pedogénesis, párrafo 31-24). Las larvas de ascidias, con sus hendiduras branquiales y su notocordio, podrían haber iniciado la línea de los cordados, y la larva de los milpiés, con seis patas, madurando sexualmente, y conservando al mismo tiempo sus caracteres larvarios, se ha propuesto como antepasado de los insectos.

13-9 Órganos rudimentarios

Las estructuras sin uso y de tamaño reducido se denominan **órganos rudimentarios.** Son caracteres en proceso de desaparición en los animales vivientes, que fueron necesarios y funcionales en sus antepasados. Varias especies de peces, cangrejos e insectos cavernícolas tienen los ojos reducidos o ausentes, mientras que sus parientes que viven al aire libre poseen ojos. En las boas (fig. 32-11), en otras serpientes y en las ballenas existen restos de cintura pélvica y extremidades posteriores. Las ballenas carecen de dientes en su fase adulta pero en sus embriones se presentan esbozos dentarios. Los embriones de las aves poseen esbozos dentarios transitorios; ciertas aves fósiles (fig. 33-19) tenían dientes de la fase adulta. El kiwi de Nueva Zelanda (fig. 33-20) tiene alas degeneradas con huesos rudimentarios, y las grandes moas de dicho país carecían completamente de alas. Los caballos vivientes tienen sobrehuesos que son vestigios de dedos presentes en las caballos ancestrales (fig. 13-13).

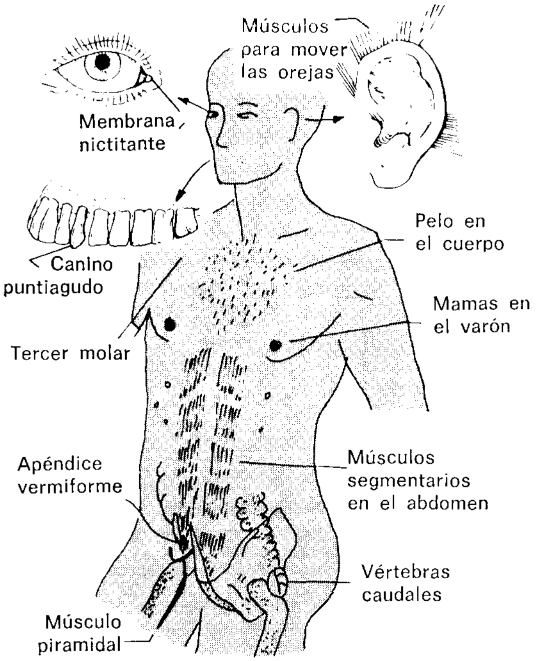


Fig. 13-8 Algunos órganos rudimentarios en el cuerpo humano. *(Parcialmente según Kahn.)*

Existen muchos caracteres rudimentarios en el cuerpo humano; en la figura 13-8 se muestran algunos ejemplos. El caballo, los roedores y otros mamíferos poseen un largo ciego o apéndice, que constituye una cámara digestiva accesoria. En el hombre, el apéndice es un rudimento delgado de unos 4 ó 5 cm de longitud que no tiene función útil y que a menudo se infecta requiriendo intervención quirúrgica. El pabellón de la oreja de los mamíferos se mueve mediante músculos especiales; por no necesitar dicho movimiento, en el hombre estos músculos acostumbran a estar reducidos y no son funcionales. En el ángulo interno del ojo humano existe una membrana rosada (plica semilunaris) que representa la membra nictitante transparente, o tercer pérpado, que existe en el gato, las aves, las ranas y otros vertebrados terrestres. La muela del juicio del hombre, o tercer molar, es menor y más variable que los otros molares, y el tiempo de su erupción es más irregular; esto sugiere que se está convirtiendo en inútil y puede llegar a desaparecer. No obstante, es preciso señalar que un órgano considerado rudimentario y carente de funciones puede, de hecho, tener una función desconocida, reducida o alterada. Por tanto el término debería ser aplicado con reservas.

13-10 El registro fósil

El estudio de los **fósiles** suministra importantes pruebas de la evolución.

Leonardo da Vinci (1452-1519) fue el primero en reconocer que los fósiles eran restos de vida animal del pasado.[1] Los primeros estudios importantes de fósiles los realizó el anatómico francés Georges Cuvier (1769-1832). En 1800 publicó una descripción de los elefantes fósiles, relacionándolos

---

[1] En el capítulo 12 se estudia la naturaleza de los fósiles, los medios para estimar su edad, y su distribución en el tiempo. Algunos fósiles se describen en los capítulos 15 a 34, y en el capítulo 35 se esboza la historia del hombre fósil.

---

con las formas vivi
clasificación de los
vivientes como las
mostrar una secuenc
mostrar el valor del
vo. No obstante, Cu
cial, y fue Darwin
los fósiles constituía
dad y evolución de
gía (gr. *palaios,* ant
es actualmente una
la zoología y la geol
de la evolución.

El registro geológ
muy imperfecto. Se
se posean los resto
capítulos, contiene
fragmentos de págir
el final conserva u
intactas o capítulos

Fig. 13-
Cañón,
entre pa
discorda
maron,
las roca
zoica. (

con las formas vivientes; posteriormente, en una clasificación de los peces, incluyó tanto las formas vivientes como las fósiles. Fue el primero en demostrar una secuencia de faunas extinguidas y en mostrar el valor del método anatómico comparativo. No obstante, Cuvier creía en la creación especial, y fue Darwin el primero en demostrar que los fósiles constituían una prueba de la continuidad y evolución de los organismos. La **Paleontología** (gr. *palaios,* antiguo), el estudio de los fósiles, es actualmente una importante ciencia que enlaza la zoología y la geología y descubre muchos hechos de la evolución.

El registro geológico de la vida en el pasado es muy imperfecto. Se parece a un libro del que sólo se posean los restos; faltan todos los primeros capítulos, contiene sólo algunas páginas sueltas, o fragmentos de páginas, de la parte central, y hacia el final conserva un número creciente de páginas intactas o capítulos completos. Todos los restos de la vida en el pasado son el resultado de una sucesión de hechos afortunados: 1) los restos de un animal muerto escapan a la destrucción y 2) quedan enterrados en un sedimento o en ceniza que 3) no experimenta un calentamiento, presión o plegamiento excesivos, que destruirían el fósil; 4) el sedimento o roca es elevado para formar parte de tierra firme y 5) escapa a la acción destructora de la erosión por el agua o el viento; finalmente, 6) el fósil aparece en la superficie y atrae la atención de un paleontólogo. Algunos restos fósiles son completos, pero muchos son fragmentarios, y todos los fósiles conocidos constituyen solamente una fracción de las numerosas especies animales y vegetales que vivieron en el pasado. Algunas especies o grupos es posible que no se hayan conservado nunca como fósiles por tener el cuerpo blando o porque vivieron en lugares donde no fue posible la fosilización. Numerosos fósiles han sido destruidos por la alteración de las rocas o por la erosión,

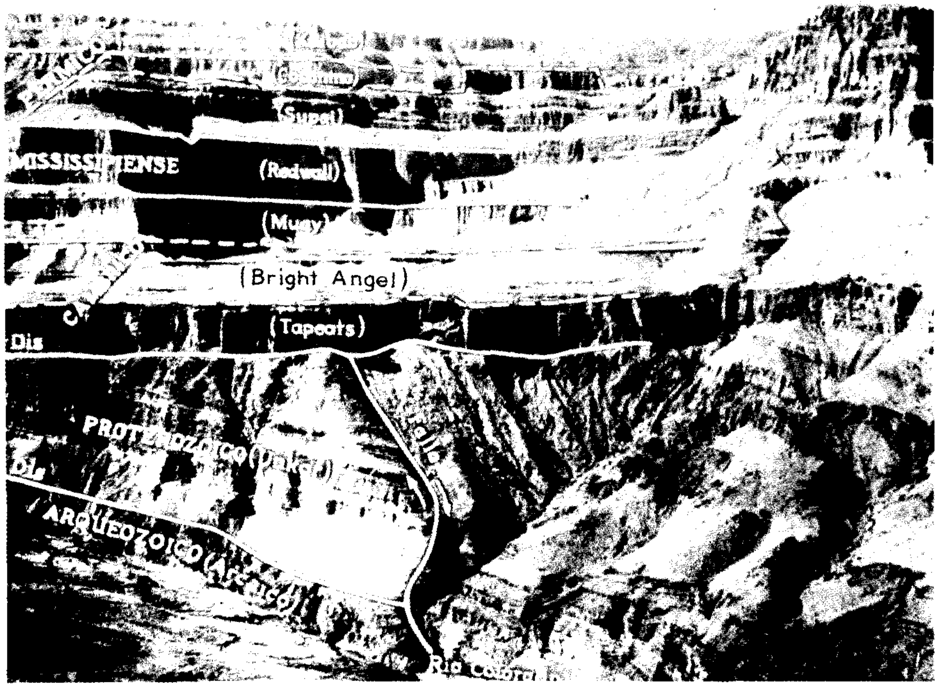


Fig. 13-9 Una muestra de la columna geológica: sucesión de estratos en la pared norte del Gran Cañón, Arizona (compárese con la figura 12-18). Se indican las eras y períodos (los nombres entre paréntesis son los de las formaciones locales de rocas). Se indica una línea de falla. Dos discordancias (Dis) marcan grandes lagunas en el registro; debajo de éstas las rocas se deformaron, elevaron y erosionaron antes de que se depositara el próximo estrato. En este lugar faltan las rocas de los períodos Ordoviciense, Silúrico y Devónico, y de las eras Mesozoica y Cenozoica. *(Foto del U. S. Geological Survey.)*

y los fósiles actualmente existentes dentro de las rocas o debajo del mar son inaccesibles.

13-11 Invertebrados

Las rocas formadas antes del Cámbrico han experimentado desde entonces tantos plegamientos y distorsiones, que conservan muy pocos restos orgánicos. Sin embargo, entonces debía ya hacer mucho tiempo que existían los animales, porque los estratos Cámbricos, los más antiguos que contienen numerosos fósiles, presentan una gran variedad de invertebrados: protozoos, esponjas, medusas, gusanos, braquiópodos, equinodermos (cohombros de mar, crinoideos), moluscos (gasterópodos, cefalópodos) y artrópodos (crustáceos, trilobites). No es posible trazar los comienzos de la mayoría de los tipos pero, en cambio, puede seguirse bien el origen, la continuidad y el declive o extinción de otros. Los trilobites (fig. 23-2) dominaban cuando se inicia el registro, en el Cámbrico; aumentaron en número y variedad, y desaparecieron completamente en el Pérmico, cuando se elevó el nivel de los continentes se produjeron glaciaciones y aumentó la aridez. Los BRAQUIÓPODOS (fig. 20-18) abundaron durante todo el Paleozoico (1300 géneros), fueron menos numerosos en el Mesozoico (285 géneros) y existen actualmente. Se han descrito unas 30 000 especies extinguidas, pero sólo viven todavía unos 63 géneros y 260 especies. El género *Lingula* viviente se parece mucho al del Ordoviciense, hace ya de 440 a 500 millones de años, y este género es quizás el más antiguo de todos los vivientes. Los ammonites (clase CEFALÓPODOS) empezaron a fines del Silúrico. Como en el nautilo viviente (pár. 21-24), sus conchas están formadas por una serie de cámaras, con el animal situado en la mayor, que es la terminal. La forma general de la concha cambió en el decurso del tiempo (figuras 13-11 y 13-12) y las suturas que separan las cámaras contiguas son más simples en las formas más antiguas y más complejas en las más recientes. Las primeras cámaras formadas por algunos de los últimos ammonites eran simples, como las de sus antepasados. Luego, sorprendentemente, algunos de los últimos ammonites tenían de nuevo suturas más simples y sus conchas estaban arrolladas en las partes jóvenes, pero eran rectas en las adultas. Finalmente, la línea de los ammonites se extinguió completamente en el Cretácico. El extenso tipo de los ARTRÓPODOS estaba representado por crustáceos acuáticos y trilobites durante el período Cámbrico, por euriptéridos en el Ordoviciense. Los escorpiones, primeros animales de respiración aérea y terrestres, aparecieron en el Silúrico. Los insectos alados aparecen súbitamente en el Carbonífero, en distintos órdenes diferenciados, y no es posible averiguar de qué clase de artrópodos descienden.

13-12 Vertebrados

El origen de los vertebrados está oscurecido por grandes lagunas en el registro geológico. Los res-

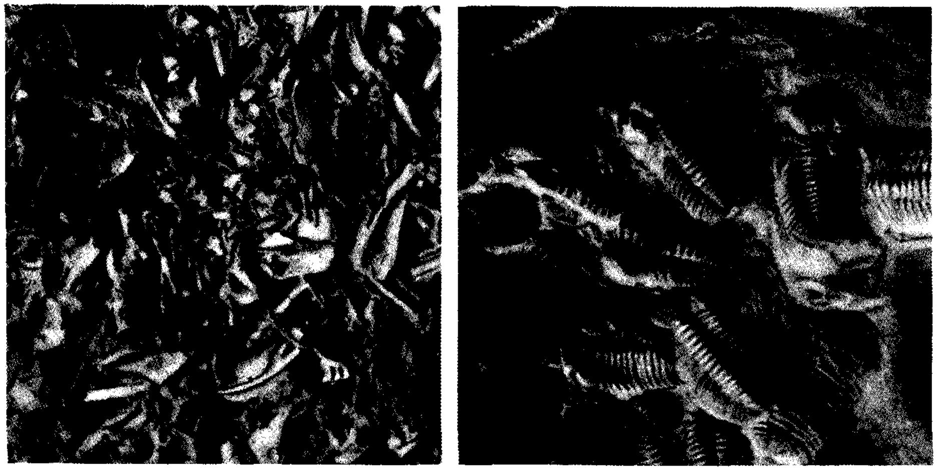


Fig. 13-10 **Fósiles representativos: se ha separado la matriz de roca que los cubría.** *Izquierda:* Lecho de huesos fósiles del Mioceno de Nebraska que contiene restos de rinocerontes y otros mamíferos. *Derecha:* Acumulación de trilobites devónicos. *(Izquierda, del Museo Americano de Historia Natural; derecha, del Museo Nacional de los EE.UU.)*

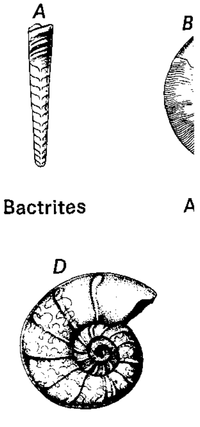


Fig. 13-11 Tendenci
fósiles (tipo MOLUS
tra el arrollamiento y
cha y los cambios e
por líneas finas; neg
la misma escala. *(D*
Paleontology.)

tos más antiguos
dulces, y tanto la
riñón habla a fav
equinodermos, de
los cordados, son
tólogos defienden
brados.
En las rocas cá
de vertebrados. L
nen fragmentos q
tracodermos, ante
son los vertebra
mandíbulas y sin
silúricos contiene
bién espinas y p
tes a placodermo
dos con mandíb
abundaban los pl
tracodermos eran
el Devónico apar
óseos, llegando a
existen restos de
de finales del D
indudablemente
nes de este perío
pos especializado
Pérmico hasta el
males dominante
las aguas dulces.
como los bronto

guo de todos los
EFALÓPODOS) em-
no en el nautilo
s están formadas
animal situado en
forma general de
del tiempo (figu-
e separan las cá-
s en las formas
las más recientes.
or algunos de los
como las de sus
nente, algunos de
uevo suturas más
arrolladas en las
n las adultas. Fi-
ites se extinguió
l extenso tipo de
tado por crustá-
el período Cám-
)rdoviciense. Los
e respiración aé-
Silúrico. Los in-
nte en el Carbo-
enciados, y no es
e artrópodos des-

á oscurecido por
eológico. Los res-

quierda:
y otros
cano de

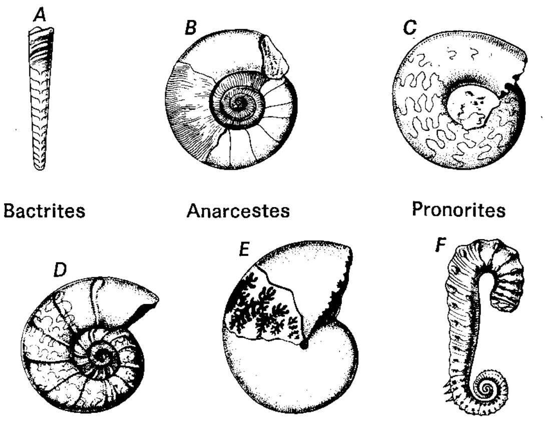


Fig. 13-11 Tendencias en la evolución de los ammonites fósiles (tipo MOLUSCOS, clase CEFALÓPODOS); se muestra el arrollamiento y desenrollamiento posterior de la concha y los cambios en la forma de las suturas (indicadas por líneas finas; negras en E). Todos reducidos, pero no a la misma escala. *(Del University of California Museum of Paleontology.)*

tos más antiguos provienen de depósitos en aguas dulces, y tanto la estructura como la función del riñón habla a favor de tal origen. Sin embargo, los equinodermos, de los que pueden haber surgido los cordados, son todos marinos, y muchos paleontólogos defienden el origen marino de los vertebrados.

En las rocas cámbricas no se han hallado restos de vertebrados. Los estratos ordovicianicos contienen fragmentos que pertenecen posiblemente a ostracodermos, antepasados de los ciclóstomos, que son los vertebrados vivientes más inferiores, sin mandíbulas y sin apéndices pares. Los depósitos silúricos contienen muchos ostracodermos y también espinas y placas probablemente pertenecientes a placodermos, que son los primeros vertebrados con mandíbulas. Al principio del Devónico abundaban los placodermos, mientras que los ostracodermos eran menos frecuentes. Más avanzado el Devónico aparecieron los tiburones y los peces óseos, llegando a ser pronto abundantes. También existen restos de anfibios, con extremidades pares, de finales del Devónico. Los reptiles se iniciaron indudablemente durante el Carbonífero pues a fines de este período ya presentaban una serie de tipos especializados. Desde entonces, a partir del Pérmico hasta el Cretácico, constituyeron los animales dominantes en tierra firme, en el mar y en las aguas dulces. Muchos alcanzaron gran tamaño, como los brontosaurios, dinosaurios y plesiosaurios. Todos los grandes reptiles desaparecieron a fines del Cretácico, sobreviviendo únicamente cuatro órdenes que persisten todavía. Los primeros mamíferos, pequeños y parecidos a reptiles, aparecieron en el Triásico, y las primeras aves conocidas aparecieron en el Jurásico. A principios del Terciario (Paleoceno) los mamíferos florecieron en gran variedad, incluyendo algunos órdenes existentes y otros extinguidos. Las formas más primitivas fueron substituidas por tipos más modernos y los mamíferos alcanzaron su máxima diversidad en el Mioceno. Desde entonces han empezado a declinar, pues gran número de ellos se extinguieron a fines del Pleistoceno, inmediatamente antes de iniciarse el período Reciente, en el cual vivimos nosotros. Por consiguiente, a pesar de lo fragmentario de los datos que poseemos, al ascender en el tiempo los vertebrados se nos presentan en una secuencia temporal que corresponde a la creciente complejidad estructural de los grupos que viven actualmente.

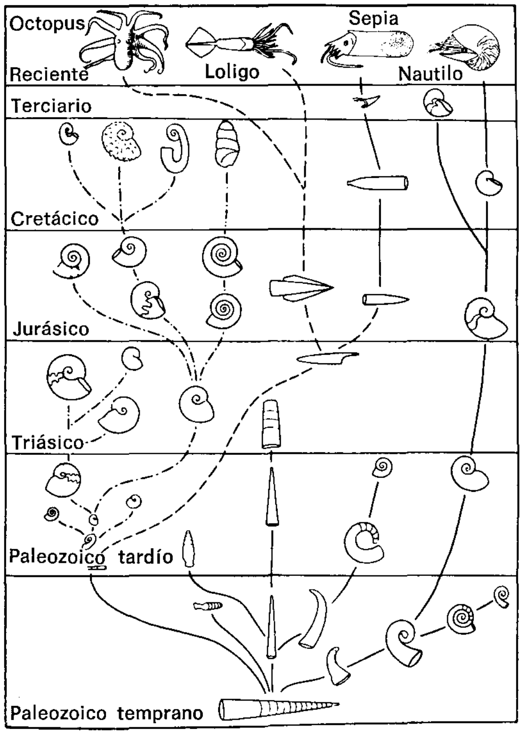


Fig. 13-12 Interpretación de la evolución en los CEFALÓPODOS. NAUTILOIDEOS (líneas continuas), COLOIDEOS (líneas de trazos) y †AMMONOIDEOS (punto y raya). Compárese con las figuras 14-11 y 23-17. *(Modificado de Raymond, Prehistoric life, con el permiso del Presidente y Miembros del Harvard College.)*

13-13 Caballos

La familia de los ÉQUIDOS suministra el registro más completo de la evolución en una serie animal (fig. 13-13), que culmina en los actuales caballos, asnos, onagros y cebras del Viejo Mundo. Gran parte de su desarrollo inicial ocurrió en América del Norte, pero allí los caballos se extinguieron a fines del Pleistoceno (o a principios del período Reciente), por razones desconocidas. Los caballos salvajes que vivieron en los Estados occidentales de Norteamérica durante los cinco últimos siglos derivaban todos de cepas introducidas por los primeros exploradores y colonos, y que luego se hicieron salvajes.

Los principales cambios en los caballos, a tra-

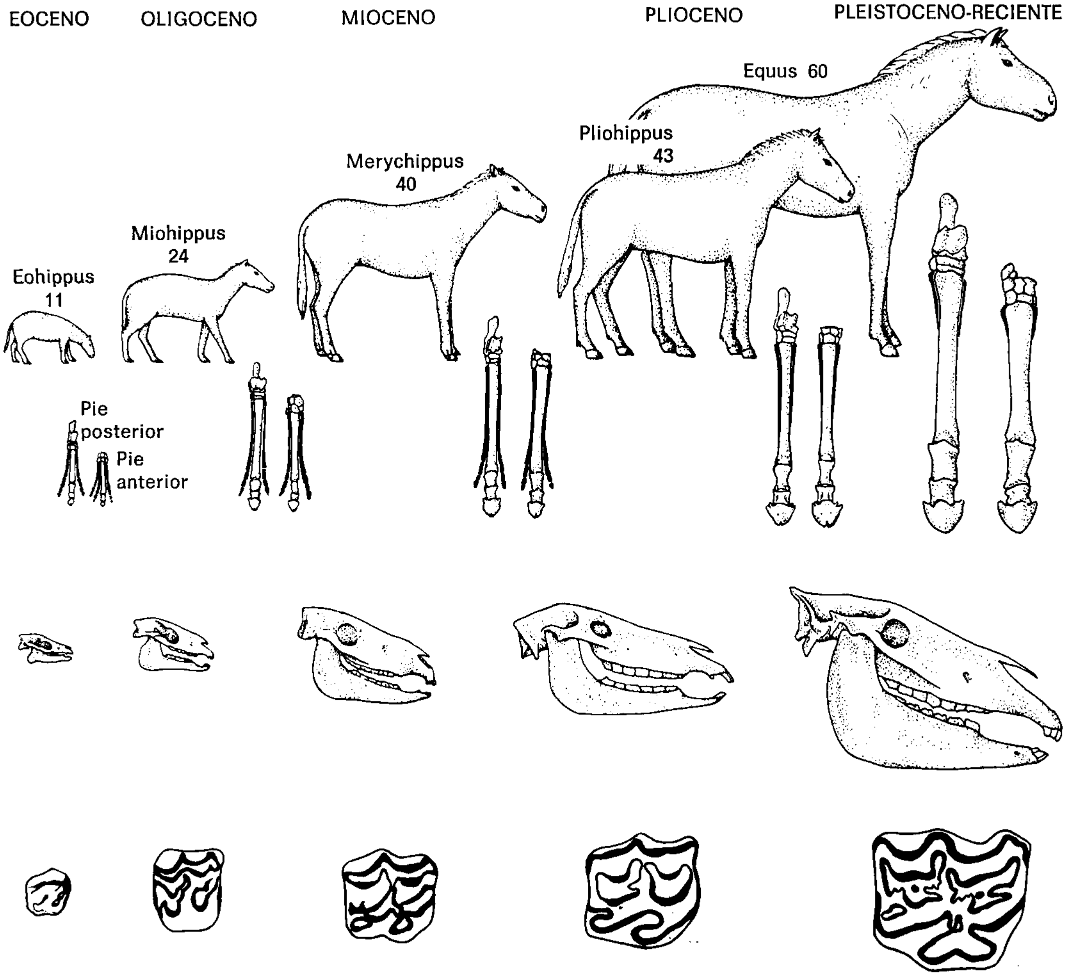


Fig. 13-13 Evolución del caballo. *Línea superior:* Cambio progresivo en el tamaño y en la forma, desde el pequeño †*Eohippus*, del Eoceno, habitante de los bosques, hasta el moderno *Equus*, habitante de las praderas y de tamaño grande (los números indican la altura hasta los hombros, en centímetros). *Segunda línea:* Huesos del pie anterior y del posterior mostrando la reducción de los dedos laterales (negro continuo), desde † *Eohippus*, con tres dedos posteriores y cuatro anteriores, hasta *Equus*, con sólo un dedo funcional en cada pie; el segundo y el cuarto dedos están representados por huesos rudimentarios. *Tercera línea:* Cráneos mostrando cambios en el tamaño y en perfil y en el cierre de la apófisis postorbitaria. Los cambios estructurales son representativos de las fases a través de las cuales debió pasar el caballo moderno (género *Equus*). No obstante, ni *Merychippus* ni *Pliohippus* (en sentido estricto) constituyen las líneas diversas que condujeron a *Equus*. *Línea inferior:* Superficie trituradora del segundo molar superior, mostrando la complejidad progresiva del esmalte (negro). *(La línea superior adaptada de R. S. Lull, Fossils, cortesía de The University Society, New York; las demás de W. D. Matthew,* 1913. *y R. A. Stirton,* 1940.)

vés del tiempo, so
de el tamaño de
mayor que el de l
to y alargamiento
a los ojos; 3) aum
voluciones del cer
y de la movilida
premolares y en lo
dos para ramone
cúspides en la sup
pastar, prácticam
numerosos pliegue
las patas para in
rrera, con pérdid
fusión de los hue
jor encaje en las
por el radio y la t
desde cinco a un
que está cubierto
terales se reducen
los pequeños hue
persisten en form
bios el caballo se
dor rápido de pa
alimentarse en la
altos provistos de
ra triturar hierbas
mente larga.

El origen de l
gistro empieza c
en el Eoceno inf
Europa. Era un
neador, de unos
un cuello y cabez
de 44 piezas, de
tes de cemento. L
funcionales, pero
primero y el quin
brehuesos. †*Mioh*
maño de un cord
raíces y tres ded
dedos laterales er
un rudimento óse
tas anteriores. En
do varias líneas
las que había for
voras. Durante el
distintos de cabal
ban en las prade
nos se extendier
América del Sur,
ros de patas cort
toceno. Los dedos

ipios del período
das. Los caballos
ados occidentales
co últimos siglos
cidas por los pri-
que luego se hi-

s caballos, a tra-

ENO-RECIENTE

la forma,
us, habi-
, en cen-
e los de-
nteriores,
represen-
y en per-
s de las
ni *Mery-*
a *Equus.*
d progre-
e *Univer-*

vés del tiempo, son los siguientes: 1) aumento desde el tamaño de perro pequeño hasta uno algo mayor que el de los caballos existentes; 2) aumento y alargamiento de la parte de la cabeza anterior a los ojos; 3) aumento del tamaño y de las circunvoluciones del cerebro; 4) aumento de la longitud y de la movilidad del cuello; 5) cambios en los premolares y en los molares, desde dientes apropiados para ramonear, con raíces, coronas cortas y cúspides en la superficie, hasta los apropiados para pastar, prácticamente sin raíces, coronas altas y numerosos pliegues de esmalte; 6) alargamiento de las patas para incrementar la velocidad de la carrera, con pérdida del movimiento de rotación y fusión de los huesos de la pierna para lograr mejor encaje en las articulaciones y soporte del peso por el radio y la tibia, y 7) reducción de los dedos, desde cinco a uno largo (el tercero) en cada pata, que está cubierto por el casco (uña); los dedos laterales se reducen a pequeñas uñas y, finalmente, los pequeños huesos del segundo y cuarto dedos persisten en forma de sobrehuesos. Con estos cambios el caballo se convirtió en un mamífero corredor rápido de patas largas, adaptado a vivir y a alimentarse en las praderas abiertas, con dientes altos provistos de numerosos ribetes de esmalte para triturar hierbas duras durante una vida relativamente larga.

El origen de los caballos se desconoce. El registro empieza con †*Hyracotherium* (†*Eohippus*) en el Eoceno inferior de América del Norte y de Europa. Era un habitante de los bosques, ramoneador, de unos 28 cm de altura del dorso, con un cuello y cabeza cortos y una dentición completa de 44 piezas, de corona corta y con raíces carentes de cemento. Las patas anteriores tenían 4 dedos funcionales, pero las posteriores sólo 3, estando el primero y el quinto reducidos a unos delgados sobrehuesos. †*Miohippus,* del Oligoceno, tenía el tamaño de un cordero, molares más altos pero con raíces y tres dedos funcionales en cada pie; los dedos laterales eran menores y solamente persistía un rudimento óseo (el del quinto dedo) en las patas anteriores. En el Mioceno se habían desarrollado varias líneas (†*Parahippus,* †*Merychippus*), en las que había formas ramoneadoras y formas herbívoras. Durante el Plioceno existieron varios grupos distintos de caballos (†*Pliohippus,* etc.) que pastaban en las praderas de América del Norte. Algunos se extendieron por Eurasia, y †*Hippidion* a América del Sur, dando éste origen a algunos géneros de patas cortas que no sobrevivieron al Pleistoceno. Los dedos laterales se redujeron a simples uñas que no tocaban al suelo. Las piezas dentarias laterales eran más largas, con raíces cortas, más pliegues de esmalte y cemento entre los pliegues. Por último, durante el Plioceno se desarrollaron en América del Norte los primeros caballos provistos de un solo dedo, y más tarde se extendieron por todos los continentes, excepto Australia. En el Pleistoceno existieron en América del Norte 10 ó más especies *(Equus)* de tamaños distintos; todas ellas desaparecieron en tiempos prehistóricos. La evolución de los caballos siguió los conocidos cambios en los paisajes terciarios, desde el bosque húmedo a las praderas algo secas.

13-14 Elefantes

Los robustos huesos y dientes de los elefantes y formas relacionadas han dejado un registro bien documentado de la evolución con el orden de los Proboscidios (fig. 13-14). †*Palaeomastodon,* del Oligoceno de Egipto, medía unos 2,4 metros de altura. Tenía colmillos cortos, pero los demás incisivos y caninos habían desaparecido y quedaban 26 dientes; todos los dientes laterales eran funcionales a un mismo tiempo. Tenía probablemente una larga trompa o probóscide. Sus descendientes y otras formas se extendieron a la India y más tarde a Eurasia. †*Gomphotherium,* del Mioceno y del Plioceno, alcanzó América del Norte. Tenía tres molares en cada mandíbula, largos colmillos superiores y una larga mandíbula inferior con colmillos anchos y cortos. En los proboscidios se desarrollaron otras líneas colaterales que no sobrevivieron hasta épocas posteriores. †*Stegodon,* con tronco y colmillos largos, apareció en el Plioceno, pero parece que se trata más de un paralelo a los elefantes que de su antepasado.

Actualmente no hay proboscidios nativos de América, pero durante el Pleistoceno vivían cuatro tipos en América del Norte, y los mastodontes vivieron en América del Sur a fines del Plioceno y Pleistoceno. El mastodonte (†*Mammut americanum*) tenía unos 2,9 metros de altura y pelo largo y basto. Habitaba en los bosques del Canadá y de los Estados Unidos y probablemente era cazado por los primeros pueblos nativos. El mamut (†*Mammuthus primigenius*), que se extendía por todo el hemisferio norte, tenía 2,7 metros de altura y estaba cubierto de denso pelaje. Fue cazado por el hombre paleolítico en Europa, que lo representó en las pinturas rupestres; en los terrenos helados de Siberia y Alaska se han hallado restos car-

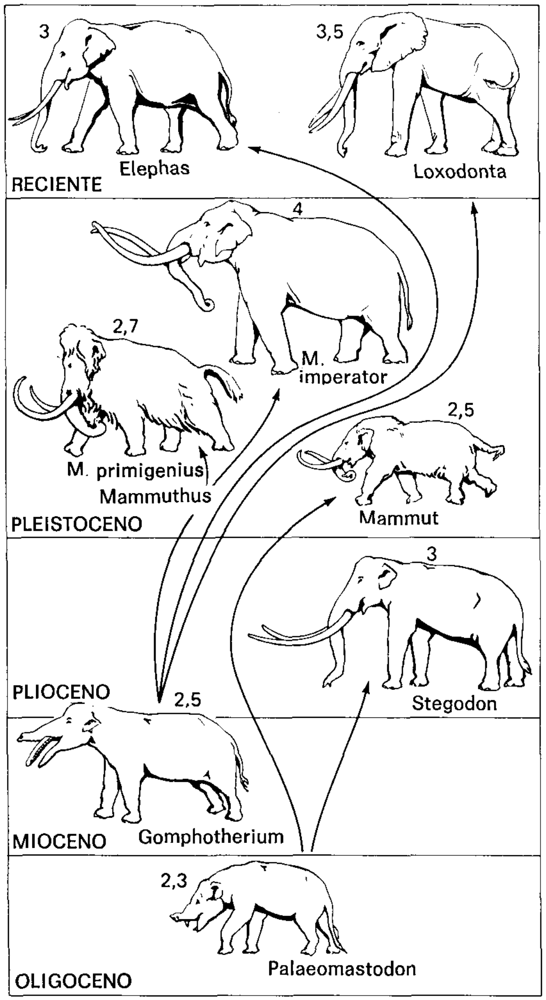


Fig. 13-14 Filogenia de los elefantes, mostrando el aumento en el tamaño y en la longitud relativa de los colmillos y de la probóscide, desde el Oligoceno. Los números indican la altura en los hombros, medida en metros (compárese con la fig. 13-15 en que se muestran los cambios en los dientes). Se omiten otras líneas de proboscidios que se extinguieron. † *Mammut,* mastodonte; † *Mammuthus primigenius,* mamut lanudo; † *M. imperator,* mamut imperial; *Elephas,* elefante indio; *Loxodonta,* elefante africano. *(Adaptado de H. F. Osborn,* 1936-1942. *Proboscidea, American Museum of Natural History.)*

nosos de mamuts. El mamut de Columbia *(†Mammuthus columbi)* tenía 3,4 metros de altura y poseía colmillos curvos; a principios del Pleistoceno vagaba por las regiones cálidas de América del Norte, hasta Florida y las mesetas mexicanas. El enorme mamut imperial *(†M. imperator)* sobrepasaba los 4 metros de altura y habitó probablemente las llanuras desde el Plioceno hasta el Pleistoceno medio. Los elefantes vivientes de la India y África *(Elephas, Loxodonta)* tienen dos grandes colmillos en la mandíbula superior y un solo molar funcional en cada mandíbula. Los molares tienen numerosas crestas transversales de esmalte, entre las cuales la dentina y el cemento, más blando, se desgastan por la acción de los alimentos duros (fig. 13-15).

13-15 Evolución humana

Numerosos indicios (cap. 35) indican que el hombre es un producto de la evolución. Tanto en su **estructura** macroscópica como en la microscópica el cuerpo humano se parece mucho al de los antropomorfos, es parecido a los demás primates, y tiene mucho en común con los mamíferos en general (compárese con las figuras 4-5, 4-6 y 5-3). En todos los sistemas de órganos se hallan homologías con otros vertebrados; ya se han mencionado algunos órganos rudimentarios del hombre (figura 13-8). Los caracteres estrictamente humanos, como la postura erecta, los pulgares oponibles, la cara plana anteriormente, escaso pelaje sobre el cuerpo y un gran desarrollo del encéfalo, son diferencias de grado y no cualitativas respecto a los caracteres de otros mamíferos. Numerosas relaciones **funcionales** (fisiología) son paralelas a las estructurales; tanto en el hombre como en los antropomorfos existen los mismos grupos sanguíneos; la sangre humana puede distinguirse por pruebas inmunológicas, de la de todos los demás animales, excepto de los antropomorfos, y algunos protozoos de la boca son comunes al hombre y a otros primates. El **desarrollo embrionario** inicial del hombre es esencialmente como el de otros vertebrados (fig. 13-5) y presenta bolsas branquiales temporales y numerosos arcos aórticos (figura 13-6). El **registro fósil** humano comprende una serie de tipos (fig. 35-10) que se aproximan gradualmente a la forma de las razas humanas actuales. Las adquisiciones superiores del hombre, respecto a las de otros organismos, son especialmente una cuestión de hábitos; comprenden la organización social, la modificación del ambiente en su propia ventaja, el desarrollo de herramientas y del lenguaje, y la capacidad de transmitir los conocimientos mediante la enseñanza.

El registro fósil indica un modelo de evolución común. Aparece un grupo de especies relacionadas y generalizadas; su cantidad aumenta, ocupan una variedad de hábitats o nichos y llegan a alcanzar

Fig. 13-1
a través
en la su
crestas t
cinco fig
gitudinale

un alto grado de
nivel de especiali
de las especies se
Llega a ser típica
grupo comienza e
se reduce a una
o se extingue. Est
veces en los difere
plos de esto son l
bulas, los dinosau

Cualquier tentativ
vivientes y fósiles
mejanzas y difere
ferentes ambiente

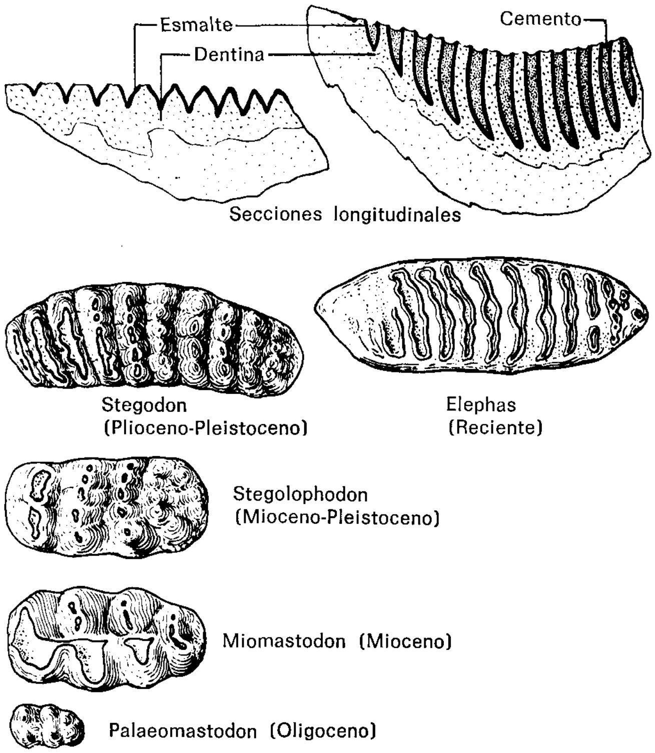


Fig. 13-15 Evolución de las piezas dentarias de los elefantes (tercer molar inferior izquierdo) a través del tiempo geológico, + 1/8. El aumento progresivo de tamaño va acompañado de cambios en la superficie trituradora, desde unas pocas series de cúspides bajas y cónicas a numerosas crestas transversales de esmalte, juntamente con profundización de los pliegues de esmalte. Las cinco figuras inferiores muestran la superficie trituradora; las dos superiores son secciones longitudinales. Los dientes de *Stegodon* convergieron probablemente con los de los elefantes.

un alto grado de especialización. Se alcanza un nivel de especialización y el ritmo de extinción de las especies se aproxima al de la especiación. Llega a ser típica la especialización extrema. El grupo comienza entonces a declinar y finalmente se reduce a una pocas formas muy especializadas o se extingue. Este modelo se ha repetido muchas veces en los diferentes grupos de organismos. Ejemplos de esto son los trilobites, los peces sin mandíbulas, los dinosaurios y algunos mamíferos.

Teorías de la evolución

Cualquier tentativa para explicar los organismos vivientes y fósiles debe explicar su origen, sus semejanzas y diferencias, sus adaptaciones a los diferentes ambientes su distribución en la Tierra. Las teorías de la evolución orgánica postulan que desde que la vida apareció en la Tierra ha sido continua, y que los organismos más recientes derivan de las formas más antiguas por herencia de variaciones, grandes o pequeñas, inducidas por el ambiente o por procesos que se desarrollan dentro de los animales. Se considera que los procesos evolutivos son muy lentos y, por tanto, difíciles de comprobar experimentalmente.

Las razas humanas primitivas tenían distintos mitos para explicar el origen del hombre y de los animales mediante actos creadores de poderes sobrenaturales. Hasta el siglo pasado la mayoría de las personas, incluyendo científicos como Linneo, Cuvier, Agassiz y Owen, creían que las especies habían sido creadas independientemente. Cuvier creía que la desaparición de las especies fósiles había sido consecuencia de una serie de catástrofes, la última de las cuales habría sido el diluvio, y que después de cada una de ellas la Tierra habría sido repoblada mediante nuevas creaciones especiales de tipos superiores. La creencia en catástrofes fue disipada por el geólogo escocés Charles Lyell (1797-1875), quien demostró en su obra *Principles of Geology* (1830-1833) que los procesos geológicos de sedimentación, elevación y erosión son esencialmente continuos o evolutivos.

Varios filósofos griegos primitivos tuvieron una vaga noción de un proceso evolutivo, pero Aristóteles (384-322 a. C.), el primer zoólogo notable, supuso que los organismos fueron moldeados por un «principio perfeccionador», y sus ideas prevalecieron durante siglos. Buffon (1707-1788) fue el primer biólogo moderno que descartó el concepto de creación especial. Creía que los animales eran moldeables, que las pequeñas variaciones producidas por el ambiente se acumulaban para formar diferencias mayores y que todos los animales de la serie ascendiente de tipos se originaban por transformación de un antepasado más simple. Erasmus Darwin (1731-1802), abuelo de Charles Darwin, añadió la idea de que las respuestas funcionales a los estímulos externos se heredaban.

13-16 Lamarck y la herencia de los caracteres adquiridos

La primera teoría general de la evolución fue emitida por Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829), anatómico y sistemático. Su teoría fue bosquejada en el año 1801 y expuesta de una manera completa en su *Philosophie zoologique* (1809). Lamarck reconoció una continuidad fundamental en las distintas clases de animales y creyó que había existido un desarrollo progresivo de formas y estructuras. Su teoría, resumida en sus propias palabras, es la siguiente: el ambiente influye en la forma y la organización de los animales; el uso continuo o frecuente desarrolla y aumenta el tamaño de cualquier órgano, mientras que el desuso permanente lo debilita hasta que finalmente desaparece; todas las adquisiciones y pérdidas son debidas a la influencia del ambiente, ya que mediante el **uso y el desuso** son conservadas por la reproducción.

La teoría de Lamarck puede ilustrarse con dos de sus ejemplos. Las aves, suponía correctamente, fueron originariamente terrestres. Un ave terrestre, al ir a buscar alimento en el agua, extendería sus dedos para golpear el agua con el objeto de moverse. Así, la piel de la base de los dedos sería estirada continuamente y los movimientos musculares de las patas provocarían un aflujo mayor de sangre a los pies. A consecuencia de ello la piel se ensancharía formando membranas entre los dedos como las que poseen los patos, los pelícanos y otras aves acuáticas. Como ejemplo de desuso tomaba la estructura de una serpiente. Arrastrándose por entre la hierba su cuerpo se habría alargado progresivamente para pasar por espacios estrechos, y las patas habrían dejado de emplearse. Unas patas largas habrían sido un obstáculo para arrastrarse y cuatro patas cortas habrían sido insuficientes para mover el cuerpo. Las patas son características de los reptiles, y, no obstante, las serpientes perdieron las suyas. Los ojos pasaron a ser laterales o dorsales para ver mejor cuando están en el suelo y la lengua se desarrolló en forma de un órgano sensitivo protráctil que sirve a la serpiente para descubrir los objetos que tiene delante.

No hay pruebas seguras de la teoría de Lamarck y actualmente tiene pocos partidarios. Los músculos de un atleta crecen en fuerza y volumen mediante un uso intenso, pero disminuyen de nuevo si se deja de hacer ejercicio; los hijos nunca heredan los caracteres adquiridos por el padre. Durante numerosas generaciones se ha cortado la cola de los caballos, corderos y bulldogs, pero nunca se ha heredado dicha mutilación. Pavlov acostumbró a ratones a acudir a comer cuando sonaba un timbre y afirmó que eran necesarias menos pruebas para enseñar a los ratones de generaciones sucesivas; y Mac Dougall afirma haber conseguido iguales resultados en ratas. Ninguno de estos experimentos ni muchos otros planeados para probar esta teoría, han suministrado resultados convincentes. Esta conclusión no es sorprendente si se recuerda que un organismo se desarrolla de células germinativas de sus padres y no de sus células somáticas. Las células germinativas se separan pronto durante el crecimiento de un individuo y están sujetas a una acción débil o nula de las células somáticas o del ambiente (cap. 10). Esto fue demostrado por Castle y Phillips, quienes substituyeron los ovarios de un conejo de Indias blanco por los de una hembra negra. La primera se cruzó dos veces con un macho negro. Los seis descendientes producidos fueron negros y homozigotos.

13-17 Darwin y la teoría de la selección natural

Charles Darwin (1809-1882) fue un metódico y cuidadoso naturalista inglés dotado de una amplia

---

visión. Cuando j
turalista en el «B
rica del Sur, las
Sus detalladas n
cribir excelentes
mamíferos fósiles
de coral. Empez
de las especies e
bro de notas que
asombrado much
rica del Sur y la
Galápagos. Estos
mos, son el orig
siguiente leyó el
Malthus, en don
población crece
que aparece un f
ción de alimento
win escribió: «e
ciar la lucha por
todas partes, y c
los hábitos de ani
repente que, en
nes favorables t
que las desfavor
El resultado de el
cies. Aquí había l
la que podía tra
men de su teoría,
datos mediante i
vaciones realizad
otras personas. E
(1823-1913), otro
mismo, rápidam
estudiando la ric
Malayo. En 1858
su amigo Darwi
reflejada en una
les Lyell, el 18 d
coincidencia tan
tenido mis apunt
dido hacer un e
términos que él e
de mis capítulos!
cual fuere, queda
si tiene algún va
rado, pues todo
ción de la teoría
fue retirarse en f
Charles Lyell y e
suadieron de que
clusiones, inform
sayo de Wallace

aflujo mayor de
ı de ello la piel
ıas entre los de-
;, los pelícanos y
lo de desuso to-
:e. Arrastrándose
habría alargado
pacios estrechos,
olearse. Unas pa-
lo para arrastrar-
sido insuficientes
on características
s serpientes per-
a ser laterales o
stán en el suelo
ıa de un órgano
a serpiente para
lante.
oría de Lamarck
larios. Los mús-
a y volumen me-
inuyen de nuevo
nijos nunca here-
l padre. Durante
rtado la cola de
, pero nunca se
vlov acostumbró
ındo sonaba un
:ias menos prue-
generaciones su-
ıaber conseguido
ıno de estos ex-
ıdos para probar
tados convincen-
ndente si se re-
rrolla de células
e sus células so-
se separan pron-
ıdividuo y están
a de las células
0). Esto fue de-
quienes substitu-
le Indias blanco
primera se cruzó
Los seis descen-
y homozigotos.

un metódico y
ɔ de una amplia

visión. Cuando joven sirvió (1831-1835) como naturalista en el «Beagle», un barco que exploró América del Sur, las islas Galápagos y otras regiones. Sus detalladas notas y estudios le permitieron escribir excelentes trabajos sobre los percebes y los mamíferos fósiles, y sobre geología y los arrecifes de coral. Empezó a tomar notas sobre el origen de las especies en el año 1837, y escribió en su libro de notas que «desde el mes de marzo le había asombrado mucho el carácter de los fósiles de América del Sur y las especies del Archipiélago de las Galápagos. Estos hechos, especialmente los últimos, son el origen de todas mis teorías» Al año siguiente leyó el *Ensayo sobre la población,* de Malthus, en donde este autor demuestra que la población crece en progresión geométrica hasta que aparece un factor limitante como es la limitación de alimento disponible. Acerca de esto Darwin escribió: «estando bien preparado para apreciar la lucha por la existencia que tiene lugar en todas partes, y con la prolongada observación de los hábitos de animales y plantas, se me ocurrió de repente que, en tales circunstancias, las variaciones favorables tenderían a conservarse, mientras que las desfavorables tenderían a ser destruidas. El resultado de ello sería el origen de nuevas especies. Aquí había llegado finalmente a una teoría en la que podía trabajar». En 1844 escribió un resumen de su teoría, pero continuó la recopilación de datos mediante investigaciones originales y observaciones realizadas por él mismo y por muchas otras personas. Entretanto, Alfred Russel Wallace (1823-1913), otro naturalista inglés, llegó por sí mismo, rápidamente, a conclusiones semejantes, estudiando la rica fauna y flora del archipiélago Malayo. En 1858 envió un ensayo sobre el tema a su amigo Darwin. La reacción de Darwin queda reflejada en una carta de éste a su amigo. Sir Charles Lyell, el 18 de junio de 1858: «Nunca vi una coincidencia tan asombrosa. ¡Si Wallace hubiera tenido mis apuntes escritos en 1842 no hubiera podido hacer un extracto más exacto! ¡Incluso los términos que él emplea figuran ahora como títulos de mis capítulos!... Así, toda mi originalidad, sea cual fuere, quedará desvanecida, aunque mi libro, si tiene algún valor, no quedará por ello deteriorado, pues todo el trabajo consiste en la aplicación de la teoría». El primer impulso de Darwin fue retirarse en favor de Wallace, pero el geólogo Charles Lyell y el botánico Joseph Hooker le persuadieron de que preparara una carta con sus conclusiones, informe que fue leído, junto con el ensayo de Wallace, en la asamblea de la Linnean Society of London, el 1 de julio de 1858. En 1859, Darwin dio a conocer su teoría en un libro titulado *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.*

Este fue el libro más importante del siglo XIX. Contiene 1) pruebas abrumadoras del hecho de la evolución, y 2) argumentos en favor del proceso de la selección natural. La doctrina de la evolución no era original de Darwin, pero su convincente presentación ganó rápidamente el apoyo de los científicos y de muchos profanos. Los ataques no científicos contra el «darwinismo», como fue llamada la teoría, continuaron hasta después de la muerte del autor. Entretanto se inició una gran corriente de búsqueda de hechos adicionales en favor de la teoría y se especuló mucho sobre la selección natural.

La esencia de la teoría de Darwin es la siguiente:

1 En la Naturaleza existen **variaciones** de todos los grados entre los individuos y las especies.
2 Debido a su **aumento en progresión geométrica** el número de individuos de cada especie tiende a ser enormemente grande; no obstante, las poblaciones permanecen aproximadamente constantes porque las enfermedades, la competencia, el clima, etc., eliminan a muchos individuos.
3 Esto comporta una **lucha por la existencia;** los individuos que presentan variaciones poco adaptadas a las condiciones naturales son eliminados, mientras que aquéllos que las presentan favorables continuarán existiendo y reproduciéndose.
4 Por consiguiente, actúa un proceso de **selección natural,** el cual tiene por resultado:
5 La **supervivencia de los más aptos,** o «la preservación de las razas favorecidas».

13-18 Variación

En los animales que se reproducen sexualmente no existen dos individuos (excepto los gemelos univitelinos) iguales exactamente. Los individuos de una misma especie tienen distinto tamaño, proporciones, color, estructura interna y externa, fisiología y hábitos. Darwin se dio cuenta de la gran frecuencia de las variaciones; su teoría supone pero no explica su origen. En su época se desconocían las leyes de la herencia (cap. 11) y, a menudo, fue incapaz de distinguir las variaciones heredables, únicas importantes en la evolución, de las no heredables, originadas por diferencias en el alimento, la temperatura y otros factores ambientales. Darwin se dio cuenta de que los animales domésticos y las plantas cultivadas, son en muchos aspectos, más variables que las especies salvajes. Sabía que el hombre ha producido numerosas razas domésticas por **selección artificial** o mediante la cría de individuos que tienen variaciones heredables (características) útiles para las necesidades humanas; sabía también que los criadores prácticos de animales habían conseguido y mejorado numerosas cepas de animales domésticos y variedades de plantas cultivadas mediante la acumulación gradual de diferencias hereditarias pequeñas pero útiles, durante muchas generaciones sucesivas. Acertadamente creyó que, en la mayoría de los casos, todas las razas domésticas de una especie derivan de una especie salvaje ancestral: todas las razas de conejos, del conejo gris europeo, y toda la gran variedad de razas de pichones, de la paloma torcaz. Muchas de estas razas, en la actualidad, difieren tanto unas de otras que si se presentaran en estado salvaje todos los zoólogos las clasificarían como especies distintas y algunas como géneros diferentes. No obstante, todas las razas domésticas de la misma especie pueden cruzarse entre sí y producir descendencia fértil. Después de demostrar la gran diversidad de razas domésticas obtenidas mediante selección de pequeñas variaciones a partir de cepas antiguas, Darwin supuso que las pequeñas variaciones heredables de las especies salvajes constituyen el material para el proceso evolutivo en la Naturaleza.

13-19 Progresión geométrica del aumento

Todas las formas de vida tienen potencialmente la capacidad de aumentar rápidamente. El protozoo *Paramecium* (0,25 mm de longitud) puede dividirse por escisión unas 600 veces por año. Si todos los individuos sobrevivieran y continuaran dividiéndose, su volumen total, transcurridos unos meses, sería mayor que el de la Tierra. La mosca del vinagre, *Drosophila,* completa su ciclo vital de huevo a huevo en 10 a 14 días, y cada hembra puede poner 200 o más huevos. En 40 o 50 días, si sobrevivieran y se reprodujeran todas, llegarían a ser 200 millones; en un verano su número sería astronómico.

La rata parda, el gorrión y la piral del maíz en los Estados Unidos, y el conejo europeo en Australia, constituyen ejemplos de pestes que se reprodujeron de acuerdo con sus posibilidades teóricas al ser introducidos en un ambiente nuevo y favorable. Las plagas de insectos nativos y del ratón de las praderas se producen de vez en cuando, siempre que de repente se hallan abundantes cantidades de alimento disponibles, con lo cual los individuos pueden madurar y reproducirse rápidamente.

13-20 Lucha de la existencia

En condiciones ordinarias los animales nunca alcanzan números tan elevados como los indicados. La población de la mayoría de las especies tiende a permanecer más o menos estacionaria debido a varios factores limitantes (párs. 12-6 a 12-11). Hay limitaciones en el alimento disponible, el cobijo y los lugares apropiados para la reproducción; los individuos de una especie compiten con los de otra por estas necesidades y también lo hacen entre sí; cuando una población de una especie aumenta, pronto es diezmada por los depredadores y constituye un campo abierto para los parásitos y las enfermedades. La «lucha por la existencia» no constituye siempre una batalla espectacular, como la de un conejo que trata de escapar de una zorra, sino que es un proceso continuo que se desarrolla en la Naturaleza y en el que intervienen numerosos factores, cada uno de los cuales elimina a algunos individuos. Actúa en todas las fases de la vida de una especie, desde el huevo, que puede no ser fecundado, pasando por el desarrollo embrionario, las fases larvarias y la vida adulta. Cualquier animal tiene éxito en la lucha por la existencia si sobrevive suficiente tiempo para reproducirse.

13-21 Selección natural

Darwin supuso que, en la lucha por la existencia, los individuos con variaciones ligeramente favorables, que les permiten afrontar las condiciones de vida con más éxito, son los que sobreviven y propagan su especie; este proceso fue denominado por Herbert Spencer «la supervivencia del más apto». Bajo la acción de esta **selección natural,** los individuos que carecen de dichas variaciones perecerían o no podrían reproducirse, de manera que sus caracteres se eliminarían de la población. En las generaciones sucesivas el proceso continuaría y

tendría por cons
ción de los anim
un cambio en l
bién variarían lo
la selección natı
ambiente variabl
nuevo, cambiaría
las nuevas condi
desarrollar nueva
ambientales dad
concibió Darwin
de todas clases,
ambiente alterad
ción de las espec
dos partes de la
que tuvieran que
bientales distinta
y con el tiempo
ñas diferencias,
especies y más a
zarse. La contin
ciría a la produ
tiempo a la dive
ros, familias, etc
mió que el gran
rías principales
blecido a través
geológico.

La mayoría de
Darwin como l
evolución. Discr
mejor comprens
cos esenciales, d
cubiertos por la
terpretaciones n
tos nuevos, se c

E

13-22 Origen d

Darwin se dio
dables se prese
como en los d
gen y la mane
leyes de Mende
tuvieron una
obstante, desde
estudiar los pr

estes que se re-
)sibilidades teóri-
iente nuevo y fa-
ıativos y del ra-
e vez en cuando,
abundantes can-
con lo cual los
roducirse rápida-

imales nunca al-
no los indicados.
ıs especies tiende
ionaria debido a
2-6 a 12-11). Hay
nible, el cobijo y
roducción; los in-
ı con los de otra
o hacen entre sí;
especie aumenta,
edadores y cons-
s parásitos y las
a existencia» no
spectacular, como
par de una zorra,
que se desarrolla
ervienen numero-
ales elimina a al-
s las fases de la
ıuevo, que puede
el desarrollo em-
vida adulta. Cual-
ha por la existen-
)o para reprodu-

por la existencia,
geramente favora-
as condiciones de
sobreviven y pro-
e denominado por
ia del más apto».
natural, los indi-
ariaciones perece-
le manera que sus
población. En las
so continuaría y

tendría por consecuencia una progresiva adaptación de los animales a su ambiente. Al producirse un cambio en las condiciones ambientales, también variarían los caracteres que sobrevivirían en la selección natural. Una especie situada en un ambiente variable, o que emigrara a un ambiente nuevo, cambiaría gradualmente para adaptarse a las nuevas condiciones. Los animales incapaces de desarrollar nuevas variaciones en unas condiciones ambientales dadas serían eliminados pronto. Así concibió Darwin el desarrollo de las adaptaciones de todas clases, el «origen de las especies» en un ambiente alterado o nuevo y también la desaparición de las especies de épocas geológicas pasadas: dos partes de la población de una misma especie que tuvieran que enfrentarse con condiciones ambientales distintas tenderían a diverger una de otra y con el tiempo se separarían, primero por pequeñas diferencias, constituyendo variedades o subespecies y más adelante, especies incapaces de cruzarse. La continuación de esta divergencia conduciría a la producción de otras especies y con el tiempo a la divergencia de grupos mayores (géneros, familias, etc.). Según esta teoría, Darwin asumió que el gran número de especies y de categorías principales del reino animal se habían establecido a través de la larga duración del tiempo geológico.

La mayoría de los biólogos aceptan la teoría de Darwin como la mejor explicación general de la evolución. Discrepan, principalmente, debido a la mejor comprensión de algunos procesos biológicos esenciales, desconocidos en su época pero descubiertos por las investigaciones recientes. Las interpretaciones modernas, basadas en conocimientos nuevos, se denominan **neodarwinismo.**

Evolución: la síntesis moderna

13-22 Origen de las variaciones heredables

Darwin se dio cuenta de que las variaciones heredables se presentan tanto en los animales salvajes como en los domésticos, pero desconocía su origen y la manera exacta cómo se heredan. (Las leyes de Mendel, aunque publicadas en 1866, no tuvieron una difusión amplia hasta 1900.) No obstante, desde 1875, los biólogos empezaron a estudiar los procesos que tenían lugar en las células germinativas y su relación con la reproducción; poco más tarde se prestó cuidadosa atención a la cría experimental. Pronto se dispuso de abundantes conocimientos nuevos que facilitaron la comprensión del origen de las variaciones heredables y de la manera cómo se transmiten de generación en generación. En años recientes la cría experimental ha ido acompañada por el estudio de los cambios relacionados en las células germinativas (estos campos se combinan en la **citogenética).** Los detalles del comportamiento de los cromosomas y de los procesos son de capital importancia para comprender ciertos procesos evolutivos. Los puntos esenciales son los siguientes:

1 Los cromosomas contienen los genes dispuestos linealmente; de ellos depende el desarrollo de los caracteres de un individuo.
2 En la meiosis se segregan los miembros de las parejas de cromosomas homólogos y se reduce a la mitad el número de cromosomas que pasa a cada gameto (cap. 10). El intercambio de genes paternos y maternos puede ocurrir mediante un entrecruzamiento (pár. 10-5).
3 La fecundación y la unión al azar de dos gametos de sexo distinto reúne las dotaciones de cromosomas (y por tanto de genes) de los dos progenitores, dando lugar a la producción de individuos con combinaciones génicas distintas (caps. 10 y 11).
4 En los genes ocurren mutaciones (cambios) y también se producen reordenamientos cromosómicos; ambos procesos tienen por consecuencia alteraciones de la dotación génica (y por tanto de los caracteres) que se transmiten a las generaciones sucesivas.

Muchas mutaciones comprobadas por primera vez en cepas de laboratorio de *Drosophila,* actualmente se sabe que también se presentan en las poblaciones salvajes. Inversamente, las mutaciones pelaje negro y pelaje plateado de la zorra roja, que se descubrieron por primera vez en la Naturaleza, se han hallado luego en zorras cautivas en granjas peleteras, donde se han descubierto además otras mutaciones y algunas han sido conservadas. Estos y otros datos indican que en la Naturaleza aparecen constantemente mutaciones nuevas y los estudios sobre el polimorfismo proteínico revelan que muchas poblaciones son muy heterozigotas (pár. 13-31). Las mutaciones no son tan raras como se creía. Aunque son poco comunes a nivel del gen individual, al nivel específico deben considerarse comunes cuando se observa la gran cantidad de genes y de individuos que comprenden la mayoría de las especies. Por término medio puede haber 2000 mutaciones nuevas en cada locus génico de una generación en algunos insectos. Se ha calculado que la tasa general de mutación fluctúa en total desde 1 aproximadamente entre 10 000 a 1 entre 50 000 a 200 000 sucesos meióticos (vertebrados superiores). Hay, por tanto, una amplia gama de variaciones hereditarias en las especies salvajes. El que cualquier variación determinada se convierta en un carácter persistente depende del tamaño de la población, del grado de aislamiento o segregación de los pequeños grupos de individuos y de otros factores.

Las mutaciones pueden ser beneficiosas, neutras o perjudiciales. Una gran masa de datos experimentales (en gran parte de *Drosophila* de microorganismos y de algunas plantas) indica que la mayor parte de mutaciones son perjudiciales o neutras. Tienden a perturbar las bien amoldadas características adaptativas del organismo. Una tasa de mutación elevada a menudo llega a producir graves desorganizaciones. Sin embargo, una tasa baja confiere una gran ventaja, ya que proporciona una fuente constante de nueva variabilidad, esencial para el proceso de adaptación. Las mutaciones útiles al hombre son bien conocidas entre los animales domésticos y plantas cultivadas. En las especies salvajes parecen raras las mutaciones con valor adaptativo importante, pero esto es de esperar, ya que cualquiera que aparezca es incorporada pronto al complejo génico de la especie. Sin embargo, muchos genes sólo son perjudiciales en combinación homozigótica (como los de muchos caracteres letales); en los heterozigotos, acompañados de sus alelos normales, la mayor parte no tienen efecto deletéreo. Un carácter que es perjudicial en sí o en condiciones ambientales determinadas puede ser beneficioso combinado con otros o en condiciones diferentes. Datos experimentales demuestran que dos caracteres, cada uno de ellos perjudical si se presenta solo, son beneficiosos cuando están combinados. Las causas de la mutación se tratan en el párrafo 11-19.

13-23 Cambios genéticos y selección natural

El agente fundamental del cambio de las frecuencias génicas en las poblaciones naturales es la selección natural, pero el flujo génico (véase más adelante) y posiblemente la deriva genética (párrafo 13-29) pueden intervenir también. La acción de la selección natural depende de la variación heredable de las poblaciones en combinación con la multiplicación abundante de los individuos y con la variedad de restricciones físicas y biológicas que limitan el crecimiento de la población (aumento en progresión geométrica). Ante estas restricciones no todos pueden sobrevivir. A la larga los nacimientos deben equilibrarse con las muertes. ¿Cuáles son los individuos favorecidos por la selección natural? Aquellos que han heredado los rasgos que contribuyen a su éxito reproductivo. La aptitud del individuo se mide por la proporción de genes que deja al pool génico de la población. Los que tienen una descendencia más afortunada que sus rivales aumentarán su población y los rivales morirán finalmente. Es de destacar que la acción selectiva del ambiente es a menudo muy sensible a los pequeños cambios de la aptitud fenotípica.

La mayoría de las poblaciones contienen mucha diversidad genética, a menudo mucho más de la que se percibe. La información genética total contenida en una unidad reproductora (población o especie) se denomina **pool génico.** La fuente de la variación genética en los organismos que se reproducen asexuales tienen otras fuentes importantes de variación: 1) En cualquier locus génico hay normalmente un número determinado de alelos, en algunos casos más de 40. Las combinaciones de cruzamiento posibles para 10 alelos en cada uno de los 10 loci es de 10 000 millones. Muchas especies tienen miles de alelos; por tanto es posible un mayor número de combinaciones. 2) La mezcla de los genes resulta de la recombinación y del entrecruzamiento. 3) Mediante la recombinación y la segregación independiente, un gen puede asociarse con cualquiera de sus alelos y con muchos grupos diferentes de genes. La asociación determinada en la que un gen se encuentra puede influir en su actuación y, a su vez, puede afectar al comportamiento de los otros genes. Son posibles muchas asociaciones diferentes. 4) La nueva información genética puede ser proporcionada por la inmigración y, en ocasiones, por la hibridación (pár. 13-28). El movimiento de los genes entre las poblaciones y en su interior se denomina **flujo génico.** Estos mecanismos proporcionan los numerosos fenotipos diferentes sobre los que la selección natural puede actuar.

La selección puede revestir formas diversas:

1) En los ambie
dios tienden a ser
nos aptos, tiender
en favor de esto
selección estabiliz
biante, los fenoti
los más aptos y
nal. Hay un des
población hacia
ción disruptiva fa
ferentes, y los in
ventaja. Tiende a
lares, donde las
a otro. Con este
polimorfismos (p
aparece cuando d
lados de una barr
La selección n
individuos. Cualq
riación, reproduc
marse. Las unida
incluido) a molé
sistemas. En res
individuo aument
en una especie
también ciertas e
y otras eliminad
nidad natural.

13-24 Adaptacio

Los organismos
ambientes en lo
las condiciones d
dificaciones de l
das por los mien
sobrevivir. Desde
nos interesan las
las que son el re
encuentran en to
biológica: molec
fica. Las primer
gar en el transc
propiedades com
tura básica del
bolismo celular—
la adaptación,
mismo proceso s
teriores. Lo mism
terísticas de niv
biológica compa
dos los miembr

iva genética (párra-
ambién. La acción
de de la variación
n combinación con
e los individuos y
físicas y biológicas
la población (au-
ca). Ante estas res-
revivir. A la larga
arse con las muer-
favorecidos por la
e han heredado los
éxito reproductivo.
ide por la propor-
l génico de la po-
cendencia más afor-
tarán su población
te. Es de destacar
biente es a menudo
cambios de la apti-

s contienen mucha
mucho más de la
genética total con-
ctora (población o
co. La fuente de la
ismos que se repro-
uentes importantes
locus génico hay
rminado de alelos,
Las combinaciones
10 alelos en cada
0 millones. Muchas
por tanto es posi-
nbinaciones. 2) La
la recombinación y
ante la recombina-
ente, un gen puede
s alelos y con mu-
. La asociación de-
e encuentra puede
vez, puede afectar
genes. Son posibles
. 4) La nueva in-
proporcionada por
por la hibridación
los genes entre las
denomina **flujo gé-**
rcionan los nume-
e los que la selec-

formas diversas:

1) En los ambientes estables, los fenotipos medios tienden a ser favorecidos y los extremos, menos aptos, tienden a ser eliminados. La selección en favor de estos tipos intermedios se denomina **selección estabilizadora.** 2) En un ambiente cambiante, los fenotipos medios puede que no sean los más aptos y tiene lugar la **selección direccional.** Hay un desplazamiento en la media de la población hacia un fenotipo nuevo. 3) La **selección disruptiva** favorece a dos o más genotipos diferentes, y los intermedios se encuentran en desventaja. Tiende a suceder en los ambientes irregulares, donde las condiciones difieren de un lugar a otro. Con este tipo de selección se fomentan los polimorfismos (pár. 13-26), y éste es el tipo que aparece cuando dos poblaciones divergen a ambos lados de una barrera.

La selección natural no reduce su acción a los individuos. Cualquier entidad que experimente variación, reproducción y herencia puede transformarse. Las unidades de selección incluyen (o han incluido) a moléculas prebióticas, especies y ecosistemas. En resumen: del mismo modo que un individuo aumenta su representación proporcional en una especie a través de la selección natural, también ciertas especies pueden verse favorecidas y otras eliminadas en la evolución de una comunidad natural.

13-24 Adaptaciones

Los organismos son aptos para existir en los ambientes en los que viven. Están **adaptados** a las condiciones de vida. Las adaptaciones son modificaciones de la estructura y función compartidas por los miembros de un grupo que ayudan a sobrevivir. Desde el punto de vista de la evolución nos interesan las que son de origen hereditario o las que son el resultado de la selección natural. Se encuentran en todos los niveles de la organización biológica: molecular, celular, individual y específica. Las primeras modificaciones que tuvieron lugar en el transcurso de la evolución y que son propiedades comunes de los organismos —estructura básica del DNA y ciertos aspectos del metabolismo celular— no son temas considerados por la adaptación, aunque fueron producidas por el mismo proceso selectivo que produjo las más posteriores. Lo mismo rige para con las muchas características de niveles superiores de la organización biológica compartidas con poca variación por todos los miembros de un grupo: por ejemplo, la columna vertebral de los vertebrados. Al tratar la adaptación hay una tendencia a centrarla en las modificaciones divergentes más recientes que están en relación con las necesidades evidentes de supervivencia. Este enfoque no debe hacer que ignoremos los otros aspectos que posibilitaron la perpetuación del individuo y de la especie. El estudio de las adaptaciones y de su posible contribución a la supervivencia del individuo y del grupo proporciona una importante información sobre los mecanismos y tendencias evolutivas. Estos estudios buscan la causa de los numerosos aspectos de la biología de los organismos.

Teniendo en cuenta la naturaleza del proceso selectivo, que actúa de una manera mecánica sobre el individuo y su complejo de características, las adaptaciones raramente son soluciones ideales completas para los problemas de ajuste ambiental. Por ejemplo, no hay nada inherente al mecanismo de adaptación que asegure el éxito reproductivo a largo plazo. Los resultados de la selección pueden ser neutros, un equilibrio precario entre lo útil y lo dañino, o incluso deletéreo. Aunque los cambios adaptativos a corto plazo normalmente benefician a la especie (a veces manteniendo el status quo), las tendencias a largo plazo tales como el aumento de la especialización pueden llevar a las especies a su decadencia e incluso a su extinción. De hecho, la extinción ha sido el destino de la mayoría de las especies. La selección intraespecífica también puede acarrear dificultades. La selección sexual de las características sexuales secundarias ha producido proporciones tan grotescas como para amenazar la supervivencia del individuo (las plumas de exhibición nupcial de algunos machos de aves y los cuernos y astas de algunos ungulados).

La selección natural no puede anticipar las necesidades en los ambientes cambiantes. Normalmente son necesarias algunas generaciones para que la población se ajuste a las nuevas condiciones. Por tanto, en un momento determinado, la población producirá fenotipos con diversos grados de aptitud para las condiciones existentes. El que una población esté bien adaptada como un todo dependerá de su ritmo reproductivo y de la variabilidad heredada y también del ritmo y complejidad de los cambios ambientales.

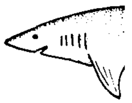
El grado de adaptación es diferente en los distintos grupos y va desde las especies estrechamente adaptadas (especializadas) a las que están generalizadas. Toda especie, independientemente de su grado de especialización, es una constelación de características adaptativas que comprenden la estructura, la fisiología, el comportamiento y el modo de vida. La abeja melífera (cap. 25) tiene piezas bucales chupadoras para obtener el néctar, la capacidad de sobrevivir alimentándose de azúcares, las quetas y los pelos para recoger el polen, la producción y moldeo de la cera para construir depósitos para el alimento y cobijo de las crías y una complicada organización en tres castas que viven en una colonia social. El hombre, la rata parda y otras especies generalizadas pueden hacer muchas cosas de manera diferente y vivir en ambientes diversos. En cambio, el topo es un insectívoro subterráneo especializado, con dientes delgados para coger gusanos, los ojos cubiertos y las orejas reducidas, las patas anteriores cortas con palmas enormes que poseen grandes uñas que le permiten excavar y «nadar» por el suelo, y el pelo corto y reversible, que no se desordena al moverse hacia adelante o hacia atrás. Otras formas muy especializadas son los numerosos parásitos que pueden vivir sólo en una especie huésped y algunos, como el agente productor de la malaria y la duela del hígado, que deben alternar entre dos huéspedes determinados para completar sus ciclos biológicos (caps. 15, 18).

La **radiación adaptativa** es la diversificación relativamente rápida de una especie o población de especies en una variedad de diferentes tipos adaptativos (especies); es posible gracias a la disponibilidad bastante brusca de nuevos hábitats o nichos. Es un fenómeno evolutivo común (pár. 13-15). Las nuevas oportunidades ambientales pueden ser el resultado de la colonización, un cambio ambiental o rupturas genéticas que permiten la entrada en hábitats nuevos o poco explotados. Un ejemplo clásico es la radiación de los marsupiales en Australia. Al faltar los mamíferos placentarios competidores, estos animales se han ramificado en distintas formas aptas para correr, saltar, trepar, excavar o deslizarse. La radiación adaptativa es un ejemplo de la evolución divergente o **cladogénesis.** La **convergencia adaptativa** se presenta a menudo entre animales de distintos grupos que viven en el mismo ambiente. Todos los grandes vertebrados del océano (fig. 13-16) tienen cuerpos hidrodinámicos y extremidades o aletas en forma de remos que les permiten nadar más eficientemente. Estos caracteres adaptativos se superponen a los fundamentales, que hacen del tiburón un pez cartilaginoso y de la foca un mamífero. La **evolución paralela** es una convergencia adaptativa de formas muy relacionadas.

Muchos rasgos adaptativos de los animales son protectores de distintas maneras: por su estructura, función y coloración. Los caparazones de los armadillos, de las tortugas y de la mayor parte de moluscos, y la cubierta espinosa de los puercoespines es evidente que son adaptaciones estructurales que protegen a sus poseedores. Las picaduras de las abejas y las avispas y el empleo de veneno por las serpientes venenosas son ejemplos de adaptaciones funcionales que sirven para el mismo objeto.

Comúnmente se considera la coloración de los animales como otra clase de adaptación protectora por el hecho de que muchos animales se parecen más o menos al fondo sobre el que viven, lo cual les hace menos susceptibles de ser atacados. Los depredadores también pueden confundirse con su ambiente, y gracias a ello no son vistos por sus presas. Las liebres, las comadrejas y los lagópodos del extremo Norte adquieren una cubierta blanca cuando la nieve cubre el lugar donde se hallan. *Bonasa umbellus* presenta un plumaje abigarrado que le confunde con el follaje de los bosques en que habita, y muchos invertebrados oceánicos y larvas de peces son transparentes. Los insectos que habitan en la corteza de los árboles suelen presentar manchas del color del fondo sobre el que viven.

La protección puede ser algo más que una simple igualación del color. Incluso aunque un animal se confunda con el color del fondo, esto solo no asegurará su protección. Un objeto redondeado o cilíndrico y uniformemente coloreado cuando se ilumina desde arriba es conspicuo, aunque su fondo sea del mismo color, debido a la iluminación de su superficie superior y al sombreado de la inferior. Muchos mamíferos contrarrestan este efecto mediante el **contrasombreado.** Las superficies del animal que miran normalmente hacia la luz son oscuras y las otras son pálidas. El pigmento oscuro amortigua la intensidad de la luz y el color pálido ilumina las sombras, y de este modo se reduce el aspecto de la forma tridimensional cuando se observa al animal de costado. Apoyan esta interpretación los ejemplos de contrasombreado invertido en los animales que se mueven o descansan manteniendo una posición invertida (por ejemplo, las orugas de cuerpo pesado). En los ambientes acuáticos o aéreos, el contrasombreado reduce la visibilidad de otro modo: las pálidas su-



Salmón

Fig. 13-
tativa a

perficies inferiore
o la superficie de
riores con el sue
reados pueden s
Rompen el reliev
de la forma al d
aletas, alas, extre
características. L
can a menudo,
Son especialmen
garrados.

Las marcas rel
aparentes que se
inmediatamente.
les camuflados c
pueden servir co
traespecífica. La
imagen que desa
pecialmente si e
forma y el colo
señales pueden e
reponen más fác
coberteras cauda
los saltamontes,
que tienen los f
bandadas produc
migo cuando son
to los individuo
su costado.

La **coloración**
de algunas mari
un gusto desagr
animales «advie
sabor. Las abeja

formas muy re-

os animales son
por su estructu-
arazones de los
mayor parte de
de los puerco-
aciones estructu-
res. Las picadu-
el empleo de ve-
son ejemplos de
n para el mismo

oloración de los
ación protectora
nales se parecen
ue viven, lo cual
er atacados. Los
nfundirse con su
n vistos por sus
y los lagópodos
cubierta blanca
donde se hallan.
umaje abigarrado
e los bosques en
idos oceánicos y
Los insectos que
es suelen presen-
sobre el que vi-

nás que una sim-
unque un animal
ido, esto solo no
to redondeado o
reado cuando se
, aunque su fon-
a la iluminación
sombreado de la
ontrarrestan este
ado. Las superfi-
almente hacia la
lidas. El pigmen-
d de la luz y el
y de este modo
na tridimensional
costado. Apoyan
e contrasombrea-
se mueven o des-
n invertida (por
ado). En los am-
trasombreado re-
: las pálidas su-

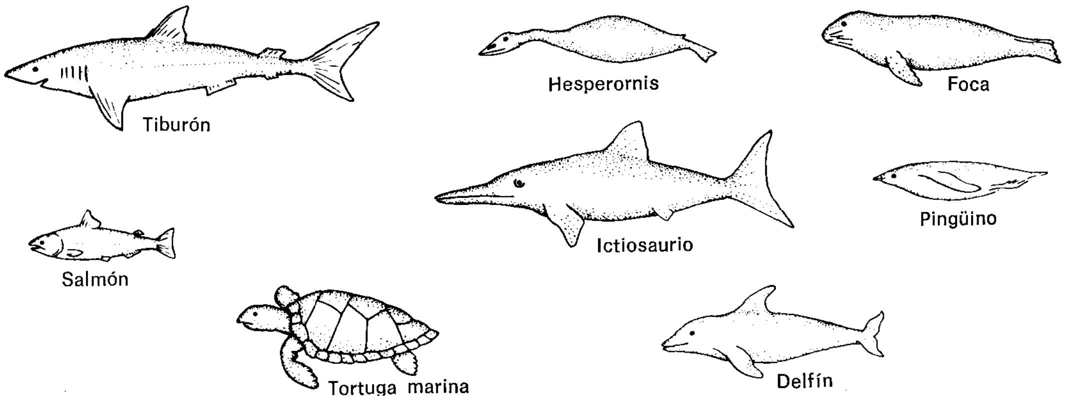


Fig. 13-16 Vertebrados oceánicos —tiburones a mamíferos— que muestran la convergencia adaptativa a la natación, con cuerpos fusiformes y aletas o extremidades en forma de remo.

perficies inferiores tienden a mezclarse con el cielo o la superficie del agua y las oscuras partes superiores con el suelo o el fondo. Los diseños coloreados pueden sobreponerse al contrasombreado. Rompen el relieve y entorpecen el reconocimiento de la forma al difuminar el contorno de las colas, aletas, alas, extremidades, ojos y otras estructuras características. Las marcas desorganizadoras destacan a menudo, contrastan y cortan el contorno. Son especialmente efectivas sobre los fondos abigarrados.

Las marcas relámpago son señales o marcas muy aparentes que se revelan de súbito y desaparecen inmediatamente. Sirven para proteger a los animales camuflados cuando se mueven muy deprisa o pueden servir como señales en la comunicación intraespecífica. La señal centra la atención sobre una imagen que desaparece pronto. El depredador, especialmente si es inexperto, puede que busque la forma y el color que ha visto brevemente. Tales señales pueden estar situadas en las partes que se reponen más fácilmente. Ejemplos de ello son las coberteras caudales de algunas aves y las alas de los saltamontes, de color brillante. Algunos peces que tienen los flancos plateados y que nadan en bandadas producen destellos que distraen al enemigo cuando son atacados; para producir este efecto los individuos nadan momentáneamente sobre su costado.

La **coloración de advertencia** se considera típica de algunas mariposas y otros insectos que tienen un gusto desagradable para los depredadores; los animales «advierten» a sus enemigos de su mal sabor. Las abejas y avispas provistas de aguijones que producen fuerte dolor suelen estar marcadas con señales conspicuas negras y amarillas. Algunos moluscos nudibranquios poseen brillantes colores y suelen tener un sabor desagradable para sus depredadores. Estas señales relámpago pueden servir de aviso. Pueden utilizarse cuando falla el camuflaje. La mariposa nocturna *Smerinthus ocellatus* extiende sus alas anteriores y deja al descubierto unas manchas llamativas, parecidas a ojos, que tiene en las alas posteriores, de color rojo brillante, con lo cual asusta a algunas especies de aves. La serpiente *Diadophis,* cuando es molestada, enrosca rápidamente su cola, dejando visible el color rojo brillante de su superficie inferior, con lo que advierte al enemigo de su mal sabor. El pirgomórfido *Phymateus* extiende sus alas posteriores, de color brillante, al tiempo que exuda una secreción repelente de unas glándulas situadas sobre el dorso. El cambio rápido de postura de los sapos *(Bombina)* y tritones *(Taricha)* de vientre rojo descubre momentáneamente los brillantes colores del vientre de estos animales tóxicos.

Existen muchos casos en que unas especies inofensivas o de buen sabor «copian» a otras que pican o tienen mal sabor. Así, la mariposa *Limenitis archippus* **mimetiza** a otra especie *(Danaus plexippus),* que debe de tener sabor desagradable (fig. 13-17); y algunas mariposas nocturnas, coleópteros y moscas mimetizan a distintas especies de avispas. Algunos escarabajos longicornios (CERAMBÍCIDOS) mimetizan a las avispas en forma y color e incluso vuelan, junto a las flores, de la misma manera que las avispas. Una mariposa africana *(Papilio dardanus)* mimetiza la forma y el color

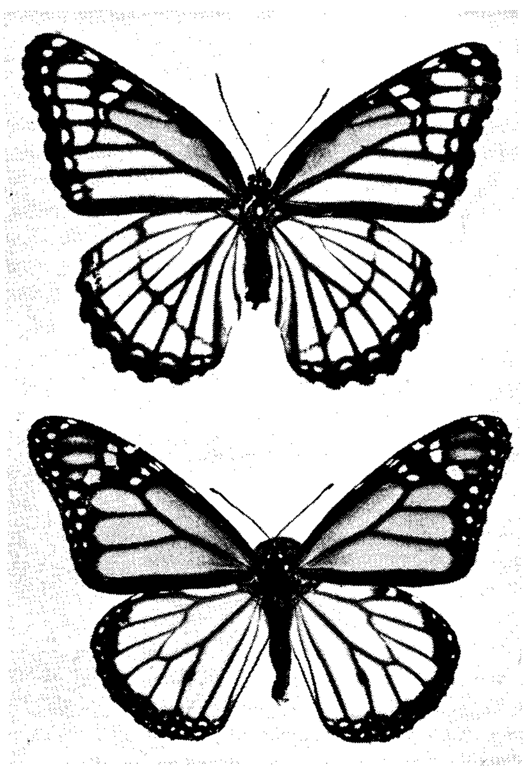


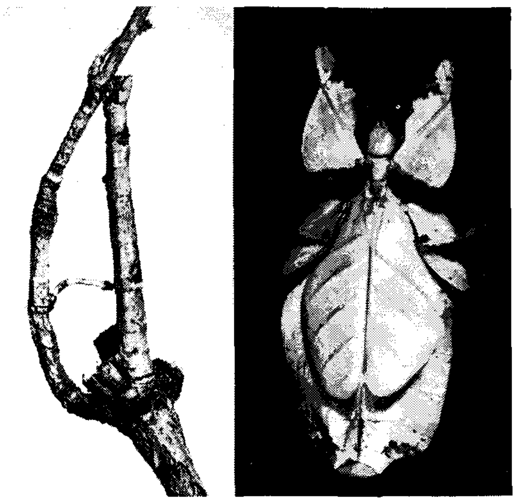
Fig. 13-17 Mimetismo y semejanza protectora. La mariposa *Limenitis archippus*, arriba, que mimetiza a otra mariposa, *Danaus plexippus*, abajo.

de otras tres mariposas de sabor desagradable con las cuales convive; *una sola pareja de progenitores* produce tres tipos diferentes de hembras.

Algunos insectos tienen una **semejanza protectora** con los objetos que les rodean (fig. 13-18). Ciertas orugas geómetras descansan en una posición que las hace semejantes a los pequeños tallos de los árboles en que viven, y algunos insectos bastón (ORTÓPTEROS) parecen tallitos secos o verdes, y otros hojas verdes.

Las **marcas** o **señales de reconocimiento** son a menudo importantes en la comunicación intraespecífica: entre los dos sexos, entre los progenitores y su descendencia, entre miembros de un grupo, entre rivales, etc. Tales señales oscilan desde las muy marcadas, como las de ciertos insectos, peces coralarios y machos y de las aves canoras, hasta las muy sutiles, como las diferencias de color en el anillo ocular de algunas gaviotas.

Muchas adaptaciones evolucionan en el curso de largos períodos de tiempo, pero hay algunos ejemplos recientes de una adaptación rápida. Durante muchos años el gas de ácido cianhídrico (HCN) fue eficaz en la lucha contra la cochinilla roja (familia CÓCCIDOS) que atacaba los agrios del sur de California, pero en 1914 la dosis de fumigación estándar resultaba ya inadecuada en un distrito y, más adelante, también fue ineficaz en las localidades adyacentes. La investigación llevada a cabo por Quayle y otros demostró que había dos razas de este insecto, una resistente al cianuro y la otra no. A una cierta concentración del gas sobrevivía un 45 por ciento de la primera pero sólo un 4 por ciento de la segunda. Mediante un cruzamiento de las dos razas se vio que diferían en un gen ligado al sexo para la resistencia al HCN. Tras muchos años de control mediante fumigación han aparecido asimismo cepas resistentes en diferentes plagas de los agrios y en las larvas de la tiña del manzano. A mediados de 1940 se empezó a utilizar el DDT como pesticida, y pronto apareció la resistencia, primero en la mosca doméstica (en 1946), y poco después en los mosquitos y otros insectos. En 1968 la resistencia al DDT se había extendido a 127 plagas de la agricultura y a 97 de importancia para la veterinaria o para la salud pública. Se desarrolló un cambio de comportamiento en los mosquitos transmisores de la malaria, que normalmente habitan en las casas. Los que vivían



13-18 Semejanza protectora. *Izquierda:* Larva de oruga geómetra en posición vertical, con el extremo cefálico unido a un tallito curvado. *Derecha:* El insecto hoja *(Phyllium)* de SriLanka que se asemeja a las hojas amarillas de los árboles: «venas» en las alas y patas anteriores extendidas, bordes raídos y manchas «descoloridas», como de hongos.

---

en el interior eran
Java, en México y
vas cepas que viví
es producida por
ducen enzimas cap
Los programas
ser un medio ideal
la resistencia, a m
nes. Grandes área
con lo que se dest
tibles. Si el materi
caciones son repeti
animales más susc
área lo suficientem
individuos resisten
can una nueva po
más de una gener
ducen a un ritmo
tan más rápidame
mas desarrolló resi
tres aplicaciones d
fibios han desarrol
das, pero con poc
período más largo
el hombre ha aplic
la reserva de la va
ra la resistencia y
Otra adaptación
lanismo industrial
posas nocturnas d
terra, Alemania y
nismo industrial se
la región paleárti
contaminación del
posas descansan e
les en los que, ori
día con el color p
quenes de colores
bles a la polución
y la acumulación
miento de los árb
lor oscuro) de má
nocturnas fueron
Bretaña y, finalme
a las cepas origina
ra de *Biston bet*
ciento de la pobla
Manchester, Ingla
bía aumentado h
Actualmente, un
son oscuras en l
dos por el humo

tación rápida. Du-
ácido cianhídrico
contra la cochinilla
caba los agrios del
la dosis de fumi-
inadecuada en un
én fue ineficaz en
ıvestigación llevada
emostró que había
esistente al cianuro
ıcentración del gas
le la primera pero
unda. Mediante un
se vio que diferían
resistencia al HCN.
ediante fumigación
resistentes en di-
en las larvas de la
de 1940 se empezó
da, y pronto apare-
a mosca doméstica
s mosquitos y otros
al DDT se había
agricultura y a 97
ria o para la salud
de comportamien-
de la malaria, que
sas. Los que vivían

a: Larva de oruga geó-
extremo cefálico unido
cto hoja *(Phyllium)* de
s amarillas de los ár-
anteriores extendidas,
las», como de hongos.

en el interior eran muertos por el DDT, pero en Java, en México y en Panamá se desarrollaron nuevas cepas que vivían en el exterior. La resistencia es producida por una selección de genes que producen enzimas capaces de destoxificar el veneno.

Los programas de extinción de plagas suelen ser un medio ideal para una evolución rápida de la resistencia, a menudo en unas pocas generaciones. Grandes áreas son fumigadas masivamente, con lo que se destruyen los animales más susceptibles. Si el material es de efectos cortos, las aplicaciones son repetidas con frecuencia. Con ello los animales más susceptibles son eliminados en un área lo suficientemente grande para que los pocos individuos resistentes se multipliquen y establezcan una nueva población. Las especies que tienen más de una generación por año y que se reproducen a un ritmo más rápido son las que se adaptan más rápidamente. Una mosca de las marismas desarrolló resistencia a la dieldrina después de tres aplicaciones de 1 kg/Ha. Algunos peces y anfibios han desarrollado resistencia a los insecticidas, pero con pocas crías anuales se requiere un período más largo de adaptación. En estos casos el hombre ha aplicado un nuevo factor selectivo a la reserva de la variabilidad, que incluía genes para la resistencia y para la no resistencia.

Otra adaptación bastante rápida fue la del «melanismo industrial» (oscurecimiento) en las mariposas nocturnas de los distritos fabriles de Inglaterra, Alemania y otros países europeos. El melanismo industrial se halla ahora extendido por toda la región paleártica, dondequiera que exista la contaminación del aire. Durante el día estas mariposas descansan en los troncos o ramas de árboles en los que, originariamente, su color se confundía con el color pálido de la corteza o con los líquenes de colores suaves. Los líquenes son sensibles a la polución el humo y el hollín. Su muerte y la acumulación de hollín produjo el ennegrecimiento de los árboles. Variantes melánicas (de color oscuro) de más de 100 especies de mariposas nocturnas fueron aumentando en número en Gran Bretaña y, finalmente, reemplazaron por completo a las cepas originales, más pálidas. La forma oscura de *Biston betularia* constituía sólo un 1 por ciento de la población que se encontraba cerca de Manchester, Inglaterra, en 1848, pero en 1898 había aumentado hasta constituir el 99 por ciento. Actualmente, un 80 por ciento de estas mariposas son oscuras en los condados orientales ensuciados por el humo de las fábricas, mientras que en las tierras boscosas del sudoeste de Inglaterra, las tierras altas de Escocia e Irlanda sólo se ve algún mutante oscuro ocasional. Los experimentos de campo realizados por Kettlewell y Tinbergen demostraron que la alimentación selectiva de los papamoscas grises, de los trepadores, petirrojos, zorzales y otras aves era la responsable del notable cambio en la población. Las aves comían seis veces más individuos de color oscuro, y por tanto, más fáciles de ver, que individuos de color claro, que se confundían con el ambiente en los limpios bosques de Dorset. En cambio ocurría lo contrario en un bosque ennegrecido por el humo cerca de Birmingham, donde las aves capturaban tres veces más animales de color claro que de color oscuro.

13-25 Preadaptaciones

Una **preadaptación** es una característica o un complejo de rasgos heredables ya existentes que permiten que la especie o subespecie pueda adaptarse a un cambio ambiental o adoptar un nuevo modo de vida sin tener que pasar por el proceso normal de la selección natural gradual. La preadaptación es pasiva y oportunista. Una adaptación puede o no ser funcional antes de ser empleada en su nuevo contexto evolutivo. Las almohadillas adhesivas de los dedos de algunas ranas, útiles para desplazarse en el suelo, eran tal vez una preadaptación que contribuyó a que los animales de este tipo se hicieran arbóreos. Desde entonces la selección gradual dio como resultado un agrandamiento de las almohadillas y con ello un aumento de sus propiedades adhesivas. Una capacidad inherente para tolerar el frío, que no se expresa en las especies en un clima cálido, las preadapta para sobrevivir cuando hay una tendencia al frío. Por ejemplo, una especie con el potencial para completar su ciclo biológico durante una estación más corta podrá sobrevivir e invadir otras áreas fuera de su distribución original. Una especie está preadaptada si puede sobrevivir en condiciones a las que no había sido expuesta.

A veces, las formas larvarias y las fases del desarrollo embrionario pueden haber sido etapas preadaptativas que han proporcionado «atajos» en la evolución. Los anfibios neoténicos son un ejemplo (pár. 31-24) en los que las formas larvarias han dado origen a especies. El pie palmeado y espatulado de algunas salamandras pletodontas tropicales y arbóreas se asemeja mucho al de sus embriones y tal vez represente la retención de un rasgo del desarrollo en el animal adulto: un ejemplo de **pedomorfosis.**

13-26 Polimorfismo

El polimorfismo genético se da cuando en un hábitat existen dos o más formas de una especie en tales proporciones que la más rara no puede explicarse por la mutación recurrente (Ford). Cuando sólo se presentan dos formas la especie se denomina **dimorfa.** El polimorfismo está ampliamente extendido pero tiende a reducirse en las poblaciones pequeñas donde prevalece la homozigosis. La cantidad de formas, o grupos de individuos iguales, de una especie puede variar de dos a muchos. El polimorfismo ayuda a la especie a adaptarse al cambio ambiental. Puede también representar un equilibrio en las proporciones de las diferentes clases de individuos que han demostrado su efectividad en el mantenimiento de la especie en un ambiente estable. Estos equilibrios duran a veces generaciones. Las diferencias polimórficas pueden afectar a la estructura, fisiología y/o comportamiento. Las que afectan a la estructura y al color son las más evidentes. Las formas de color son muy comunes y se encuentran en muchos insectos y en otros invertebrados y también en todos los grupos de vertebrados. Ejemplos familiares en América del Norte son las fases blanca y negra del oso negro y las fases parda y negra del búho *Otus asio.* Las variaciones polimórficas tienen a veces una herencia genética bastante simple y, en muchos casos, parece que son mantenidas por la selección en favor de la heterozigosis. El alelo de la anemia drepanocítica (Ss) del hombre constituye un ejemplo. Las formas homozigotas tienen glóbulos rojos de aspectos muy diferentes: —normales o falciformes. En las zonas de África donde hay malaria, los heterozigotos (incluso los ligeramente anémicos) tienen una ventaja selectiva debido a su resistencia a la malaria, que no se da en los individuos homozigotos (SS) con hemoglobina normal. Los homozigotos recesivos mueren normalmente de malaria antes de haber alcanzado la madurez sexual.

Una variedad de fuerzas genéticas y selectivas pueden ocasionar y mantener el polimorfismo en una especie. A menudo están implicados los **supergenes.** Se tratan de grupos de genes coadaptados y estrechamente unidos que se segregan. El polimorfismo equilibrado en algunas especies de presas puede provenir de la tendencia que tienen los depredadores a buscar las imágenes de las formas más abundantes de la población. Una elevada densidad de población parece que favorece esta forma de selección. El depredador busca la presa que le resulta más familiar. No parece que esté implicado el colorido de ocultación. Por tanto existe un mantenimiento selectivo de las formas más raras en la población. En otros casos, la selección por su parecido con el fondo puede mantener dos o más formas en un ambiente donde existan dos o más fondos predominantes que se alternen espacial o estacionalmente. Un caso paralelo se encuentra en los ejemplos de mimetismo, en los que una especie de insecto de gusto agradable contiene diversas formas semejantes a algunas especies con modelos de mal sabor. El mimetismo no debe ser excesivamente abundante, pues de otro modo los depredadores tenderían a perder su asociación de repugnancia con un modelo de color determinado. La difusión del polimorfismo genético es ahora evidente gracias a los estudios bioquímicos (párrafo 13-31) y puede tener una gran duración temporal en los ambientes estables. El caracol terrestre de África oriental *(Limicolaria martensiana)* ha mantenido cinco formas de color en proporciones semejantes durante unos 8000 a 10 000 años.

13-27 Aislamiento y especiación

El título del libro de Darwin, *El origen de las especies,* indica un tema de interés fundamental para el biólogo de la evolución y un problema que aún no ha sido resuelto. En los individuos ocurren cambios (mutaciones, reordenamientos cromosómicos, etc.), que por la reproducción sexual son o bien conservados y propagados en la población o son eliminados (selección natural). Así, pues, la especie se halla en la base de un proceso evolutivo. Una especie es una población en la que sus miembros se cruzan libremente y que difiere y está aislada (salvo algunas excepciones) reproductivamente de otras poblaciones. En los animales asexuales o partenogenéticos no existe el cruzamiento y, por lo tanto, cualquier tipo o cepa distintivos puede constituir una especie. La **especiación** es el proceso por el cual se crean nuevas especies, y el **aislamiento** es el paso esencial para su formación (pár. 14-4). El aislamiento puede ser en el tiempo o en el es-

pacio. En el aislar
luciona hacia otra
línea evolutiva co
de tiempo largo.
la separación físi
originaria. No obs
peciación.
En muchas espe
enorme, centenare
mamíferos comune
en los insectos frec
de una especie no
en sus característi
duos no están subd
más o menos aisla
ellos ocupa una pa
y los grupos no se
sus límites, debido
des locomotoras o
lugar, los grupos c
mente (tamaño, cc
parecen donde lo
grupos pueden cr
los límites del gru
(fig. 13-19) se ap
y la población tot
cie politípica. En
está separada en
muestra un camb
racteres a lo larg
tierras bajas a tier
Estos casos, cono
en especies de ave
en los climas más
oscuros en las re
bas de distinta na
cría experimental,
que muchas «espe
por numerosas es
Las razas de una
damente. El gorrió
que fue introduci
Europa en el peri
mentado cambios
pico y de las ala
geográficamente se
el transcurso de u
plitud de las dife
rimentadas por m
nativas La variaci
desde el punto de
do con las expec

;an. El polimor-
ecies de presas
e tienen los de-
de las formas
na elevada den-
ɔrece esta forma
la presa que le
ue esté implica-
tanto existe un
rmas más raras
.a selección por
mantener dos o
e existan dos o
ılternen espacial
lo se encuentra
los que una es-
ɔle contiene di-
as especies con
mo no debe ser
otro modo los
u asociación de
or determinado.
ıético es ahora
químicos (párra-
duración tempo-
caracol terrestre
nartensiana) ha
en proporciones
0 000 años.

ɔrigen de las es-
fundamental pa-
n problema que
lividuos ocurren
ıtos cromosómi-
exual son o bien
ɔoblación o son
ı, pues, la espe-
oceso evolutivo.
ı que sus miem-
ifiere y está ais-
eproductivamen-
imales asexuales
ızamiento y, por
listintivos puede
ón es el proceso
;, y el **aislamien-**
ıción (pár. 14-4).
mpo o en el es-

---

pacio. En el aislamiento temporal una especie evoluciona hacia otra gradualmente, a lo largo de una línea evolutiva continua y a través de un período de tiempo largo. El aislamiento espacial implica la separación física de partes de una población originaria. No obstante, existen otros tipos de especiación.

En muchas especies el número de individuos es enorme, centenares de miles en las aves y en los mamíferos comunes y millones o miles de millones en los insectos frecuentes. No obstante, la población de una especie no es uniforme en su distribución o en sus características. En primer lugar, los individuos no están subdivididos en grupos más pequeños más o menos aislados unos de otros. Cada uno de ellos ocupa una parte de su distribución geográfica y los grupos no se mezclan, excepto a lo largo de sus límites, debido a las limitaciones de sus facultades locomotoras o a barreras diversas. En segundo lugar, los grupos difieren unos de otros cualitativamente (tamaño, color, etc.); estas diferencias desaparecen donde los representantes de los distintos grupos pueden cruzarse (hibridarse) a lo largo de los límites del grupo. El término **raza** o **subespecie** (fig. 13-19) se aplica a estas poblaciones locales, y la población total combinada se denomina especie politípica. En algunas especies la población no está separada en grupos distinguibles, sino que muestra un cambio gradual continuo de sus caracteres a lo largo de un gradiente: Norte a Sur, tierras bajas a tierras altas o clima seco a húmedo. Estos casos, conocidos como **clinas,** se presentan en especies de aves y mamíferos que son mayores en los climas más fríos (ley de Bergmann) o más oscuros en las regiones cálidas y húmedas. Pruebas de distinta naturaleza —taxonomía, migración, cría experimental, citología, serología— muestran que muchas «especies» están en realidad formadas por numerosas estirpes, cepas o razas biológicas. Las razas de una especie pueden evolucionar rápidamente. El gorrión doméstico *(Passer domesticus),* que fue introducido en América del Norte desde Europa en el período de 1852 a 1860, ha experimentado cambios en el peso, en la longitud del pico y de las alas, y en la coloración, en áreas geográficamente separadas de América del Norte en el transcurso de unas 50-115 generaciones. La amplitud de las diferencias es equivalente a las experimentadas por muchas razas de especies de aves nativas La variación de estas aves está organizada desde el punto de vista adaptativo y está de acuerdo con las expectativas ecológicas. Las aves son más grandes allí donde las temperaturas invernales son bajas (ley de Bergmann) y tienen apéndices relativamente más pequeños (ley de Allen). Son oscuras en el distrito de Vancouver (ley de Gloger) y en torno a la ciudad de México. Se han desarrollado los equivalentes de las verdaderas razas geográficas. Se ha considerado que unos 5000 años es el tiempo mínimo para la formación de una subespecie de aves (Moreau), pero, en torno a la ciudad de México, esto ha ocurrido con el gorrión doméstico en unos 30 años.

Las poblaciones o las subdivisiones de una población separada geográficamente (fig. 13-19) se denomina **alopátrica** (gr. *allos,* otro + *patria,* país). Dos o más poblaciones que ocupan las mismas áreas o cuyas áreas coinciden y que conservan su distinción (fig. 13-20) son **simpátricas** (gr. *syn,* juntos). Las poblaciones son **parapátricas** cuando se encuentran en una zona geográfica reducida y conservan su distinción.

El **aislamiento,** o separación de cepas en unidades menores, puede ser de varias clases: 1) **geográfico,** por separación material debida a distancia; 2) **ecológico,** en distintos tipos de ambientes, aunque en la misma región; 3) **estacional,** cuando dos poblaciones se reproducen en distinta época del año; 4) **fisiológico,** cuando existe incompatibilidad funcional en el apareamiento o en la producción, supervivencia o fecundación de los gametos, y 5) de **comportamiento,** si los animales de dos grupos no se aparean por alguna razón u otra.

La divergencia suele iniciarse por aislamiento geográfico; luego aparecen, secundariamente, los tipos 2 a 5.

Existen dos formas de especiación alopátrica: 1) Especies ampliamente distribuidas quedan subdivididas en dos o más poblaciones por barreras externas. Las diferencias genéticas se van acumulando en pequeñas etapas (microevolución) en las poblaciones aisladas a medida que cada una reacciona ante las fuerzas selectivas algo diferentes del ambiente que ocupa. Los mecanismos reproductores aislantes surgen fortuitamente y parece que se perfeccionan primero en la zona híbrida entre dos formas divergentes. A menudo el proceso es relativamente largo. 2) Se establece una nueva colonia con un número relativamente pequeño de fundadores o, en algunos casos, con una sola hembra fecundada (algunos insectos). Esto puede ocurrir por la dispersión accidental desde un continente a las islas o a nuevos hábitats terrestres y acuáticos. Las primeras fases del aislamiento reproduc-

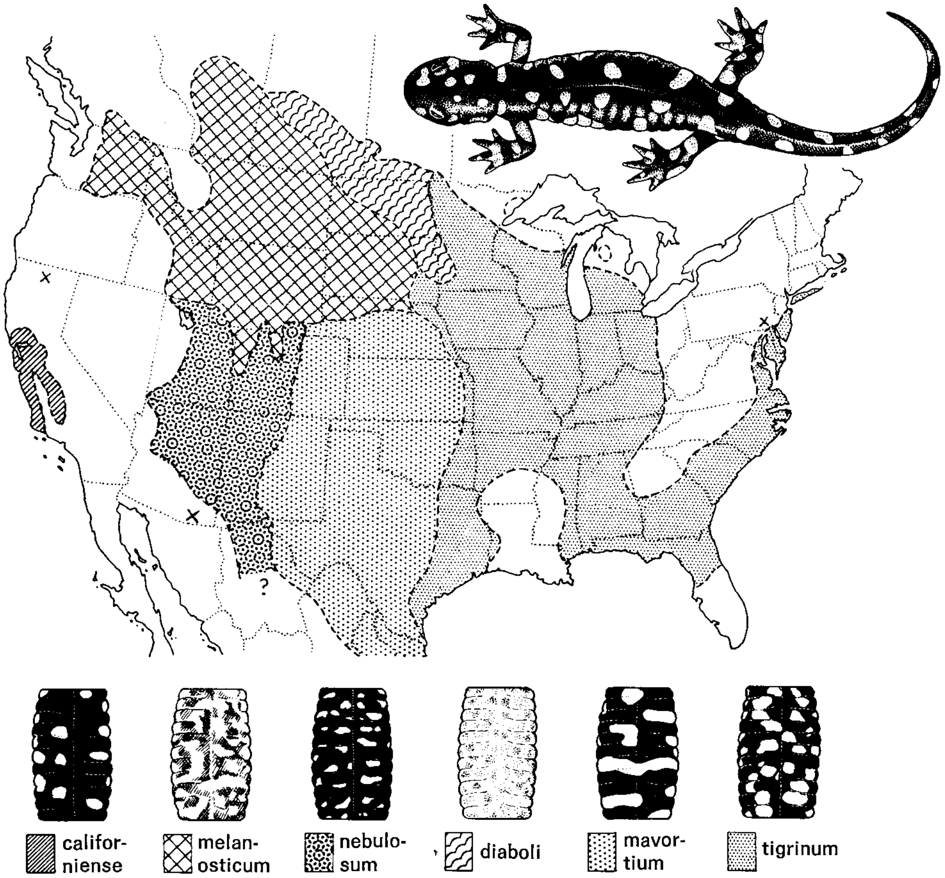


Fig. 13-19 Distribución geográfica de las subespecies de la salamandra tigrada ***(Ambystoma tigrinum)*; se han omitido las formas mexicanas.** Cada subespecie difiere de las demás por su dibujo y, como puede verse, ocupa una zona diferente. Las subespecies adyacentes pueden cruzarse entre sí en la zona comprendida a lo largo de sus límites. Las porciones que no están sombreadas indican áreas de hábitats inadecuados. Se representan los dibujos dorsales de las diferentes subespecies. *(Los dibujos se han tomado, en su mayoría, de Stebbins,* 1951, *Amphibians of western North America, University of California Press.)*

tor surgen fortuitamente como en el caso anterior. Los grupos predispuestos a este tipo de especiación suelen ser los que provienen de pequeñas poblaciones periféricas y semiaisladas, adaptadas a un cierto grado de hibridación; son a menudo productos de un período de rápido aumento de la población. En la formación del genotipo de las colonias fundadoras interviene un importante elemento casual. Los fundadores llevan sólo una pequeña fracción de la variación genética total de la población progenitora, y la colonia que establecen contendrá solamente los pocos genes que transportaron consigo, excepto los que son reemplazados o aumentados por mutación o por contribuciones de inmigrantes adicionales. Este fenómeno puede dar como resultado la prueba de muchos genotipos diferentes en una variedad de ambientes. No obstante, estas poblaciones fundadoras suelen ser vulnerables a la extinción debido a su pequeño tamaño y su limitada variabilidad, que los hace menos adaptables a los cambios ambientales.

La especiación parapátrica tiene lugar cuando las poblaciones divergen al nivel de especie en una clina continua sin aislamiento espacial. Esta especiación es más común en los animales sedentarios. El desarrollo de los mecanismos reproductores aislantes va acompañado por la entrada y el uso de nuevos hábitats por parte de los individuos genéticamente divergentes.

En la especiación simpátrica, los mecanismos

---

reproductores aisla
dentro del área oc
da y su descenden
divergente se despl
vergencia de la po
la distribución geog
la periferia, y la p
morfismo estable. I

Fig. 13-2
rentes, e
distribuci
en los E
cuatro lo
U.S. Fish

reproductores aislantes surgen en los individuos dentro del área ocupada por una población híbrida y su descendencia antes de que la población divergente se desplace a un nuevo nicho. La divergencia de la población puede ocurrir dentro de la distribución geográfica de la especie más que en la periferia, y la primera fase puede ser un polimorfismo estable. La especiación comienza con sucesos en principio no adaptativos, tales como la poliploidía, el reordenamiento cromosómico e incluso substituciones génicas aisladas si interfieren suficiente y permanentemente con el flujo génico de las poblaciones divergentes. En tales casos el aislamiento reproductor surge antes de que la población se desplace a un nuevo nicho. Evidentemente, la especiación simpátrica ha ocurrido en mu-

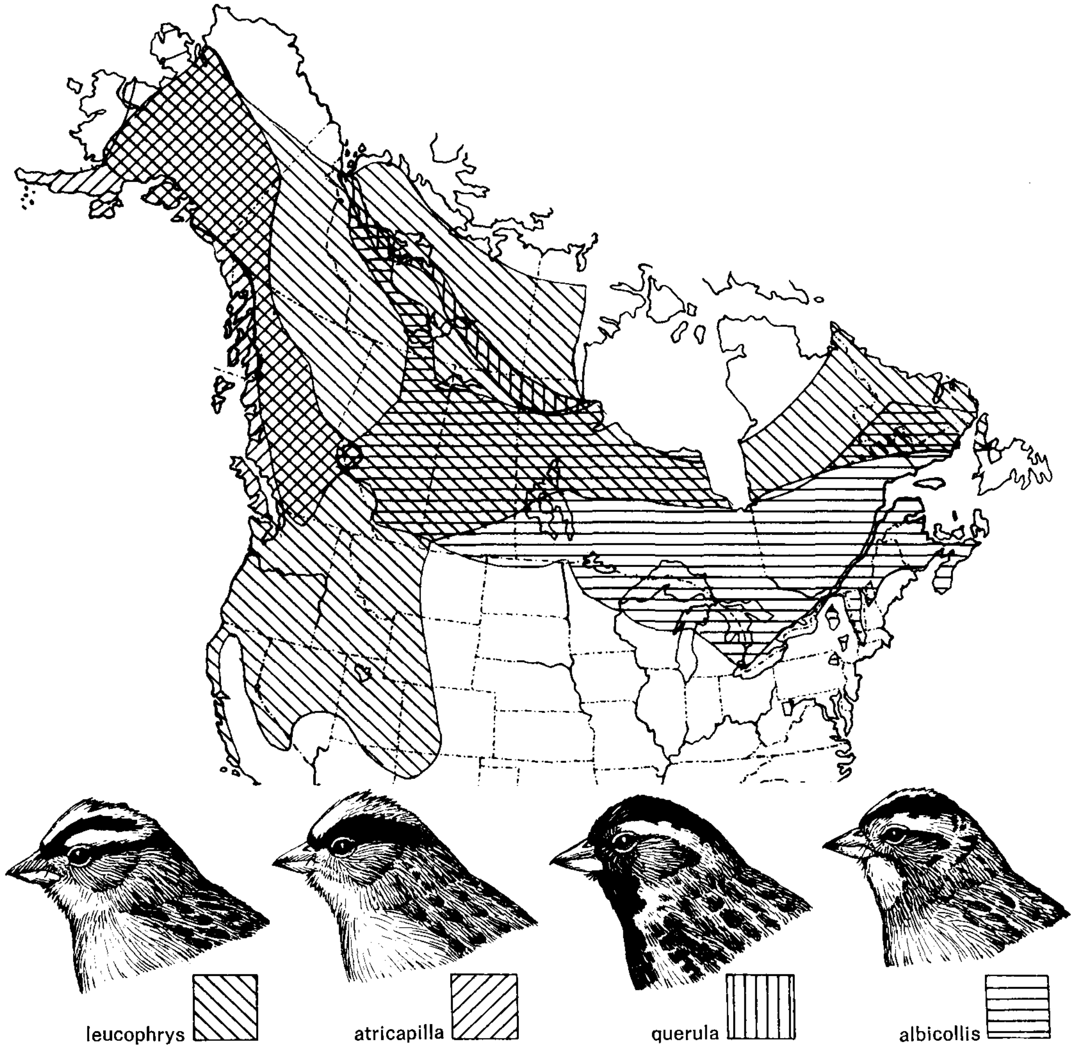


Fig. 13-20 Las cuatro especies del gorrión *Zonotrichia* y sus zonas de nidificación. Por ser diferentes, estas especies no se cruzan, ni siquiera a lo largo de la línea que delimita su área de distribución, donde las zonas se superponen. Las zonas de invierno se encuentran principalmente en los Estados Unidos, donde tres de las especies habitan juntas en áreas muy extensas y las cuatro lo hacen localmente en la región occidental del Pacífico noroccidental. *(Según mapas del U.S. Fish and Wildlife Service.)*

---

ma tigri-
ıu dibujo
cruzarse
nbreadas
iferentes
bians of

chos genotipos di-
nbientes. No obs-
·as suelen ser vul-
su pequeño tama-
ıe los hace menos
ıtales.
ɜne lugar cuando
de especie en una
ıpacial. Esta espe-
males sedentarios.
reproductores ais-
trada y el uso de
individuos genéti-

, los mecanismos

chos insectos parásitos y parasitoides mediante un desplazamiento en la selección de sus huéspedes animales o vegetales o en sus feromonas. Tales insectos son los más abundantes de todas las especies animales y vegetales. La poliploidia (pár. 11-19) ha sido al parecer una forma de especiación simpátrica en las plantas. Una especie vegetal fue creada artificialmente de este modo cuando Karpechenko produjo un género vegetal sintético, *Raphanobrassica,* al cruzar el rábano *(Raphanus sativus)* y la col *(Brassica oleracea).* Obtuvo un tetraploide que se multiplicaba y que estaba reproductivamente aislado de sus progenitores. El número cromosómico haploide de cada especie progenitora es 9 y el del híbrido contenía 18 cromosomas (9R + 9B). En la mayoría de los casos, los cromosomas no pudieron formar sinapsis, y la mayoría de los gametos eran inviables. Si embargo, se obtuvieron algunos híbridos fértiles que contenían 18 cromosomas que formaban sinapsis en la meiosis.

A veces son necesarios profundos cambios genéticos para que se produzca la especiación. En muchos organismos gran parte del genotipo de la especie es conservador y forma un sistema cerrado de función establecida e integrada. Contiene **paleogenes** o complejos génicos aislados importantes para la estabilidad de los genotipos probados largo tiempo. En algunas especies, la unidad genética se extiende por amplias áreas geográficas y conserva su uniformidad en la frecuencia de hasta los alelos más raros. El sistema cerrado normalmente no puede ser desorganizado sin poner en peligro la supervivencia de la especie. Por otra parte, muchas especies contienen también genes en un sistema abierto que interviene en la recombinación y en la selección y en la mayor parte de las respuestas adaptativas de las poblaciones. Muchos de estos genes **(neogenes)** son relativamente recientes y no intervienen tanto en los complejos aislados del mantenimiento de la especie. El problema de la especiación en estas especies aisladas es romper las restricciones impuestas por el sistema cerrado y alcanzar una cantidad lo bastante grande de reorganización en el genoma al parecer necesaria para la especiación. La población fundadora ha sido propuesta como respuesta. Situada en la periferia del área de distribución expone el genotipo cohesivo de la especie a nuevas y fuertes fuerzas selectivas que permiten una mayor reorganización: una especie de revolución genética. Esto podría suceder gracias a un declive de la población que la reduciría a unos cuantos individuos (o incluso a una sola hembra fecundada). Este modelo recuerda el «monstruo prometedor» de Goldschmidt: un individuo (una hembra fecundada) que en una etapa mutacional puede ocupar un nuevo nicho y se encuentra aislada reproductivamente de la cepa progenitora. Si se produjeran simultáneamente varios «monstruos prometedores» compatibles tanto mejor.

En las bacterias, los cambios genéticos significativos y bruscos tienen lugar mediante los bloques de transferencia de DNA por partículas víricas de célula a célula. La resistencia bacteriana a los antibióticos puede transmitirse de este modo. Los enzimas de restricción de la célula receptora contendrán a los genes extraños y los eliminarán si no son compatibles. Esta transferencia de genes no ha sido observada hasta el momento en los eucariotas.

13-28 Hibridación e introgresión

Las especies difieren por sus complejos génicos adaptativos y están separadas por mecanismos reproductores aislantes que varían de potencia e impiden o minimizan la hibridación. En general, la hibridación de formas divergentes da como resultado un esfuerzo reproductor baldío o la intrusión de genes extraños no probados, que perturban el complejo génico y adaptado de la especie. No obstante, a veces la entrada de nuevos elemento proporciona un aumento beneficioso de la variabilidad y de la capacidad para adaptarse a las nuevas condiciones (pár. 13-23). En los ambientes estables, los híbridos normalmente están en desventaja, pues la mayoría están menos mejor adaptados que las cepas progenitoras a los nichos que estos ocupan, y los otros nichos están ocupados ya por organismos bien adaptados. No obstante, en un rápido cambio ambiental, cuando aparecen nuevos nichos disponibles y las especies establecidas están sujetas a nuevas presiones selectivas, los híbridos pueden apoderarse de ellos. Además, las condiciones cambiantes pueden unir a especies que antes estaban ecológicamente separadas, aumentando así las posibilidades de hibridación. Tanto la glaciación como las modernas actividades del hombre han venido acompañadas por amplias hibridaciones entre las poblaciones naturales.

Los híbridos suelen aparearse mejor con los miembros de una u otra de sus cepas ancestrales que entre ellos porque aquéllos son por lo general

más abundantes.
miento retrógrado
bitat en que se e
forma modificada
que la descenden
Pueden, pues, oc
una de las especi
vorece a los gen
nes procedentes
que tienen tambié
de la otra form
implica hibridaci
una de las cepas
de tales genotipo
grados por selecc
introgresión. Gen
complejo genétic
a menudo una f
en las especies e

13-29 Deriva ge

En el estudio de
fo 11-23) los des
deliana fueron a
poblaciones de a
berg. Esto se apl
cruzan librement
tico y la varia
constantes. En t
evolución. Son d
taciones, el cruz
cia de los rasgo
cambios. Los ca
o cuando algun
hábitat o a una
la variabilidad s
el genotipo tiend
bio en la frecue
muestreo y depe
Dado que dos g
gan independien
de Mendel), el c
te la meiosis pu
de una moneda.
las caras y a las
los individuos d
das (una gran p
H y *h* saldrán s
pocas tiradas (u
de la frecuencia
derse alelos, com

más abundantes. Los descendientes de un cruzamiento retrógrado estarán mejor adaptados al hábitat en que se encuentran, y que puede ser una forma modificada de uno de los hábitats paternos, que la descendencia de los cruzamientos híbridos. Pueden, pues, ocurrir frecuentes cruzamientos con una de las especies progenitoras, y la selección favorece a los genotipos con la mayor parte de genes procedentes de esta especie progenitora pero que tienen también unos pocos genes introducidos de la otra forma progenitora. Este proceso, que implica hibridación y cruzamiento frecuente con una de las cepas progenitoras y la estabilización de tales genotipos producto de cruzamientos retrógrados por selección, se conoce con el nombre de **introgresión.** Genes de una especie penetran en el complejo genético de la otra. La introgresión es a menudo una fuente importante de variabilidad en las especies en evolución.

13-29 Deriva genética

En el estudio de las poblaciones genéticas (párrafo 11-23) los descubrimientos de la herencia mendeliana fueron aplicados a los fenómenos de las poblaciones de acuerdo con la ley de Hardy-Weinberg. Esto se aplica a grandes poblaciones que se cruzan libremente y en las que el equilibrio genético y la variabilidad permanecen normalmente constantes. En tales condiciones no tiene lugar la evolución. Son desviaciones de esta norma las mutaciones, el cruzamiento selectivo y la supervivencia de los rasgos deseables, que pueden originar cambios. Los cambios son más rápidos de tensión o cuando algunos individuos llegan a un nuevo hábitat o a una isla remota. En tales condiciones la variabilidad se reduce rápida o bruscamente y el genotipo tiende a hacerse homozigoto. Este cambio en la frecuencia génica resulta del error de muestreo y depende del tamaño de la población. Dado que dos genes de un par de alelos se segregan independientemente de los otros genes (leyes de Mendel), el comportamiento de los alelos durante la meiosis puede compararse a los lanzamientos de una moneda. Los genes H y h representan a las caras y a las cruces, y el número de tiradas a los individuos de la población. Con muchas tiradas (una gran población), la frecuencia en la que H y h saldrán será en esencia la misma, pero con pocas tiradas (una población pequeña), la varianza de la frecuencia será grande y podrán incluso perderse alelos, como cuando en todas las tiradas sale H, y ningún gameto recibe el gen h. Algunas poblaciones pequeñas pueden contener pocos adultos. Así, parece que, a veces, pequeñas poblaciones simplemente por casualidad pueden llegar a diferenciarse ligeramente de la población originaria y llegar a formar razas o cepas distintas. Esto puede ocurrir con el ratón doméstico *(Mus musculus)* sin que hayan barreras físicas que impidan su cruzamiento; el cruzamiento tribal, la poligamia y el comportamiento territorial reducen el cruzamiento intertribal y dan como resultado que los acontecimientos genéticos al azar tengan un importante papel a la hora de determinar la composición de los demos locales.

Una pequeña población que se cruza libremente entre sí, denominada **demo,** tiende a la homozigosis y a la reducción de la variabilidad como resultado del cruzamiento consanguíneo. Los demos sirven como campo de prueba para las innovaciones evolutivas. La homozigosis permite que los rasgos recesivos se expresen en el fenotipo y sean puestos a prueba por la selección natural. En una población grande puede que se pierdan. Los acontecimientos genéticos al azar y las diferentes presiones de selección que actúan sobre los demos proporcionan diversidad y benefician a la especie en conjunto pues le dan flexibilidad para adaptarse a los cambios ambientales.

En la práctica es difícil distinguir las fuerzas selectivas de la deriva genética, y serán necesarios más estudios de campo sobre las poblaciones naturales antes de que se pueda determinar la importancia de la deriva genética en la evolución.

13-30 Los pinzones de Darwin

Los efectos del aislamiento en la especiación quedan bien demostrados por los «pinzones de Darwin», aves de la subfamilia GEOSPIZINOS de las islas Galápagos, a unos mil kilómetros del Ecuador (figura 13-21). Este grupo de islas oceánicas, la mayor de las cuales mide 129 km de longitud, es probablemente de origen volcánico. La cubierta vegetal es variada: espinos y cactos en las tierras bajas donde el suelo está fomado por lava erosionada, pero bosque húmedo en el suelo y rico de las cimas de las montañas, de 610 a 1200 metros. Tortugas terrestres gigantes e iguanas son los únicos animales grandes. Las más características de las pocas aves terrestres residentes son los pinzones, que han desarrollado trece especies. A su vez, en distintas islas, algunos se han separado en subespecies o poblaciones menos distintas. Desde el punto de vista darwinista las pequeñas diferencias así producidas conducen a especies incipientes y la especiación se considera completa cuando dos de estas formas se encuentran luego y se mantienen distintas. Así, en la mayoría de las islas existen tres especies de *Geospiza (G. magnirostris, G. fortis* y *G. fuliginosa)* que se alimentan de semillas de diferente dureza y que no se cruzan entre sí; parece ser que evolucionaron en islas diferentes y más tarde se juntaron.

Estos pinzones ilustran otro aspecto de la evolución: la **radiación adaptativa.** Los antepasados de las plantas y animales de las Galápagos debieron ser transportados por medios accidentales (párrafo 12-20). Cuando llegaron los pinzones ancestrales (se cree que la colonización fue realizada por una sola especie continental), probablemente encontraron pocos competidores, o ninguno. Tras el establecimiento en una o más islas, aumentó la competencia y se produjo la dispersión a otras islas del archipiélago. Como que las islas difieren en tamaño, altitud, disponibilidad de alimento y otros factores, y el océano representa una barrera para los desplazamientos de estas aves entre las diferentes islas, tuvo lugar una radiación adaptativa y en cada isla se desarrollaron distintos ecotipos. La divergencia genética condujo al aislamiento reproductor. Los movimientos subsiguientes causaron un cruzamiento libre entre las especies de las diferentes islas. La coexistencia aumentó la competencia por el alimento y otras necesidades y la selección acentuó las diferencias desarrolladas originariamente por el aislamiento. En cada una de las 16 islas principales del archipiélago coexisten tres especies, y cada una de las tres islas mayores posee 10 especies. Son capaces de vivir juntas debido a la diversidad de su estructura y de sus hábitos. Por ejemplo, las marcadas diferencias en cuanto al tamaño del pico (en relación con las semillas consumidas) reduce la competencia entre los pinzones granívoros, ampliamente extendi-

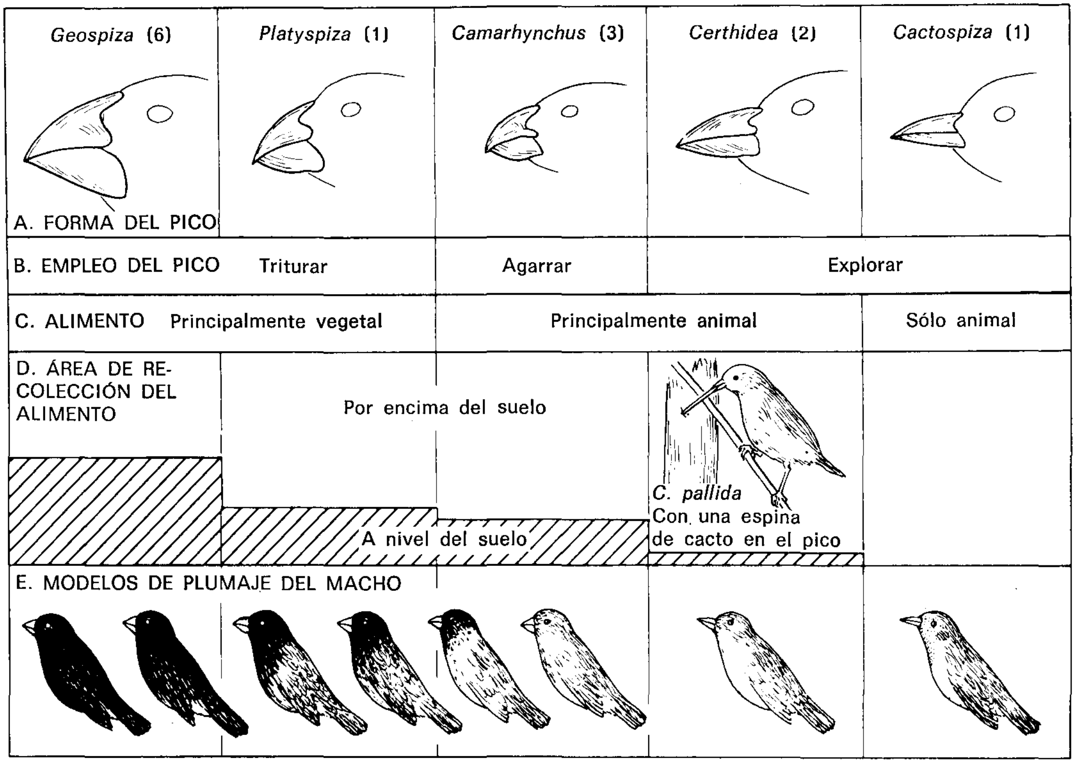


Fig. 13-21 Géneros de pinzones de Darwin de las islas Galápagos (número de especies entre paréntesis). *A.* Forma del pico. *B.* Empleo del pico. *C.* Tipos de alimento. *D.* Áreas utilizadas para recoger alimento. *E.* Plumajes de los machos adultos. El dibujo incluido en *D* muestra a *Cactospiza pallida* con una espina de cacto en el pico para explorar. (*Adaptado de Bowman,* 1961, *y de Lack,* 1947.)

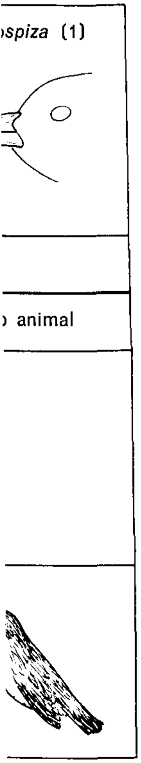
---

dos, *G. fuliginos*
grande), que coe
piélago. No obst
parados, en las d
man, sus picos t
damente. Dentro
han evolucionad
siete familias cor
tos pinzones» so
el pico grueso y
hojas y frutos *(*
al de un loro; 3)
alargado y costu
de pájaro carpi
recto y grueso p
árboles. La espe
carece de la len
carpintero, empl
cacto para exca
y remotas islas (
nalis, que tiene
sangre de una es
obtiene desgarrá
Estos modesto
motas islas trop
en el pensamient
joven Darwin es
go más notable c
piélago es, con n
habitadas en co
tinto conjunto d
las separadas sól
mayor parte de
formadas por la
bajo la acción d
altura casi igual
tadas... Parece q
dioso, el misteri
aparición de nu

13-31 Evolución

La biología mol
al nivel del ger
nucleicos, compo
factible técnican
mas y otras pr
de los genes. Co
de las proteína
cionadas) de las
alcance de las r
la cantidad de

as islas difieren
l de alimento y
ınta una barrera
s aves entre las
adiación adapta-
on distintos eco-
ondujo al aisla-
ıtos subsiguientes
re las especies de
ıcia aumentó la
:as necesidades y
ias desarrolladas
:o. En cada una
archipiélago coe-
de las tres islas
capaces de vivir
ıu estructura y de
·cadas diferencias
ı relación con las
competencia en-
ıliamente extendi-



ıs entre
das para
Cactos-
61, y de

dos, *G. fuliginosa* (pico pequeño) y *G. fortis* (pico grande), que coexisten en muchas islas del archipiélago. No obstante, allí donde se encuentran separados, en las diminutas islas de Daphne y Crossman, sus picos tienen el mismo tamaño aproximadamente. Dentro de esta familia insular de aves han evolucionado los equivalentes biológicos de siete familias continentales. Algunos tipos entre estos pinzones» son: 1) granívoros (*Geospiza*), con el pico grueso y cónico; 2) los que comen yemas, hojas y frutos *(Platyspiza)*, con un pico parecido al de un loro; 3) insectívoros *(Certhidea)*, con pico alargado y costumbres de fringílido, y 4) un tipo de pájaro carpintero *(Camarhynchus)*, con pico recto y grueso para excavar en los troncos de los árboles. La especie afín *Cactospiza pallida*, que carece de la lengua larga de un verdadero pájaro carpintero, emplea una ramita o una espina de cacto para excavar. En una de las más pequeñas y remotas islas (Santa Fe), *G. difficilis septentrionalis*, que tiene un pico afilado, se alimenta de la sangre de una especie parecida a los alcatraces, que obtiene desgarrándoles la piel.

Estos modestos geospizinos de un grupo de remotas islas tropicales han tenido un gran papel en el pensamiento evolutivo desde 1839 en que el joven Darwin escribió *(Viaje de Beagle)*: «El rasgo más notable de la historia natural de este archipiélago es, con mucho, que las distintas islas están habitadas en considerable extensión por un distinto conjunto de seres..., nunca sospeché que islas separadas sólo un centenar de kilómetros y la mayor parte de ellas visibles unas desde las otras, formadas por la misma clase de rocas, colocadas bajo la acción del mismo clima, elevándose a una altura casi igual, estuvieran diferentemente habitadas... Parece que esto nos acerca al hecho grandioso, el misterio de los misterios, de la primera aparición de nuevos seres sobre la Tierra».

13-31 Evolución molecular

La biología molecular trata de captar la evolución al nivel del gen. Aunque se estudian los ácidos nucleicos, componentes de los genes, suele ser más factible técnicamente la investigación de los enzimas y otras proteínas una vez se han extraído de los genes. Comparando la secuencia aminoácida de las proteínas homólogas (estrechamente relacionadas) de las especies, es posible determinar el alcance de las mutaciones acaecidas y, por ende, la cantidad de diferenciación genética entre las especies. Estos estudios sobre la evolución génica proporcionan una base para determinar con mayor precisión que en el pasado 1) la naturaleza de la variación genética en las poblaciones naturales, 2) los grados de relación entre las poblaciones y especies y 3) los ritmos del cambio evolutivo.

Los estudios sobre la magnitud de la variación genética en las poblaciones naturales tienen una gran importancia para comprender el proceso de la especiación (párs. 13-23, 13-27). Se han desarrollado toda una variedad de técnicas para evaluar esta variación a nivel molecular. Incluyen las secuencias de nucleótidos y aminoácidos, la hibridación del DNA y del RNA, las técnicas inmunológicas (fijación de microcomplementos, etc.) y la electroforesis. Las proteínas son las moléculas que se estudian con más frecuencia, en especial las transferinas, esterasas, deshidrogenasas, albúminas, etc., de la sangre o de otros tejidos, o de todo el organismo.

Con la **electroforesis,** una técnica popular, las moléculas pueden desplazarse en un gel de almidón o acrilamida bajo la influencia de un campo eléctrico. Las diferencias de carga electrostática y, a veces el tamaño y configuración de las moléculas, se reflejan en las diferentes movilidades. Una diferencia de movilidad entre los polipéptidos puede considerarse normalmente una prueba de que difieren en un aminoácido por lo menos. Se aplican colorantes histoquímicos específicos, que revelan las posiciones de las proteínas en el gel. Las bandas de tinción así producidas marcan las regiones de concentración proteínica. Comparando las proteínas codificadas por muchos genes estructurales de dos poblaciones es posible determinar el grado de similitud electroforética de sus proteínas y la magnitud de la diferencia entre las dos poblaciones.

Empleando estos procedimientos pueden calcularse el número de los diferentes alelos que se encuentran en un locus génico determinado y su proporción en los individuos y en las poblaciones. En algunos organismos ha sido determinada la diversidad de los alelos para muchos loci. Dado que las proteínas, los productos de los genes, han sido extraídas de los mismos genes, resulta apropiado denominar a esta variación polimorfismo proteínico. No obstante, se considera que reflejan la heterozigosis genética existente. La cantidad de polimorfismo de los loci puede sólo deducirse a partir de los estudios hechos sobre la variación morfológica del color, el tamaño y las proporciones.

Las investigaciones moleculares han revelado un amplio polimorfismo proteínico en las poblaciones naturales, que se calcula que oscila entre el 30 y el 80 (a menudo entre el 25 y el 50) por ciento de los loci de genes estructurales en la mayoría de los organismos estudiados. La proporción de loci heterozigotos en estos genes, en los individuos medios, oscila entre el 2 y el 20 por ciento en las grandes poblaciones continentales. A menudo existen grandes diferencias en cuanto a la cantidad de heterozigosis entre las especies y sus subdivisiones menores, incluso al nivel de demo (párrafo 13-29). Estos hallazgos contrastan con la visión clásica que atribuía una gran uniformidad genética a las poblaciones naturales.

Los estudios sobre los loci bioquímicos pueden emplearse para evaluar la cantidad de flujo génico (incluida la introgresión, pár. 13-28, etc.) entre las poblaciones y la magnitud de su aislamiento genético. Puede calcularse la **distancia genética:** la cantidad media de substituciones detectables electroforéticamente por locus que se ha acumulado desde que dos poblaciones divergieron de un antepasado común. Es de destacar que el grado de cambio molecular frecuentemente no está correlacionado con el grado de cambio morfológico. Las diferencias principales de polimorfismo bioquímico pueden aparecer entre especies que no se distinguen morfológicamente y pueden encontrarse incluso en pequeñas poblaciones intraespecíficas en las que no existen barreras físicas para la hibridación (párrafo 13-29).

Los estudios moleculares han contribuido también a la solución de problemas filogénicos, por ejemplo, el grado de divergencia y tiempo de separación de los antepasados comunes. Las especies se comparan partiendo de las propiedades inmunológicas y la secuencia aminoácida de proteínas homólogas seleccionadas.

Supongamos que quisiéramos determinar el grado de relación existente en un grupo de salamandras. En los estudios inmunológicos se purificó una proteína (la albúmina del suero) de la especie A y se inyectó en un conejo. Se formaron anticuerpos en la sangre del conejo ante la albúmina de la salamandra, que es una proteína extraña. Después de esto, estos anticuerpos reaccionarán no sólo contra la especie A y se inyectó en un conejo. Se formaron anticuerpos en la sangre del conejo ante la albúmina de la salamandra, que es una proteína extraña. Después de esto, estos anticuerpos reaccionarán no sólo contra la albúmina de la salamandra A, sino también contra todas las proteínas relacionadas de las otras especies de salamandra. La fuerza de la reacción inmunológica aumenta con una similitud creciente ante la proteína de la especie A y la de la otra especie. Dado que el grado de similitud entre las proteínas homólogas aumenta cuanto más estrecha sea la relación taxonómica, las reacciones inmunológicas son mayores ante las especies muy relacionadas que ante las muy separadas. Esto refleja las diferencias que se han acumulado en las secuencias aminoácidas de sus proteínas y las mutaciones en los patrones de DNA que las produjeron. Los grados de diferencia entre proteínas homólogas se expresan en unidades de «distancia inmunológica».

Las distancias inmunológicas se han determinado en una gran variedad de organismos: mamíferos, aves, anfibios y otros. Basándose en las diferencias de sus albúminas, el hombre, el chimpancé y el gorila parece que están más estrechamente relacionados entre sí que cualquiera de ellos con el orangután, y se diferencian totalmente de los monos del Nuevo Mundo. Suele haber una buena correlación entre la distancia inmunológica de la albúmina y los cálculos paleontológicos del tiempo de divergencia de los grupos taxonómicos, como en los carnívoros y ungulados.

Otro método para comparar las proteínas es la **secuencia de aminoácidos.** Se comparan las clases y el orden de los aminoácidos individuales que componen las proteínas homólogas de dos especies. Se puede deducir el grado de relación y la magnitud de la divergencia a partir de un antepasado común por el grado de diferenciación de sus proteínas. Las proteínas varían en cuanto a su utilidad a la hora de propocionar información sobre la ramificación de los árboles filogenéticos. El enzima citocromo c, básico para la respiración celular en los animales y plantas superiores, ha cambiado con lentitud a lo largo del tiempo geológico y es útil para determinar las relaciones de organismos lejanamente relacionados. Una filogenia basada en él sólo es muy semejante a la establecida por los criterios tradicionales. Las proteínas que se desarrollan con mayor rapidez, como las anhidrasas carbónicas y los fibrinopéptidos (de la sangre), son necesarias para el estudio de las especies más estrechamente relacionadas.

Algunos biólogos moleculares creen que la mayor parte de las diferencias génicas son selectivamente naturales y no tienen relación con la evolución del organismo, y que su acumulación es uniforme, re-

---

fleja ritmos inher
para los genes imp
po. Esto ha cond
lutivo. No obstan
duda la constanci
dentemente, los r
son constantes. I
emplearse como
cuando se determ
teínas y organism
Aunque el plan
des esperanzas p
proceso evolutivo
mitaciones. Proba
del DNA del gen
funcionales u otra
ximadamente de l
no dan como re
cuencia aminoáci
de las substitucio
de la proteína;
número de loci i
determinación a
dia; se ha obte
niveles de variab
a las clases de n
mente con los pr
vestigaciones fut
dificultades. Un
es la comparació
cleótidos del DN
desarrollado mét
tos cortos de DN
paraciones más
La visión tota
lución es inspira
puestos de carbo
y células que se
tado en diversida
taciones a travé
tra por la gran
extinguidas. ¿Cuá
futuro? Gran p
tamiento de una

A continuación s
dos de la enorm
lución:

contra todas las
s especies de sa-
ón inmunológica
nte ante la pro-
ra especie. Dado
las proteínas ho-
recha sea la re-
s *inmunológicas*
relacionadas que
ja las diferencias
encias aminoáci-
nes en los patro-
. Los grados de
gas se expresan
lógica».
han determina-
mos: mamíferos,
en las diferen-
re, el chimpancé
estrechamente re-
a de ellos con el
nente de los mo-
er una buena co-
unológica de la
lógicos del tiem-
xonómicos, como

s proteínas es la
mparan las cla-
individuales que
as de dos espe-
de relación y la
ir de un antepa-
enciación de sus
en cuanto a su
información so-
filogenéticos. El
a respiración ce-
eriores, ha cam-
iempo geológico
ciones de orga-
Una filogenia ba-
a la establecida
proteínas que se
mo las anhidra-
s (de la sangre),
as especies más

en que la mayor
selectivamente
la evolución del
es uniforme, re-

fleja ritmos inherentes de mutación a largo plazo para los genes implicados y es proporcional al tiempo. Esto ha conducido al concepto del **reloj evolutivo.** No obstante, los últimos estudios ponen en duda la constancia de los cambios proteínicos. Evidentemente, los ritmos de evolución molecular no son constantes. Los cambios proteínicos pueden emplearse como un reloj evolutivo aproximado cuando se determina su promedio en muchas proteínas y organismos.

Aunque el planteamiento molecular ofrece grandes esperanzas para la posterior explicación del proceso evolutivo, tiene generalmente algunas limitaciones. Probablemente menos del 10 por ciento del DNA del genoma eucariótico produce enzimas funcionales u otras proteínas; el 30 por ciento aproximadamente de los cambios en las bases del DNA no dan como resultado la modificación de la secuencia aminoácida de las proteínas; la mayoría de las substituciones no alteran la carga eléctrica de la proteína; a menudo ha sido insuficiente el número de loci investigados para proporcionar una determinación adecuada de la heterozigosis media; se ha obtenido poca información sobre los niveles de variabilidad genética en loci que afectan a las clases de morfología que se asocian normalmente con los procesos evolutivos. Sin duda, las investigaciones futuras resolverán algunas de estas dificultades. Un enfoque especialmente prometedor es la comparación directa de las secuencias de nucleótidos del DNA de diferentes especies. Se han desarrollado métodos para comparar los segmentos cortos de DNA y pronto se podrán hacer comparaciones más amplias.

La visión total que surge del estudio de la evolución es inspiradora. Empezando con simples compuestos de carbono y progresando hasta moléculas y células que se autorreplican, la vida ha aumentado en diversidad y perfeccionamiento de las adaptaciones a través de las épocas, como se demuestra por la gran variedad de las formas vivientes y extinguidas. ¿Cuáles son las potencialidades para el futuro? Gran parte de ello depende del comportamiento de una especie: el hombre.

Bibliografía

A continuación se indican algunos libros seleccionados de la enorme literatura existente sobre la evolución:

Ayala, F. J. (dir.). 1980. Evolución molecular. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., X + 285 pp.

Bodmer, W. F., y L. L. Cavalli-Sforza. 1976. Genetics, evolution, and man. San Francisco, W. H. Freeman and Co., XV + 782 pp.

Bowman, R. I. 1961. Morphological differentiation and adaptation in the Galápagos finches. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, vol. 58. Berkeley, University of California Press. VII + 326 pp.

Busch, G. L. 1975. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.*, vol. 6, pp. 339-364.

Clarke, B. The causes of biological diversity. *Sci. Am.*, vol. 223, núm. 2, pp. 50-60.

Colbert, E. H. 1969. Evolution of the vertebrates: A history of the backboned animals through time. 2.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XVI + 535 pp., 144 figs.

———. 1971. Tetrapods and continents. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 46, pp. 250-269.

Crow, J. F. 1959. Ionizing radiation and evolution. *Sci. Am.*, vol. 201, núm. 3, pp. 138-160. *Los seres vivos se desarrollan como resultado de las mutaciones al azar. ¿Qué papel desempeña la radiación ionizante en el proceso evolutivo?*

Darwin, Charles. 1839. Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited during the voyage of H.M.S. «Beagle» under the command of Captain Fitz Roy, R. N. from 1832-1836. Londres, H. Colburn. XIV + 615 pp., ilus., mapas. 1845. 2.ª ed. Londres, John Murray (Publishers), Ltd. VIII + 519 pp., ilus. Reimpreso muchas veces bajo el título *Voyage of the Beagle.* 1958. Nueva York, Bantam Books, Inc. 439 pp.

———. 1859. *On the origin of species by means of* natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Londres. John Murray (Publishers), Ltd. IX + 502 pp. *Cinco ediciones sucesivas por el autor; reimpresiones frecuentes.*

DeBeer, Gavin. 1970. Atlas de evolución. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 202 pp., 36 mapas, 500 fotos.

De Vries, Hugo. 1909. The mutation theory: Experiments and observations on the origin of species in the vegetable kingdom. La Salle, Ill., The Open Court Publishing Co. 2 vols., XV + 582 pp., 119 figs., VII + 683 pp., 6 láms., 147 figs.

Dobzhansky, T. G. 1970. Genetics of the evolutionary process. Nueva York, Columbia University Press. IX + 505 pp. *Genética evolutiva y de las poblaciones.*

———, **F. J. Ayala, G. L. Stebbins** y **J. W. Valentine.** 1980. Evolución. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. XVI + 558 pp.

Ehrlich, P. R., R. W. Holm., y D. R. Parnell. 1974. The process of evolution. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. XV + 378 pp.

Emmel, T. C. 1976. Population biology. Nueva York, Harper & Row, Publishers, Incorporated. XII + 371 páginas.

Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford, Clarendon Press. 2.ª ed. revisada, 1958. Nueva York, Dover Publications, Inc. XVI + 291 pp., ilus.

Hadzi, Jovan. 1963. The evolution of the Metazoa. Nueva York, Pergamon Press. XIII + 499 pp., 62 figuras.

Huxley, J. 1942. Evolution: The modern synthesis. 3.ª ed., 1974. Nueva York, Hafner Press. XXVII + 705 pp. *Uno de los grandes clásicos de la evolución; la tercera edición contiene un apartado sobre los últimos avances de la biología evolutiva.*

Johnston, R. F., y **R. K. Selander.** 1971. Evolution in the house sparrow: II. Adaptative differentiation in North American populations. *Evol.*, vol. 25, núm. 1, pp. 1-28.

Lamarck, J. B. 1809. La philosophie zoologique. Traducido por Hugh Elliot, 1914, as Zoological philoshophy. Londres, Macmillan & Co., Ltd. XVII + 410 páginas. Reimpreso. 1963. Nueva York, Stechert-Hafner, Inc.

Lewontin, R. C. 1970. The units of selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, vol. 1, pp. 1-18.

———. 1979. Las bases genéticas de la evolución. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. *Estudios electroforéticos sobre la variación de las proteínas en relación con la genética evolutiva y de las poblaciones.*

MacArthur, R. H. y **J. H. Connell.** 1966. The biology of populations. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XV + 200 pp. *Factores que intervienen en los cambios en el número de poblaciones y en su composición genética.*

Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Nueva York, Columbia University Press. XIV + 334 pp. *Uno de los grandes clásicos de la biología evolutiva.*

———. 1970. Populations, species, and evolution. (An abridgement of animal species and evolution.) Cambridge, Mass., The Belknap Press, Harvard University Press. XV + 453 pp.

Moore, R. C., C. G. Lalicker y **A. G. Fischer.** 1952. Invertebrate fossils. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. 765 pp.

Olson, E. C. 1971. Vertebrate paleozoology. Nueva York, Interscience Publishers, a division of John Wiley & Sons, Inc. XV + 839 pp.

Pianka, E. R. 1982. Ecología Evolutiva. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 365 páginas.

Raup, D. M., y **S. M. Stanley.** 1971. Principles of paleontology. San Francisco, W. H. Freeman and Co. X + 388 pp.

Romer, A. S. 1959. The vertebrate story. Chicago, The University of Chicago Press. VII + 437 pp., ilus.

———. 1966. Vertebrate paleontology. 3.ª ed. Chicago, The University of Chicago Press. VIII + 468 pp., 443 figs.

Salthe, S. N. 1972. Evolutionary biology. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. VIII + 437 pp.

Savage, J.-M. 1969. Evolution. (2.ª ed.). Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. VII + 152 pp. *Se destaca la forma del desarrollo de los mecanismos aislantes en el origen de las especies y en los procesos responsables del origen de los principales cambios evolutivos por encima del nivel específico.*

Scientific American. 1978. Evolution. *Sci. Am.*, vol. 239, núm. 3, pp. 46-230. *Serie de artículos dirigidos por biólogos de la evolución.*

Selander, R. K., y **W. E. Johnson.** 1973. Genetic variation among vertebrate species. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.*, vol. 4, pp. 75-91. *Un excelente examen en torno a la heterozigosis en los vertebrados.*

Simpson, G. G. 1953. The major features of evolution. Nueva York, Columbia University Press. XX + 434 páginas, 52 figs.

———, 1967. The meaning of evolution: A study of the history of life and of its significance for man. New Haven, Yale University Press. XVII + 368 pp., 38 figs. *El curso de la evolución, su interpretación y su relación con el hombre.*

Stebbins, G. L. 1971. Process of organic evolution. 2.ª ed. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, Inc. XIII + 193 pp.

Stebbins, R. C., y **B. Allen.** 1975. Simulating evolution. *Amer Biol. Teacher*, vol. 37, núm. 4, pp. 206-211. *Describe un método para demostrar el mecanismo de la selección natural empleando fichas coloreadas (los animales) sobre un fondo multicolor (hábitat).*

Wald, G. 1964. The origins of life.. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, vol. 52, núm. 2, pp. 595-611.

livision of John

. Barcelona, Edi-

Principles of pa-
reeman and Co.

story. Chicago,
II+ 437 pp., ilus.
y. 3.ª ed. Chica-
s. VIII + 468 pp.,

gy. Nueva York,
II + 437 pp.
l.). Nueva York,
'II + 152 pp. *Se*
los mecanismos
ies y en los pro-
los principales
nivel especifico.
ci. Am., vol. 239,
'os dirigidos por

3. Genetic varia-
. Rev. Ecol. and
nte examen en
rtebrados.
res of evolution.
Press. XX + 434

ion: A study of
ficance for man.
XVII + 368 pp.,
u interpretación

ganic evolution.
entice-Hall, Inc.

lating evolution.
4, pp. 206-211.
r el mecanismo
fichas colorea-
multicolor (hábi-

Proc. Nat. Acad.

PROTOZOOS Y EL REINO ANIMAL

cangrejos), o bien los alimentos son triturados en la molleja, como en las aves y las lombrices de tierra. Los carnívoros, como los tiburones, los grandes peces, las serpientes, los halcones, las lechuzas, los gatos y otros, tragan el alimento entero o en pedazos grandes y su desmenuzamiento físico se realiza en el estómago por acción muscular. Otros peces y los mamíferos herbívoros que se alimentan de materias vegetales mastican el alimento completamente antes de que puedan digerirlo. Los insectos y muchos vertebrados terrestres tienen glándulas salivales que secretan líquidos para humedecer el alimento cuando se mastica y engulle.

5-5 Enzimas digestivos

Los aspectos químicos de la digestión consisten en la reducción de complejas substancias orgánicas existentes en el alimento a moléculas más simples que puedan pasar a través de las células del epitelio digestivo para entrar en los líquidos y células del cuerpo. Las proteínas se reducen a aminoácidos, las grasas a ácidos grasos y glicerina, y los hidratos de carbono a azúcares sencillos *(monosacáridos)*, como la glucosa. Estos cambios son realizados todos ellos por los fermentos digestivos o enzimas (pár. 2-19).

Los enzimas los producen todos los animales, desde los protozoos hasta los mamíferos, pero no en todos los animales existe el mismo número y clases de enzimas. Puede observarse cómo el alimento contenido en una vacuola, dentro de un protozoo, cambia gradualmente de forma y tamaño a medida que los enzimas actúan sobre él. La reacción de la vacuola cambia de ácida a alcalina durante el proceso, lo que puede comprobarse mediante colorantes indicadores. Por consiguiente, el citoplasma tiene la propiedad de secretar enzimas y también substancias que cambian la reacción (pH) del líquido de la vacuola. En los invertebrados inferiores los enzimas son secretados por células presentes en algunas o en todas las partes del tubo digestivo, pero en los animales superiores sólo son secretados por glándulas o células existentes en ciertas partes de él. En los vertebrados, algunas se producen en las glándulas salivales o en el esófago, y otras regularmente en el estómago, el intestino delgado y la mayoría en el páncreas (fig. 5-2).

5-6 El proceso digestivo en el hombre

En la ingestión de alimento por la boca intervienen conjuntamente los labios, la lengua y los dientes. Los labios flexibles son muy sensibles a los caracteres físicos y a la temperatura del alimento, pero no al gusto. La lengua, que tiene músculos en tres planos, posee una gran facilidad de movimiento y de cambio de forma para manejar el alimento; en su superficie están concentrados los botones gustativos (fig. 9-12). Los dientes están especializados para cortar y triturar el alimento.

El alimento es lubricado por la **saliva** secretada por tres pares de **glándulas salivales;** las submaxilares, las sublinguales y las parótidas (fig. 5-5). Se producen aproximadamente unos 1000 cm^3 por día, principalmente a las horas de comer. La secreción es un acto reflejo (pár. 9-10) estimulado por las sensaciones gustativas del alimento o incluso por la vista o el olor del mismo que, literalmente, «nos hace la boca agua». La intensidad del estímulo está claramente relacionada con el contenido en agua del alimento: el pan seco en la boca estimula una secreción copiosa, el pan húmedo mucho menos y el agua en absoluto.

La saliva contiene una proteína, la mucina, que sirve de lubricante, y un enzima, la **ptialina (amilasa salival);** este último, en el medio alcalino normal de la boca, reduce los almidones primero a fragmentos polisacáridos y luego al disacárido maltosa (azúcar de malta). La acción es más rápida en el almidón cocido, pero en general es ligera porque el alimento está poco tiempo en la boca. La masticación contribuye a la digestión del almidón porque desmenuza el alimento, lo mezcla con el enzima y alarga el tiempo de exposición a la ptialina. El almidón requiere aproximadamente una hora para ser digerido. La acción de la ptialina continúa dentro de la masa de alimento, en el estómago, hasta que penetra en él el jugo gástrico ácido. Aproximadamente un 50 por ciento de la digestión del almidón es completada por la ptialina durante su paso por el estómago.

Después que un bocado de alimento ha sido masticado por los dientes y mezclado con la saliva, la lengua, por acción voluntaria, lo mueve hacia atrás, hacia la faringe, y allí forma con él un bolo compacto. El resto del proceso de la deglución es involuntario y consiste en una secuencia de movimientos reflejos. La respiración es inhibida, la laringe se eleva y la glotis se cierra. El paladar blando se eleva para cerrar la cavidad nasal. A medida que el bolo alimenticio va pasando hacia atrás, presiona la epiglotis hacia abajo de forma que cubra la glotis cerrada, y el esfínter hipofaríngeo se abre (fig. 5-5). El fallo de cualquiera de estos reflejos tiene por consecuencia «la deglución por el

Fig.
y la

camino falso»:
ringe, y el atr
vulsiva para el
de un bolo po
onda de cont
las paredes de
por el esfínter
el estómago.
Todos los m
to por el tub
verifican por u
micas de los
les y circulare
Este proceso
ción alternada
tubo se dilata
mo y luego
desciende por
ticio hasta el
tritura y mez
En el intestin
rante largo ti
dividir el con
te, para pone
pared intestin
tenido.

5-7 El estóm

Este órgano e
recibe los ali
son tratados
poco a poco,
namiento tien

14

Clasificación y nomenclatura

Para facilitar el estudio de los animales y para informar acerca de ellos, es necesario darles un nombre y describirlos, y reconocer sus semejanzas y sus diferencias. De aquí que sea necesario algún medio para agrupar a los animales de acuerdo con sus relaciones; éste es un objetivo de la **taxonomía** o **zoología sistemática.** La taxonomía tiene dos divisiones importantes: la **clasificación,** o sea, la ordenación de las clases de animales en una jerarquía de grupos más grandes y más pequeños, y la **nomenclatura,** o sea, el procedimiento de asignar nombres a las clases y grupos de animales que han de clasificarse. Sin un sistema establecido para la denominación y clasificación de los animales, todos los demás estudios sobre ellos quedarían en la incertidumbre en cuanto a qué clase o grupo de animales se está estudiando.

14-1 Números de animales

Actualmente habitan en la Tierra muchas clases de animales, y durante épocas geológicas pasadas han vivido otras muchas. Las clases más notables, tanto terrestres como marinas, son bien conocidas, y en los países más civilizados también se conocen algunas menos importantes, pero nuestro conocimiento de otros muchos grupos es imperfecto.

Linneo fue el primero en enumerar todos los animales conocidos en 1758, siendo su número de 4236 clases. En 1859, Agassiz y Bronn contaron 129 370, y hacia 1911 Pratt estimó que habían recibido nombre 522 400. El número total es actualmente de más de un millón (fig. 14-2). Todavía se van describiendo nuevas formas y actualmente es posible que haya varios millones de especies de animales en la Tierra. Para ciertos grupos de determinadas regiones existen cifras más exactas. Así, en América del Norte existen más de 850 especies de mamíferos desde Panamá hacia el Norte; al norte de México las especies de aves ascienden a 775, las de reptiles a 240 y las de anfibios a 160. California comprende 97 especies de mamíferos, 461 de aves, 78 de reptiles y 45 de anfibios. Las cifras que se dan para los distintos grupos, al final de los capítulos en la segunda parte de este libro, son principalmente estimaciones debidas a especialistas.

Clasificación

14-2 Métodos y fines

En cualquier conjunto mezclado de animales, resulta evidente que entre las diferentes formas existen varios grados de semejanzas y de diferencias. Entre los animales domésticos de una granja, la vaca y el cordero difieren en tamaño, color y caracteres de la cubierta del cuerpo, pero se asemejan por poseer cuernos y pies con pezuñas. Un caballo difiere por carecer de cuernos y por poseer pezuñas indivisas, pero se asemeja a la vaca y al cordero por tener las patas largas y dientes apropiados para rumiar. Un perro difiere de los tres anteriores por poseer uñas y pulpejos blandos en sus dedos separados y en que tiene dientes para desgarrar y cortar; se asemeja a ellos por estar cubierto de pelo. El gato se asemeja más al perro que a los animales que poseen pezuñas. Todos estos animales tienen pelo y dientes, paren a los hijos y los amamantan y tienen otros rasgos comunes. Como grupo, difieren notablemente de los pollos y patos, que están cubiertos de plumas, carecen de dientes y ponen huevos, pero ellos y todas las demás aves tienen ojos, pulmones, cuatro extremidades y otros caracteres semejantes a los de los cuadrúpedos. Es así que, por sus semejanzas y diferencias, los animales pueden clasificarse en grupos menores y mayores.

Los zoólogos que estudian la clasificación de los animales tratan de distinguir los parecidos y diferencias entre los organismos y de emplear estos rasgos como armazón para crear un esquema de clasificación que representará, dentro de los límites del saber actual, las relaciones filogenéticas entre los grupos. Ningún sistema de clasificación puede considerarse estático debido a que nuestros conocimientos sobre la zoología aumentan constantemente y a que esta nueva información puede afectar a cualquier sistema. Existen también algunas diferencias de opinión entre los zoólogos a la hora de considerar la validez de cualquier sistema que represente a la filogenia a causa de nuestro conocimiento y de los muchos hechos y datos que son difíciles de interpretar o que se pueden interpretar de diferente forma.

La clasificación de los animales se basa en sus **caracteres** o peculiaridades. Entre éstos se hallan rasgos estructurales, tamaño, proporciones, coloración y también los rasgos que se pueden contar **(merísticos)**, tales como el número de dientes o el de los radios de las aletas, etc. Un carácter es más significativo si está constantemente asociado con otros; así, las aves tienen además de plumas, pico, alas, patas provistas de uñas, corazón de cuatro cámaras y sangre caliente.

Un fin primordial de la clasificación es la conveniencia, pero el más importante es poner de manifiesto sus relaciones basadas en la filogenia. La filogenia es la historia evolutiva de un grupo. Los animales pueden clasificarse de muchas maneras; por ejemplo, agrupando todos los que tienen concha, todos los que tienen forma de gusano, etc. Los primeros zoólogos empleaban estos caracteres, pero el progreso de los conocimientos ha demostrado que este sistema reunía a muchos animales que diferían en aspectos más fundamentales. El «sistema natural» moderno de clasificación emplea todos los datos disponibles, tales como la estructura, la fisiología, la embriología, la distribución y otros; cada grupo se distingue por varios o muchos caracteres. La clasificación natural se basa en la teoría de la evolución e intenta descubrir las relaciones de parentesco y el árbol genealógico del reino animal (fig. 14-1).

Para fines de clasificación es esencial distinguir los caracteres que muestran **homología** o semejanza de origen (y por tanto parentesco) de los que presentan **analogía** o semejanza de función (pero no necesariamente de origen). Los brazos del hombre, las patas anteriores de los mamíferos y ranas, y las alas de las aves, son homólogas y se asemejan por su estructura ósea, muscular, vasos sanguíneos y nervios, aunque se emplean para objetos muy diferentes. En cambio, las alas de las aves y las mariposas sirven para volar, pero difieren tanto en su origen embrionario como en su estructura adulta, y son por ello análogas (fig. 13-1).

14-3 Reinos de los organismos

Desde el tiempo de Linneo hasta muy recientemente todos los organismos se clasificaban normalmente dentro de dos reinos: vegetal y animal. Las plantas tienen pigmentos fotosintéticos y en general no se desplazan, mientras que los animales han de obtener su alimento consumiendo plantas u otros animales y generalmente se desplazan. Realmente, si se observan las plantas y los animales más grandes (macroscópicos), la clasificación resulta fácil, salvo, tal vez, para los hongos y afines, que no son fotosintéticos. No obstante, conservan la forma de vegetal y un modelo de crecimiento al parecer semejante. Por esto se incluyen en el reino vegetal. Los principales problemas con la división en dos reinos surgen cuando tropezamos con los organismos microscópicos. Por ejemplo, tenemos organismos como *Euglena* con todas las características de los animales y de las plantas (cap. 15). Además,

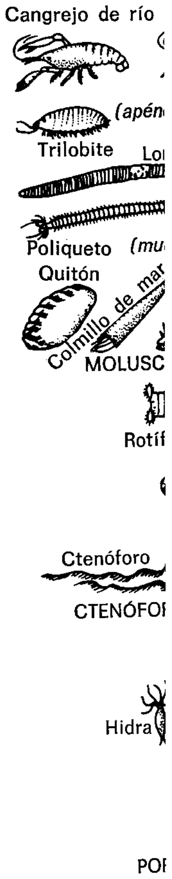


Fig. 1
relativ
dado

es poner de ma-
la filogenia. La
e un grupo. Los
uchas maneras;
que tienen con-
de gusano, etc.
estos caracteres,
tos ha demostra-
nos animales que
entales. El «sis-
ación emplea to-
mo la estructura,
ribución y otros;
os o muchos ca-
e basa en la teo-
ubrir las relacio-
alógico del reino

sencial distinguir
ogía o semejanza
) de los que pre-
función (pero no
azos del hombre,
íferos y ranas, y
as y se asemejan
vasos sanguíneos
ara objetos muy
le las aves y las
difieren tanto en
u estructura adul-
3-1).

muy recientemen-
aban normalmen-
animal. Las plan-
s y en general no
imales han de ob-
antas u otros ani-
an. Realmente, si
nales más grandes
resulta fácil, sal-
fines, que no son
rvan la forma de
nto al parecer se-
el reino vegetal.
a división en dos
s con los organis-
tenemos organis-
características de
ap. 15). Además,

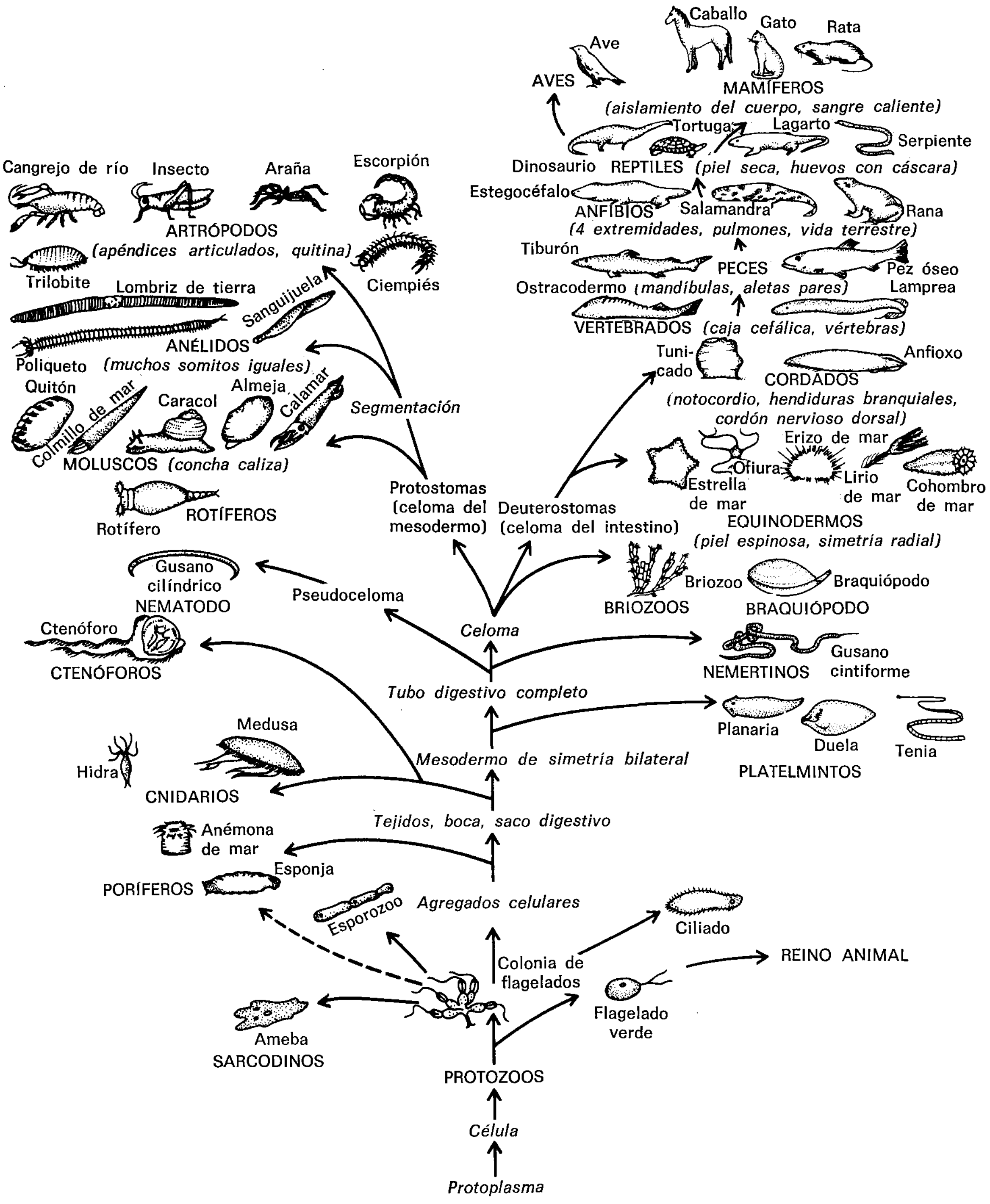

Caballo
Gato
Rata
Ave
AVES
MAMÍFEROS
(aislamiento del cuerpo, sangre caliente)
Tortuga
Lagarto
Serpiente
Dinosaurio
REPTILES (piel seca, huevos con cáscara)
Estegocéfalo
Salamandra
Rana
ANFIBIOS
(4 extremidades, pulmones, vida terrestre)
Tiburón
PECES
Pez óseo
Ostracodermo (mandíbulas, aletas pares)
Lamprea
VERTEBRADOS (caja cefálica, vértebras)
Tuni-cado
Anfioxo
CORDADOS
(notocordio, hendiduras branquiales, cordón nervioso dorsal)
Erizo de mar
Ofiura
Lirio de mar
Estrella de mar
Cohombro de mar
EQUINODERMOS
(piel espinosa, simetría radial)
Cangrejo de río
Insecto
Araña
Escorpión
ARTRÓPODOS
(apéndices articulados, quitina)
Trilobite
Ciempiés
Lombriz de tierra
Sanguijuela
ANÉLIDOS
Poliqueto
(muchos somitos iguales)
Quitón
Colmillo de mar
Caracol
Almeja
Calamar
Segmentación
MOLUSCOS (concha caliza)
Rotífero
ROTÍFEROS
Protostomas (celoma del mesodermo)
Deuterostomas (celoma del intestino)
Briozoo
Braquiópodo
BRIOZOOS
BRAQUIÓPODO
Gusano cilíndrico
NEMATODO
Pseudoceloma
Ctenóforo
CTENÓFOROS
Celoma
Gusano cintiforme
NEMERTINOS
Tubo digestivo completo
Planaria
Duela
Tenia
PLATELMINTOS
Medusa
Hidra
CNIDARIOS
Mesodermo de simetría bilateral
Tejidos, boca, saco digestivo
Anémona de mar
Esponja
PORÍFEROS
Esporozoo
Agregados celulares
Ciliado
Colonia de flagelados
REINO ANIMAL
Flagelado verde
Ameba
SARCODINOS
PROTOZOOS
Célula
Protoplasma

Fig. 14-1 El reino animal. «Árbol genealógico» que indica las relaciones probables y la posición relativa de los grandes grupos (mayúsculas). Todos los grupos situados encima de un carácter dado (bastardilla) tienen este carácter. Las figuras no están todas a la misma escala.

estos organismos microscópicos son unicelulares, aunque las células individuales son más complejas que las del cuerpo de los animales pluricelulares. Algunos organismos microscópicos pueden asociarse en colonias, pero no llegan a formar tejidos como en los animales pluricelulares. El sistema de reinos no puede incluir a estos organismos sin deformar sus definiciones. El resultado fue que los botánicos consideraban plantas a los animales móviles con organismos fotosintéticos y los zoólogos los consideraban animales porque podían desplazarse. En la década de los 50 y 60, los biólogos llegaron a tener un mayor conocimiento de la estructura subcelular y la bioquímica de las células. Gracias a este conocimiento resultó cada vez más difícil el clasificar algunos organismos como plantas o como animales. Por ejemplo, las bacterias y las algas verde azules tienen material genético, pero carecen de núcleos. Además, estos organismos carecen también de los orgánulos subcelulares de los animales unicelulares, como los mitocondrios, las vacuolas y el aparato de Golgi. También son diferentes algunos procesos metabólicos. ¿Qué se puede hacer con ellos? No son animales y, no obstante, carecen de los caracteres que definen a las plantas.

Otro grupo que no encaja en el sistema de dos reinos son los hongos. Tradicionalmente agrupado con las plantas, los hongos presentan características muy diferentes a éstas. Por ejemplo, las plantas obtienen el alimento mediante la fotosíntesis y de este modo elaboran moléculas inorgánicas a partir del anhídrido carbónico y del agua. Los hongos no fotosintetizan, sino que secretan enzimas en el substrato donde crecen. Estos enzimas descomponen las moléculas orgánicas complejas que se encuentran en los residuos animales o en los organismos muertos, y los hongos absorben entonces las moléculas más simples. Otra característica de los hongos es sus células que carecen de límites definidos. A consecuencia de esto, las grandes moléculas orgánicas e incluso los núcleos pueden desplazarse de una célula a otra. Por tanto, las plantas son tan distintas de los hongos como de las bacterias y amebas.

TABLA 14-1

Cinco reinos	*Cuatro reinos*	*Tres reinos*
MONERA	MONERA	PROTOCTISTA
PROTISTA	PROTISTA	
FUNGI	PLANTAE	PLANTAE
PLANTAE		
ANIMALIA	ANIMALIA	ANIMALIA

Partiendo de estas diferencias aparentemente fundamentales, algunos científicos han propuesto la división del mundo viviente en 3-5 reinos (tabla 14-1). El de tres estaría formado por los reinos Protoctista, Plantae (también llamado Metaphyta) y Animalia (también llamado Metazoa). En esta división, los hongos están agrupados con las plantas, mientras que los organismos unicelulares están incluidos en el reino Protoctista. La distribución en cuatro reinos sería Monera, Protista, Plantae (Metaphyta) y Animalia (Metazoa). Este sistema divide a los organismos unicelulares Monera, que carecen de núcleos (procarióticos) y en Protista, los que poseen núcleo (eucarióticos). Finalmente, el sistema de cinco reinos conserva las divisiones del sistema anterior, pero hace de los hongos (Fungi) un grupo aparte. Las características de los cinco reinos se indican en la tabla 14-2.

En este texto se emplea el sistema de los cinco reinos. Salvo una excepción, los siguientes capítulos

TABLA 14-2
CARACTERÍSTICAS DE LOS CINCO REINOS DE ORGANISMOS

Reino	Tipo de célula	Orgánulos celulares	Tipo de nutrición
Monera	Procariótica	Sin membrana alrededor de los orgánulos; sin plastidios; sin mitocondrios	Absorción o fotosíntesis
Protista	Eucariótica	Todos los orgánulos celulares	Absorción, ingestión, fotosíntesis
Plantae	Eucariótica con paredes	Presentes pero células más simples	Principalmente fotosintético
Fungi	Eucariótica	Sin plastidios ni pigmentos fotosintéticos	Absorción
Animalia	Eucariótica sin paredes	Sin plastidios ni pigmentos fotosintéticos	Ingestión

se ceñirán a
cepción la co
protistas móv
ta hace poco
tradicionalme
logos y tambi
debe familiari
lares. El lecto
protozoos es
chos orgánulo
tazoos. Aden
tipo de difer
metazoos.

14-4 Especie

La unidad b
la **especie.** U
que están ai
natural de lo
especie proce
están relacio
zarse entre sí
se parece a
las especies
nalmente se
tituyen ejem
doméstica, la
rrojo. Los in
dividirse a
nominados s
en los caract
Cada subesp
tinta y los
dicha región
dios (fig. 13-
Las especi
bre científico

Organiza
Unicelular y/o
Unicelular y/o
Pluricelular co
Sincicial (care definidos en
Pluricelular co

Tres reinos
PROTOCTISTA
PLANTAE
ANIMALIA

:arecen de límites
), las grandes mo-
ícleos pueden des-
or tanto, las plan-
ngos como de las

aparentemente fun-
han propuesto la
3-5 reinos (tabla
do por los reinos
n llamado Meta-
lamado Metazoa).
tán agrupados con
ganismos unicelula-
Protoctista. La
ería Monera, Pro-
Animalia (Meta-
organismos unice-
de núcleos (proca-
poseen núcleo (eu-
na de cinco reinos
ema anterior, pero
grupo aparte. Las
os se indican en la

istema de los cinco
siguientes capítulos

se ceñirán a la descripción de los animales. La excepción la constituyen los protozoos, un grupo de protistas móviles que se consideraban animales hasta hace poco. Se incluyen los protozoos porque tradicionalmente han sido estudiados por los zoólogos y también porque todo estudiante de zoología debe familiarizarse con las formas de vida unicelulares. El lector se percatará de que la célula de los protozoos es mucho más compleja y contiene muchos orgánulos que faltan en las células de los metazoos. Además, todos los protistas carecen del tipo de diferenciación tisular característico de los metazoos.

14-4 Especie

La unidad básica de la clasificación biológica es la **especie.** Una especie es un grupo de individuos que están aislados reproductivamente y de forma natural de los otros grupos. Los individuos de una especie proceden todos de antepasados comunes, están relacionados por la «sangre», y pueden cruzarse entre sí para producir descendencia fértil que se parece a sus progenitores. Como regla general, las especies distintas no se cruzan, aunque ocasionalmente se producen híbridos entre especies. Constituyen ejemplos de especies comunes la mosca doméstica, la perca amarilla, la rana toro y el petirrojo. Los individuos de una especie pueden subdividirse a menudo en grupos más pequeños denominados **subespecies,** que difieren unos de otros en los caracteres medios más que en los absolutos. Cada subespecie ocupa una región geográfica distinta y los ejemplares de las zonas limítrofes de dicha región suelen presentar caracteres intermedios (fig. 13-19).

Las especies animales reciben siempre un nombre científico que es dual. Este principio de designar con dos palabras a las especies se denomina **nomenclatura binomial** y ha sido empleado desde 1758, cuando Linneo el gran sistemático sueco y padre de la biología sistemática, utilizó por vez primera el sistema. El primer nombre se refiere al género y va siempre en mayúscula y el segundo es el específico y nunca se escribe con mayúscula. Cada nombre científico es único en el reino animal; si se descubre que dos especies tienen el mismo nombre, la que lo ha tenido más tiempo lo conserva y la otra debe recibir una nueva denominación. Un ejemplo de nombre científico es *Rana pipiens,* la rana leopardo.

14-5 Grupos superiores

Se considera que las especies animales son grupos de poblaciones que pueden cruzarse real o potencialmente, pero las demás categorías de la jerarquía taxonómica son arbitrarias en el sentido en que son conceptos humanos. Tratan de reflejar los distintos niveles de relación entre los animales basándose en la evolución, pero, debido a que nuestro conocimiento de la evolución es todavía incompleto, estas relaciones se interpretan de muchas formas y, por tanto, existe una serie de desacuerdos entre los biólogos en cuanto a la pertenencia de una especie a un grupo superior. Las jerarquías taxonómicas constan de seis unidades: tipo o fílum, clase, orden, familia, género y especie.

Dos o más especies que tengan cierto número de caracteres comunes constituyen un **género.** A su vez los géneros con algunos caracteres comunes constituyen una **familia,** las familias constituyen **órdenes,** los órdenes **clases** y las clases **tipos** o **fílums.** El conjunto de todos los tipos constituye el **Reino Animal,** que es comparable al Reino Vegetal. El esquema de la clasificación es como un árbol

Tipo de nutrición	Organización celular	Reproducción	Movilidad	Representante
rción o fotosíntesis	Unicelular y/o colonial	Asexual, por bipartición	Móvil, usa flagelos	Algas verdeazules, bacterias
ırción, ingestión, osíntesis	Unicelular y/o colonial	Asexual y sexual	Inmóvil o usa cilios o flagelos	Protozoos
ipalmente fotosintético	Pluricelular con tejidos	Sexual y asexual	Inmóvil	Plantas superiores
ırción	Sincicial (carece de límites definidos entre las células)	Sexual y asexual	Inmóvil	Hongos, mohos
stión	Pluricelular con tejidos	Normalmente sexual	Móvil, usa fibras contráctiles	Cualquier animal

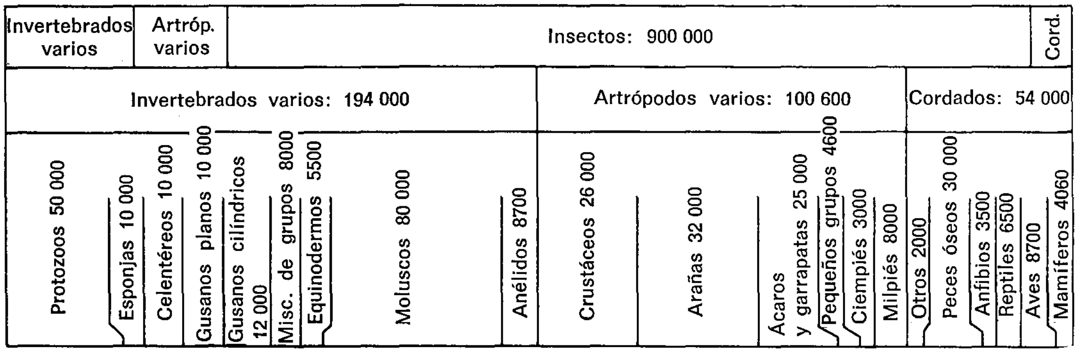


Fig. 14-2 Número aproximado de especies vivientes en las principales divisiones del Reino Animal y del tipo Protozoos.

que tiene muchas hojas (especie), con una o muchas en cada ramita (género); varias ramitas en un ramo (familia); dos o más ramos en una rama secundaria (orden); varias de éstas en una rama primaria (clase), que sale del tronco principal (tipo), y el conjunto forma un árbol (reino). Los grados intermedios (subfamilias, superclases, subtipos, etc.) son necesarios a menudo para indicar los grados de parentesco más estrechos. Existen casos en que un grupo, género, familia, etc., contiene un solo representante debido a que difiere de todos los demás; estos grupos se denominan **monotípicos.**

14-6 Características embriológicas de la clasificación

Son embriológicas muchas de las características básicas que se emplean en la clasificación de los animales para diferenciar los taxones superiores, particularmente los tipos, y para apreciar las relaciones entre los tipos que permiten su inclusión en secuencias filogenéticas (fig. 14-1). Los más fuertes vínculos entre los tipos y su distribución en líneas de descendencia dependen de los procesos fundamentales que tienen lugar en el huevo o embrión. Algunos de estos procesos han sido estudiados ya en el cap. 10; otros que no se estudiaron se tratarán aquí antes de exponer las distribuciones filogenéticas.

En los animales pueden clasificarse los huevos según la distribución del vitelo (fig. 14-3). Los huevos **isolecitos** u **homolecitos** son pequeños en general, con el vitelo distribuido uniformemente. Estos huevos, después de la fecundación, sufren normalmente una segmentación **holoblástica** o completa durante el desarrollo y los blastómeros resultantes tienen un tamaño casi igual. Los huevos **telolecitos** tienen el vitelo concentrado cerca del polo vegetativo. Pueden sufrir dos tipos de segmentación, según la cantidad de vitelo que haya en el polo vegetativo. Cuando no hay una gran cantidad de vitelo, los planos de segmentación se extienden por todo el huevo (holoblástica), pero estos planos se retrasan habitualmente de modo que se producen blastómeros de dos tamaños diferentes: un grupo de blastómeros grandes llenos de vitelo, en el polo vegetativo que se denominan **ma-**

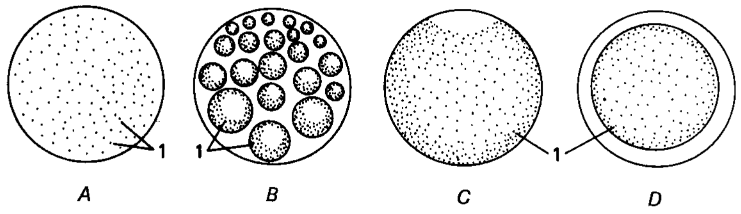


Fig. 14-3 Tipos de huevos. *A.* Huevo isolecito u homolecito, con el vitelo uniformemente distribuido. *B.* Huevo telolecito con el vitelo concentrado cerca del polo vegetativo pero con segmentación holoblástica. *C.* Huevo telolecito con una gran cantidad de vitelo y protoplasma limitado a la zona clara de la parte superior, segmentación meroblástica. *D.* Huevo centrolecito con protoplasma en torno al vitelo interno, segmentación meroblástica. 1, vitelo. *(Según Hyman.)*

---

crómeros y un
ños, en el polo
meros. Más tar
ralmente el enc
dermo. Cuando
segmentación n
vitelo y la segn
perficial protopl
germinativo o b
tación **merobláſ**
centrolecito; en
el centro, con l
deándolo por su
trolecitos la seg
tica.

Otra caracter
agrupación de
segmentación de
tipos de model
tación radial, lo
ducen los grupo
ángulos rectos
culares al eje p
Esto produce fi
lo de segmenta
meros individu
adulto que pro

Fig. 1
anima
ros v
arriba
otros
(A, B

crómeros y un grupo de blastómeros más pequeños, en el polo animal, que se denominan **micrómeros.** Más tarde, los macrómeros formarán generalmente el endodermo y los micrómeros el ectodermo. Cuando hay mucho vitelo, los planos de segmentación no penetran en el área cubierta de vitelo y la segmentación se restringe a la capa superficial protoplasmática del polo animal (el disco germinativo o blastodermo). Se trata de la segmentación **meroblástica.** El último tipo de huevo es el **centrolecito;** en él, el vitelo está concentrado en el centro, con la mayor parte del protoplasma rodeándolo por su parte externa. En los huevos centrolecitos la segmentación es igualmente meroblástica.

Otra característica fundamental empleada en la agrupación de los tipos se basa en el modelo de segmentación del óvulo fecundado. Se conocen dos tipos de modelos de segmentación. En la **segmentación radial,** los planos de segmentación que producen los grupos sucesivos de blastómeros forman ángulos rectos entre sí y son paralelos o perpendiculares al eje polar del óvulo fecundado (fig. 14-4). Esto produce filas de blastómetros. En este modelo de segmentación no pueden seguirse los blastómeros individuales para ver las partes del animal adulto que producirán. En otras palabras, la segmentación es **indeterminada.** El destino final de cada blastómero permanece indeciso hasta ya avanzado el desarrollo en la segmentación indeterminada. Esto quiere decir que los animales con esta forma de desarrollo pueden tener los blastómeros separados entre sí después de varias segmentaciones y que cada uno puede formar un embrión y un adulto completo. En la **segmentación espiral,** los planos de segmentación tienden a ser oblicuos o diagonales con respecto al eje polar del huevo. Las segmentaciones sucesivas producen blastómeros dispuestos en espiral en torno al eje polar. Aquí, las filas sucesivas de blastómeros se encuentran sobre los surcos entre los blastómeros de la fila inferior (fig. 14-4). La segmentación espiral es **determinada** porque se conoce el destino de los blastómeros. Se puede seguir el desarrollo de cada blastómero hasta la formación del órgano o tejido a que dé lugar en el adulto.

Tras la aparición de la fase de gástrula en el desarrollo (pár. 10-14), los tipos que desarrollan una cavidad corporal en el adulto (todos los tipos excepto los Protozoos, Cnidarios, Ctenóforos, Nemertinos, Gnatostomúlidos y Platelmintos) comienzan el desarrollo de esta cavidad. Existen dos cavidades básicas en el reino animal: el **pseudoceloma** es la persistencia en el adulto de la ca-

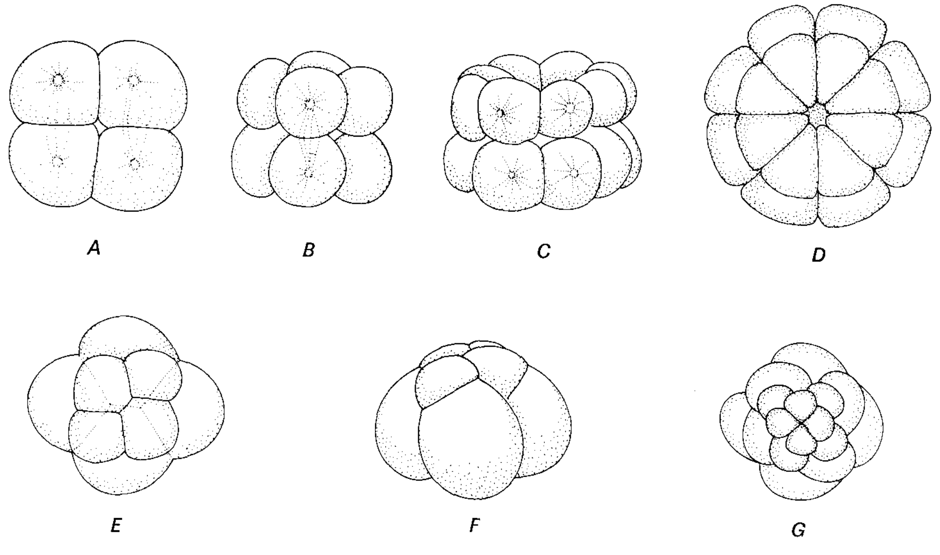


Fig. 14-4 Segmentación radial y espiral. *A.-C.* Segmentación radial vista lateralmente, con el polo animal en la parte superior, los blastómeros sucesivos en filas. *D.* Segmentación radial, blastómeros vistos desde la parte superior del polo animal. *E.* Segmentación espiral, principio, vista desde arriba. *F.* Segmentación espiral vista lateralmente, los blastómeros sucesivos si sitúan unos sobre otros. *G.* Segmentación espiral, blastómeros vistos desde la parte superior del polo animal. *(A, B, C, E, F según Berrill y Karp; D según Gardiner; G según Hyman.)*

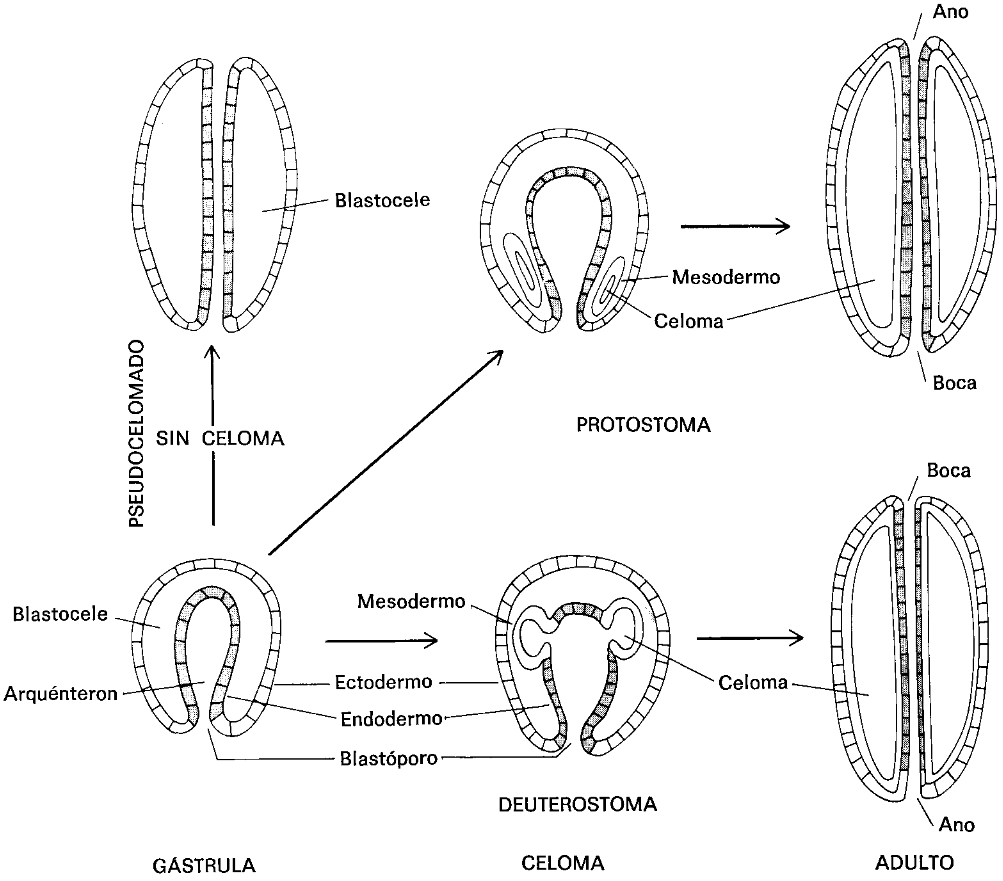


Fig. 14-5 Relaciones entre las diferentes cavidades del cuerpo de las tres líneas filogenéticas. Las zonas grises indican el endodermo, las rayadas el ectodermo y las claras el mesodermo. En los protostomas y deuterostomas, el mesodermo y la formación del celoma obliteran el blastocele original y el mesodermo tapiza la cavidad del cuerpo en ambos casos. Los animales pseudocelomados conservan el blastocele original y el mesodermo no tapiza los órganos internos.

vidad embrionaria del blastocele que se encuentra en la fase de gástrula. El pseudoceloma es una cavidad que no está tapizada con mesodermo. El **celoma** verdadero es una cavidad corporal tapizada con mesodermo (llamada *peritoneo* en el adulto). Tanto el pseudoceloma como el celoma del adulto contienen los órganos internos o viscerales. El celoma verdadero puede tener dos orígenes diferentes: **enterocelo** o **esquizocelo.** En la formación enterocela, el celoma surge en forma de bolsas que se producen en el arquénteron de la gástrula y que posteriormente se fusionan (fig. 14-5). En la formación esquizocela, el celoma surge como una división longitudinal del mesodermo que forma bandas cerca del blastóporo.

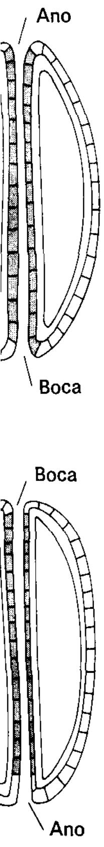
En los animales celomados hay una fuerte tendencia a que vayan unidas la segmentación espiral o determinada y la formación del celoma esquizocelo, mientras que la segmentación radial se encuentra en los animales con celoma enterocelo. Como resultado de estas diferencias fundamentales, se pueden dividir los tipos de animales celomados en dos divisiones o líneas de evolución fundamentales. La división **deuterostoma** del reino animal incluye a los tipos con segmentación radial indeterminada y formación del celoma enterocelo, en tanto que la división **protostoma** incluye a los tipos con segmentación espiral determinada y formación del celoma esquizocelo. En los deuterostomas la boca surge lejos del blastóporo, mientras que en los protostomas ésta surge en el blastóporo o cerca de él.

14-7 Caracterí

La amplia frec
ausencia hace
que los tipos (v
Dentro del rein
forman la ram
y con el cuerp
partida con la
animales superi
que no presenta
po. Los EUMETA
neas evolutivas:
los tipos ARTRÓ
Deuterostomas,
DERMOS y CORD
dos líneas se
embrionarias ya
larvarios. Los p
normalmente ur
perior ancho qu
bio, los deutero
del tipo trocófo
se según el núi
forman en el e
se denominan **d**
y todos los der
ploblásticos. Lo
DADOS) compre
la cavidad del
peritoneo, del
ductos excretor
los MOLUSCOS
y la sangre cir
los órganos int
El espacio inter
NEMATODOS, R

R

Fig.



DULTO

ogenéticas.
ɔdermo. En
el blasto-
es pseudo-
os.

segmentación espi-
ón del celoma esqui-
ntación radial se en-
loma enterocelo. Co-
ıcias fundamentales,
animales celomados
evolución fundamen-
na del reino animal
entación radial inde-
loma enterocelo, en
na incluye a los tipos
rminada y formación
os deuterostomas la
ro, mientras que en
el blastóporo o cerca

14-7 Características generales

La amplia frecuencia de algunos caracteres y su ausencia hace posible reconocer grupos mayores que los tipos (véase la clasificación más adelante). Dentro del reino animal, las esponjas (PORÍFEROS) forman la rama PARAZOOS, sin cavidad digestiva y con el cuerpo atravesado por poros, en contrapartida con la rama de los EUMETAZOOS (todos los animales superiores), que tienen dicha cavidad y que no presentan perforaciones en la pared del cuerpo. Los EUMETAZOOS se dividen en dos grandes líneas evolutivas: los **Protostomas,** que culminan con los tipos ARTRÓPODOS, ANÉLIDOS y MOLUSCOS, y los **Deuterostomas,** entre los cuales los tipos EQUINODERMOS y CORDADOS son los más importantes. Las dos líneas se diferencian por sus características embrionarias ya estudiadas y también por sus tipos larvarios. Los protostomas, si tienen larvas, tienen normalmente un tipo piriforme con un extremo superior ancho que se denomina **trocófora.** En cambio, los deuterostomas, si tienen larvas, ésta no es del tipo trocófora. Los EUMETAZOOS pueden dividirse según el número de cepas germinativas que se forman en el embrión; los que tienen dos capas se denominan **diploblásticos** (cnidarios, ctenóforos) y todos los demás, que tienen tres capas, son **triploblásticos.** Los tipos superiores (BRIOZOOS a CORDADOS) comprenden los EUCELOMADOS, en los que la cavidad del cuerpo es un **celoma** tapizado por peritoneo, del cual parten hacia el exterior conductos excretores y reproductores. El celoma de los MOLUSCOS y ARTRÓPODOS está muy reducido y la sangre circula por el espacio existente entre los órganos internos, que se denomina **hemocele.** El espacio interior del cuerpo de los ENTOPROCTOS, NEMATODOS, ROTÍFEROS y afines no está tapizado y se denomina **pseudocele.** Otros tipos inferiores que carecen de cavidad del cuerpo (PLATELMINTOS y NEMERTINOS) se denominan ACELOMADOS. Los **Invertebrados** comprenden todos los animales sin columna vertebral, en contraposición con los **Vertebrados** (tipo CORDADOS, desde los ciclóstomos hasta los mamíferos) que poseen una columna vertebral.

Además de los caracteres antedichos existen algunos otros rasgos útiles para la clasificación (figura 14-7).

1 **Simetría.** Muchos PROTOZOOS son **asimétricos,** es decir, no pueden dividirse en partes equivalentes, pero algunos presentan **simetría esférica.** Los CNIDARIOS y EQUINODERMOS adultos tienen **simetría radial,** alrededor de un eje medio que pasa por la boca; los planos que pasan por dicho eje dividen al animal en sectores radiales (antímeros) (fig. 14-6). Los componentes de la mayoría de los demás tipos son de **simetría bilateral;** un plano vertical (sagital) divide a cada individuo en dos partes iguales y opuestas. En estos animales la parte que se mueve hacia adelante (y acostumbra a contener la boca) se denomina **anterior** y el extremo opuesto se llama **posterior;** la espalda o superficie superior se llama **dorsal** y la inferior (que suele estar dirigida hacia el suelo), se denomina **ventral.** Las estructuras que se encuentran hacia el eje central longitudinal o sobre él se denominan **medias** y las que se encuentran hacia los lados **laterales** (figura 14-6).

2 **Segmentación** (fig. 27-1). En los ANÉLIDOS, ARTRÓPODOS y CORDADOS hay una repetición lineal de las partes del cuerpo, conocida por **segmentación** (metamerismo); cada unidad repetida es un

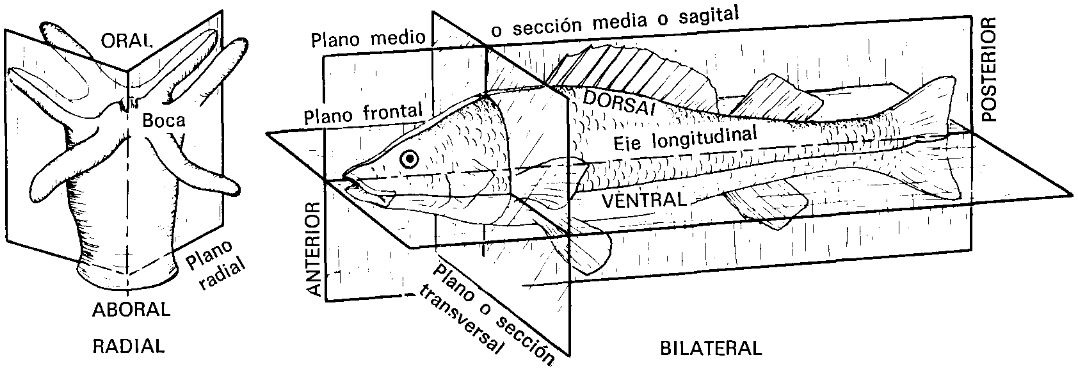


Fig. 14-6 Tipos de simetría, con ejes, planos y regiones del cuerpo animal.

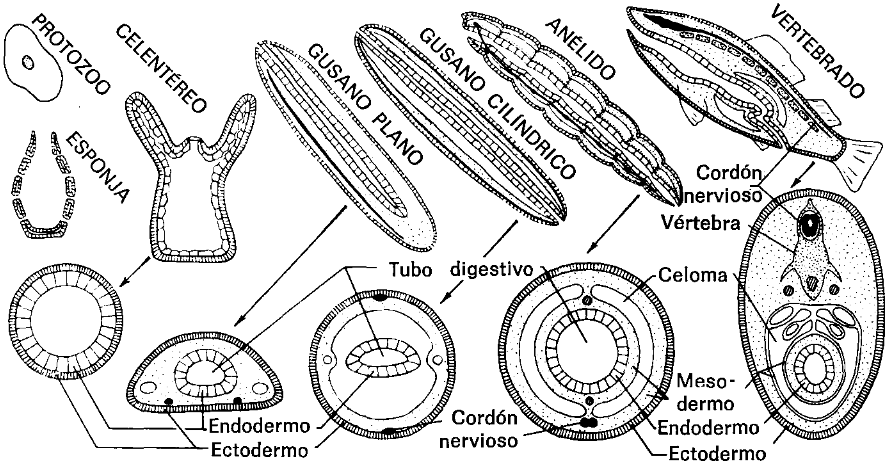


Fig. 14-7 **Diagramas de la estructura del cuerpo en varios tipos de animales y protistas (esquemático).** *Arriba:* en sección media. *Abajo:* en sección transversal, con indicación de las capas germinativas embrionarias.

somito (metámero). Los segmentos pueden ser iguales, como los del cuerpo de la lombriz de tierra, o desiguales como los de las distintas regiones del cuerpo del cangrejo o de un insecto. En los anélidos el metamerismo es aparente, exterior e interiormente; es principalmente externo en los artrópodos, y sobre todo interno en el hombre y en otros cordados (los músculos, vértebras, nervios y algunos vasos sanguíneos). Hay una tendencia entre las formas más avanzadas de los animales metaméricos a tener agrupados algunos grupos de segmentos. Son a menudo morfológicamente diferentes de los otros grupos y están especializados para realizar ciertas funciones en el animal. Esta regionalización de los segmentos se denomina **tagmatización,** y cada grupo de segmento constituye un **tagma.** El cuerpo de los insectos que está formado por tres tagmas (cabeza, tórax y abdomen) viene a constituir un buen ejemplo de ese fenómeno.

3 **Apéndices.** Se denominan **apéndices** las partes salientes que sirven para la alimentación, la locomoción u otras funciones; son ejemplos los tentáculos de las anémonas de mar, las diminutas quetas de las lombrices de tierra, las antenas y patas de los artrópodos y las aletas, patas y alas de los vertebrados.

4 **Esqueleto.** La mayoría de los animales terrestres y muchos acuáticos tienen un esqueleto para el sostén o la protección. Éste puede ser **interno** (rana, hombre, etc.) o **externo** (corales, cangrejos e insectos) y puede estar formado por substancias inorgánicas u orgánicas.

5 **Sexo.** Se denominan monoicos (o hermafroditas) los animales en que un mismo individuo posee órganos sexuales masculinos y femeninos. Los miembros de la mayor parte de los tipos superiores son **dioicos** (o gonocorísticos); cada individuo tiene órganos sexuales masculinos o femeninos.

6 **Larvas.** Las fases jóvenes conocidas por **larvas** (pár. 13-8) suministran a menudo importante información sobre relaciones que no son evidentes en los animales adultos. Muchas poseen rasgos que están evidentemente adaptados a ambientes particulares (tales como cilios para nadar), pero su estructura básica suele ser característica de cada grupo (tipo o clase). Los percebes y los tunicados, por ejemplo, se colocaron en el lugar apropiado de la clasificación gracias al estudio de sus larvas.

La **trocófora** o trocosfera (fig. 14-8) pequeña, transparente y nadadora es un tipo de larva común en muchos invertebrados acuáticos. Tiene la forma algo piriforme, con un extremo superior ancho y rodeado por dos coronas de cilios que baten de manera que semejan una rueda que gire —de aquí el nombre de trocófora (Gr. *trochos,* rueda + *phoros,* llevar)—. El extremo superior lleva una placa apical con un penacho de cilios y un órgano sensorial (mancha ocular). Con algunas modificaciones, ésta es la larva primitiva de muchos gusanos

---

Fig.
trocó
tino;

planos marino
zoos, moluscos

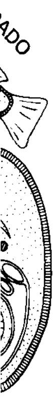
14-8 Historia

Aristóteles (38
gía», indicó q
según sus cara
otros zoólogos
que sirvió dura

1 Enaima (vert
  a Vivíparos.
    1 Hombre
    2 Ballenas
    3 Otros m
  b Ovíparos.
    1 Aves.
    2 Anfibios
    3 Serpient
    4 Peces.

2 Anaima (inv
  a Cefalópod
  b Crustáceos
  c Insectos, a
  d Otros mol
  e Esponjas,

John Ray (1
tuvo un conce
gunos esfuerzo
Fue Carlos Lin
dadera base de
derna. Dividió



as (esque-
las capas

formado por subs-
cas.
os (o hermafroditas)
mo individuo posee
y femeninos. Los
de los tipos superio-
ticos); cada indivi-
masculinos o feme-

onocidas por **larvas**
nudo importante in-
que no son eviden-
os. Muchas poseen
nte adaptados a am-
omo cilios para na-
ica suele ser carac-
o o clase). Los per-
jemplo, se colocaron
clasificación gracias

(fig. 14-8) pequeña,
tipo de larva común
icos. Tiene la forma
no superior ancho y
cilios que baten de
a que gire —de aquí
ochos, rueda + *pho-*
erior lleva una placa
os y un órgano sen-
algunas modificacio-
de muchos gusanos

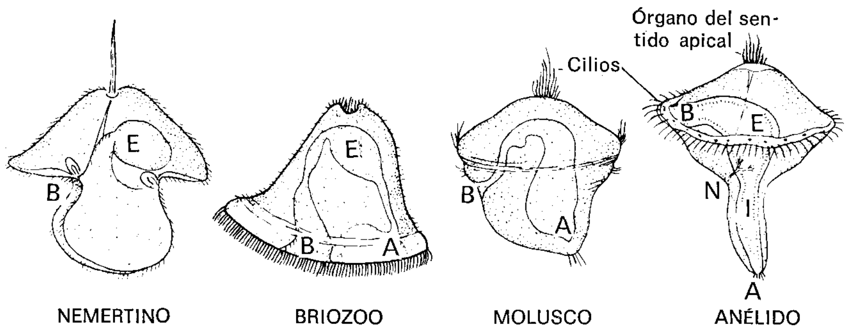


Fig. 14-8 Larvas primitivas de algunos invertebrados: pilidio de nemertino, cifonauta de briozoo, trocófora de molusco *(Patella)*, **trocófora de anélido** *(Polygordius)*. *B,* boca; *E,* estómago; *I,* intestino; *A,* ano; *N,* nefridio. *(Según varios autores).*

planos marinos, nemertinos, braquiópodos, briozoos, moluscos y algunos anélidos.

14-8 Historia de la clasificación

Aristóteles (384-322 a. C.), el «padre de la zoología», indicó que los animales pueden clasificarse según sus caracteres, y, basándose en sus escritos, otros zoólogos esbozaron la siguiente clasificación, que sirvió durante unos dos mil años:

1 Enaima (vertebrados) con sangre roja.
  a Vivíparos.
    1 Hombre.
    2 Ballenas.
    3 Otros mamíferos.
  b Ovíparos.
    1 Aves.
    2 Anfibios y la mayor parte de reptiles.
    3 Serpientes.
    4 Peces.

2 Anaima (invertebrados), sin sangre roja.
  a Cefalópodos.
  b Crustáceos.
  c Insectos, arañas, etc.
  d Otros moluscos, equinodermos, etc.
  e Esponjas, cnidarios, etc.

John Ray (1627-1705) fue el primer biólogo que tuvo un concepto moderno de especie y realizó algunos esfuerzos para clasificar unos pocos grupos. Fue Carlos Linneo (1707-1778) quien sentó la verdadera base de la clasificación y nomenclatura moderna. Dividió y subdividió el reino animal hasta llegar a la especie basándose en caracteres estructurales y dio a cada especie un nombre distinto. En su *Systema naturae* (décima edición, 1758) admitía las seis clases siguientes: Mamíferos, Aves, Anfibios (reptiles y anfibios), Peces, Insectos y Gusanos (todos los demás invertebrados). Por consiguiente, Linneo no dividió los invertebrados con tanta discriminación como lo hizo Aristóteles mucho antes que él. Debido a la escasez de conocimientos de que se disponía en su época, un «género» linneano puede comprender animales que actualmente se distribuyen entre varios órdenes o familias e, incluso, animales que pertenecen a diferentes tipos. No obstante, el principio de su sistema, es la base de nuestro actual método de clasificación.

En 1829, Cuvier (1769-1832) dividió los animales en cuatro ramas: Vertebrados (mamíferos a peces), Moluscos (moluscos y percebes), Articulados (anélidos, crustáceos, insectos, arañas, etc.) y Radiados (equinodermos, nematodos, celentéreos, rotíferos, etc.). La anatomía y la clasificación despertaron gran interés durante el siglo XIX, y se propusieron numerosos sistemas; entre los más importantes cabe citar los de Lamarck (1801, 1812), Leuckart (1848), Owen (1855), Milne-Edwards (1855) y Agassiz (1859). Ernst Haeckel en 1864 y E. Ray Lankester en 1877 esbozaron los principales rasgos de la clasificación zoológica que se emplea actualmente.

14-9 Dificultades de la clasificación

Todas las divisiones de la clasificación, desde las subespecies hasta los tipos, son conceptos humanos. En la Naturaleza sólo existen individuos y poblaciones animales. Si un grupo particular debe llamarse subespecie, especie, género, etc., es cuestión de juicio basado en el estudio de ejemplares. La especie tiene una definición objetiva como grupo formado por individuos que pueden cruzarse libremente y que están aislados reproductivamente de otras poblaciones, pero hay algunas poblaciones y algunas situaciones taxonómicas a las que, objetivamente, es difícil aplicar este término. Por ejemplo, todos los animales extraídos de las grandes profundidades marinas han sido vistos vivos tan sólo por breves espacios de tiempo, apenas lo suficiente como para apreciar la existencia o carencia de aislamiento reproductor. Por esto, los criterios para separar las especies se han basado normalmente en diferencias morfológicas, y no es sorprendente el que los biólogos aprecien de distinta manera el valor de los caracteres y la variabilidad que debe comprobarse en un grupo para subdividirlo. Los taxonomistas, que prefieren los grupos pequeños, hacen muchas subdivisiones, mientras que los conservadores, que prefieren los grandes grupos, reconocen menos categorías en el mismo material. Así, autoridades recientes diferentes admiten desde 20 a 40 órdenes de insectos, etc. Cuando se descubren nuevos datos se tiende a hacer nuevas subdivisiones. Los zoólogos están de acuerdo en gran parte de la clasificación de los animales, pero no existen dos que estén de acuerdo en todos los detalles; a consecuencia de ello no existen dos libros con el mismo sistema de clasificación.

Debido a que la historia evolutiva de los grupos de animales es distinta, no existe uniformidad en el contenido de los grupos, por encima de la especie. Un género puede contener sólo una o muy pocas especies y otro comprender un centenar o más; tipos distintos pueden tener una o varias clases. Las tentativas para indicar las líneas de descendencia mediante «árboles genealógicos» son difíciles, especialmente en las unidades superiores de la clasificación (familia, orden, etc), y a veces causan confusión.

Algunos biólogos han abandonado el estudio de la taxonomía al considerarla más un arte que una ciencia debido a la naturaleza subjetiva de muchos de los trabajos taxonómicos, que han conducido a las numerosas discrepancias ya mencionadas y a la falta del enfoque riguroso y cuantitativo que ha caracterizado a los avances de muchos otros campos de la ciencia. No obstante, últimamente, muchos taxonomistas han ampliado sus enfoques y han aumentado el número y las clases de características empleadas para determinar las relaciones. Además de los rasgos morfológicos clásicos de la forma, la estructura y el colorido, se han considerado otros muchos rasgos, desde las proteínas de la sangre y los cromosomas (párs. 13-6 y 13-7) hasta las características ecológicas y del comportamiento. Los taxonomistas de la nueva escuela se denominan **biosistemáticos.** Un desarrollo posterior es la **taxonomía numérica,** que trata de evaluar las semejanzas y diferencias entre las unidades taxonómicas objetivamente mediante métodos numéricos basados en múltiples caracteres no examinados. Esto implica la medición de una gran cantidad (a veces hasta 100 o más) de caracteres de los ejemplares estudiados con análisis de computadora, que establecen el grado numérico de afinidad entre los individuos. Los valores de afinidad se usan para construir un orden jerárquico de categorías taxonómicas en las que se asigna una categoría taxonómica particular para un valor numérico determinado. De este modo, un ejemplar, por ejemplo, se incluye en una especie cuando tiene un valor numérico que se encuentra dentro de una escala determinada y en una especie diferente para otra escala de valores. La taxonomía numérica ha cambiado el enfoque tradicional y ha demostrado la utilidad que tiene para la taxonomía el enfoque cuantitativo y el poder de un nuevo instrumento: la computadora. Sin embargo, ha sido muy criticada por muchos taxonomistas tradicionalistas; no obstante, es demasiado pronto para apreciar el valor que este enfoque tendrá para la futura taxonomía. Su efectividad para elucidar las relaciones depende todavía del juicio del taxonomista a la hora de seleccionar los rasgos que haya que evaluar.

La secuencia de tipos refleja, en general, la tendencia de la evolución de lo simple a lo complejo: una célula a muchas, dos capas germinativas a tres, etc. Es imposible representar el árbol evolutivo tridimensional en las sucesivas páginas de un libro. Ciertos equinodermos, moluscos, insectos y vertebrados se consideran los miembros más avanzados de sus respectivas líneas, pero es una cuestión de opinión cuál de estos tipos ha evolucionado más recientemente. En este libro todos los tipos se han agrupado de modo que se estudian juntos o en uno o en dos capítulos los que parecen estar más estrechamente relacionados por su evolución. Las sinopsis de clasificación al final de los capítulos de la segunda parte son analíticos, dividiendo al Reino Animal en tipos, clases y ór-

---

denes; en algu
familias import

14-10 Nombre

Cada país tiene
males comunes.
dental que actu
el territorio de
rentes países lo

Estados Unidos:
Inglaterra: Hou
Francia: Moine
España: Gorrió
Portugal: Pard
Italia: Passera
Alemania: Hau
Holanda: Musc
Dinamarca y N
Suecia: Husspa

Dentro de un
cibir nombre
los Estados U
pato «mallard»
gris, pato ingl
bre. Además, t
individuos jóve
consiguiente, e
dentro de un
siones.

14-11 Nombre

Hasta el siglo
de los libros se
era el lenguaj
gente corriente
a imprimir los
se conservó el
cas y los nom
eran largos, «
complicados.
toria natural
Natural Histor
de Mark Cates

denes; en algunos capítulos se nombran algunas familias importantes.

Nomenclatura

14-10 Nombres comunes o vulgares

Cada país tiene sus propios nombres para los animales comunes. Así, el gorrión de la Europa Occidental que actualmente se ha establecido en todo el territorio de los Estados Unidos recibe en diferentes países los siguientes nombres:

Estados Unidos: English sparrow.
Inglaterra: House sparrow.
Francia: Moineau domestique.
España: Gorrión.
Portugal: Pardal.
Italia: Passera oltramontana.
Alemania: Haussperling.
Holanda: Musch.
Dinamarca y Noruega: Graaspurv.
Suecia: Hussparf.

Dentro de un mismo país una especie puede recibir nombre locales diferentes; por ejemplo, en los Estados Unidos el pato salvaje se denomina pato «mallard», pato salvaje, «cabeza verde», pato gris, pato inglés, pato «cepa», y otros treinta nombre. Además, también el macho, la hembra y los individuos jóvenes reciben nombre especiales. Por consiguiente, entre gente de distinto país e incluso dentro de un mismo país, son fáciles las confusiones.

14-11 Nombres científicos

Hasta el siglo XVIII los manuscritos y la mayoría de los libros se escribían o imprimían en latín, que era el lenguaje de los estudiantes, o sea, que la gente corriente no podía leerlos. Cuando se empezó a imprimir los libros en el lenguaje de cada país, se conservó el latín para las descripciones técnicas y los nombres de los animales; los nombres eran largos, «polinomios» descriptivos, útiles pero complicados. En el primer verdadero libro de historia natural publicado en los Estados Unidos, la *Natural History of Carolina, Florida...* (1731-1743) de Mark Catesby, cuyo texto consistía en columnas paralelas en inglés y en francés, el «mockingbird» recibía el nombre de

Turdus minor cinereo-albus non maculatus

lo que significa

Tordo pequeño gris-blanco sin manchas.

Cuando Linneo empezó su *Systema naturae,* donde describió y dio nombre a todos los animales conocidos (plantas y minerales) con concisas descripciones latinas, empezó con polinomios latinos, pero posteriormente los contrajo. En la décima edición (1758) ya sólo empleó dos nombres, un nombre genérico y otro específico. Pronto esta **nomenclatura binomial** se convirtió en universal, empleándose en todos los países para nombrar científicamente a los animales y a las plantas. Linneo llamó al «mockingbird» de América *Mimus polyglottos,* al pato salvaje *Anas platyrhynchos* y al gorrión (para él «hussparf») *Passer domesticus.* Cuando se divide una especie en subespecies, éstas se designan por **trinomios;** así *Passer domesticus* es la subespecie de la Europa continental, y *Passer domesticus niloticus (P. d. niloticus)* es la del Nilo, que difiere ligeramente.

14-12 Reglas de la nomenclatura científica

Existiendo tantos animales y siendo muy numerosos los taxonomistas que trabajan en su descripción en distintos países, se han presentado algunas confusiones en la nomenclatura. Se ha dado el mismo nombre a animales diferentes (homónimos) y nombres distintos al mismo animal (sinónimos). Ya Linneo empleó algunas reglas de nomenclatura y luego se establecieron otras. El Congreso Internacional de Zoología creó una comisión permanente para preparar un Código Internacional de Nomenclatura Zoológica y decidir sobre los casos difíciles. Las reglas (código) fueron adoptadas en 1901 (revisado en 1961) y, con modificaciones, han contribuido a estabilizar los nombres de los animales. El código se refiere a los nombres desde las familias hasta las subespecies y establece lo siguiente:

1) La nomenclatura botánica y la zoológica son independientes (pueden emplearse nombres genéricos y específicos repetidos, en Botánica y en Zoología, pero ello no es recomendable); 2) dos géneros distintos de animales no pueden llevar el mismo nombre, y lo mismo dos especies del mismo

género: 3) no se admiten nombres con prioridad a los que dio Linneo en el «*Systema naturae*», edición décima, 1758; 4) los nombres científicos deben ser latinos o latinizados y escribirse, preferentemente, en cursiva; 5) el nombre genérico debe ser una sola palabra (en nominativo singular) y debe escribirse con mayúscula; 6) el nombre específico debe ser una palabra simple o compuesta y se escribe con minúscula (usualmente es un adjetivo que concuerda gramaticalmente con el nombre del género); 7) el autor de un nombre científico es la persona que lo publica por primera vez en un libro o periódico accesible, acompañado de una descripción que permita reconocer al animal; 8) cuando se propone un género nuevo, debe indicarse la especie tipo; 9) los nombres de familia se forman añadiendo la terminación -IDAE a la raíz del nombre del género tipo y los nombres de subfamilias mediante la terminación -INAE.

Es costumbre, al publicar la descripción de una especie nueva, designar un ejemplar tipo en el que se basa la descripción, indicando la colección en que se conserva. Los autores antiguos a menudo no indicaban el tipo y daban descripciones imperfectas, por lo que se ha producido cierta confusión respecto a qué especie se referían en realidad. Si se ha descrito más de una vez un género o una especie, el nombre y autor más antiguo, de acuerdo con las reglas anteriores, es el aceptado según la **ley de prioridad,** aunque esta ley puede no cumplirse cuando se trata de preservar nombres usados durante mucho tiempo. En obras científicas se escribe el nombre del autor, a veces abreviado, detrás del correspondiente al género o a la especie: por ejemplo, *Passer domesticus* Linnaeus (o Linn. o L.).

14-13 Origen y evolución de los Metazoos

Los zoólogos han especulado durante años en torno al origen y la posterior evolución de los tipos animales (o metazoos). Se han propuesto varias teorías, pero en el único punto en que coinciden es en que los animales se originaron de los protistas. Se pueden mencionar las dos teorías principales. Una teoría considera que los animales se desarrollaron a partir de colonias de protistas flagelados primitivos en los que la condición de metazoo surgió con la diferenciación de las células en tejidos, comenzando con las células reproductoras. En este esquema el primer grupo animal que derivó de los flagelados coloniales fue el de los CNIDARIOS. Esta teoría se apoya en la semejanza de las células flageladas uninucleadas con las del cuerpo de los metazoos, en la presencia de flagelos en las células del cuerpo de los metazoos y en el parecido existente entre las larvas plánulas de los CNIDARIOS y las de una colonia de flagelados.

La segunda teoría considera que los metazoos se originaron de protistas ciliados. Esta teoría se basa en el hecho de que la célula de los protozoos puede realizar todas las funciones vitales y es equivalente a un animal metazoo. Esta teoría

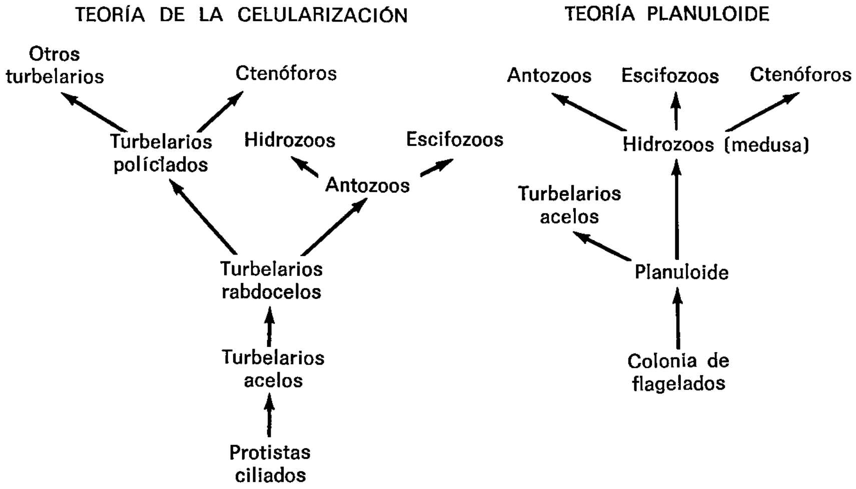


Fig. 14-9 Representación esquemática de las dos teorías sobre el origen de los tipos inferiores de los metazoos.

TABLA 14-3
ALGUNOS CARA(

Células	Capas germinativas	Simetría
Tejidos incipientes	2, diploblásticos	V
Muchas células, dispuestas en capas o tejidos (METAZOOS)		Radial
		Bila-
	3, triploblásticos	Bilateral
		Radial
		Bila-teral

+, presente; 0, au
o sin ella.

veces abreviado,
o o a la especie:
innaeus (o Linn.

s Metazoos

ante años en tor-
ción de los tipos
propuesto varias
n que coinciden
aron de los pro-
dos teorías prin-
los animales se
de protistas fla-
condición de me-
n de las células
células reproduc-
grupo animal que
es fue el de los
en la semejanza
adas con las del
sencia de flagelos
metazoos y en el
s plánulas de los
e flagelados.
que los metazoos
s. Esta teoría se
ula de los proto-
nciones vitales y
azoo. Esta teoría

ros

nferiores

TABLA 14-3
ALGUNOS CARACTERES DE LOS PRINCIPALES GRUPOS DE ANIMALES

Células	Capas germinativas	Simetría	Tubo digestivo	Órganos excretores	Celoma	Sistema circulatorio	Órganos respiratorios	Segmentación	Tipo	Rasgos distintivos (se omiten las excepciones)
Tejidos incipientes	2, diploblásticos	*v*	0	0	0	0	0	0	PORÍFEROS	Cuerpo perforado por poros y conductos.
Muchas células, dispuestas en capas o tejidos (METAZOOS)		Radial	Incompleto	0	0	0	0	0	CELENTÉREOS	Nematocistos; tubo digestivo en forma de saco.
		Bilateral		0	0	0	0	0	CTENÓFOROS	Láminas pectinadas para la locomoción.
	3, triploblásticos	Bilateral		+	0	0	0	0	PLATELMINTOS	Planos, blandos; tubo digestivo ramificado o sin él.
			Completo (con ano)	+	0	+	0	0	NEMERTINOS	Delgados, blandos, ciliados; probóscide blanda.
				+	*ps*	0	0	0	ROTÍFEROS	Microscópicos, cilios en el disco oral.
				+	*ps*	0	0	0	NEMATODOS	Sólo músculos longitudinales, cutícula dura; sin cilios.
				0	+	0	0	0	BRIOZOOS	Crecen en colonias en forma de musgo o crustáceas.
				+	+	+	0	0	BRAQUIÓPODOS	Concha caliza dorsal y ventral; pedúnculo carnoso.
				0	+*h*	+	+	0	MOLUSCOS	Concha calcárea externa formada por 1, 2 y 8 partes, o ninguna; un lóbulo carnoso, el manto, cubre el cuerpo.
				+	+	+	+0	+	ANÉLIDOS	Delgados, con muchos segmentos iguales; finas quetas como apéndices.
				+	+*h*	+	+	+	ARTRÓPODOS	Segmentados, con los apéndices articulados; exoesqueleto quitinoso.
				+	+	0	0	0	QUETOGNATOS	Pequeños; en forma de saeta, transparentes; aletas laterales.
		Radial		0	+	+	+	0	EQUINODERMOS	Simetría pentarradial; pies ambulacrales, endoesqueleto espinoso.
		Bilateral		+	+	+	+	+	CORDADOS	Notocordio, cordón nervioso dorsal tubular, hendiduras branquiales; usualmente aletas o patas.

+, presente; 0, ausente; *ps*, pseudocele, no tapizado por peritoneo; *h*, celoma reducido, hemocele; *v*, simetría variada o sin ella.

mantiene que los METAZOOS surgieron de los diferentes núcleos de un organismo ciliado que tenían bajo su control una zona local y diferenciada de citoplasma y que se convirtió en metazoo al desarrollar membranas celulares entre los núcleos. Según este esquema, el primer metazoo fue un gusano plano turbelario (fig. 14-9).

Las teorías citadas son las más importantes, pero no las únicas, y son de esperar otras a medida que aumente nuestro conocimiento. Todas estas teorías son útiles e intelectualmente estimulantes, pero no hay que olvidar que son especulaciones. No tenemos, y probablemente no tendremos nunca, la prueba fósil necesaria para reconstruir el origen de los METAZOOS, que aparecieron hace ya más de 1000 millones de años. Las teorías se deben basar en pruebas indirectas, como las ya citadas, por lo que nunca llegaremos a tener una certeza total. También es probable que los METAZOOS no tengan un origen monofilético (que hayan derivado de un antepasado común), sino polifilético, con grupos diferentes que se han desarrollado independientemente de antepasados diferentes. La tabla 14-3 expone las características de los principales tipos de animales.

Sinopsis de los Protozoos y del Reino Animal

El siguiente cuadro del Reino Protistas y del Reino Animal sirve para la identificación por tipos y clases de la mayoría de los ejemplares.

En las clasificaciones más detalladas que se dan al final de los capítulos 15 a 34 se hallarán más detalles referentes a estos grupos y a los órdenes. Aquí se omiten algunos pequeños grupos. Entre paréntesis se dan otros nombres empleados por otros autores. Los grupos marcados con † están extinguidos. En cursiva se dan los nombres de unos pocos géneros representativos, seguidos de los nombres vulgares, cuando existen.

REINO PROTISTAS (PROTISTA)

Animales unicelulares.

Tipo 1. Protozoos (Protozoa).

Cada individuo es una sola célula o forma colonias con otras células similares; sin tejidos; tamaño generalmente microscópico. (cap. 15).

Subtipo A. Sarcomastigóforos (Sarcomastigophora).

Los orgánulos para la locomoción son flagelos o pseudópodos, o carecen de ellos; una sola clase de núcleos.

Clase 1. Mastigóforos (Mastigophora).

Flagelados. De uno a muchos flagelos para la locomoción. *Ceratium, Euglena, Trypanosoma, Volvox.*

Clase 2. Opalinos (Opalinata) o
Protociliados (Protociliata).

Numerosos orgánulos parecidos a cilios, dispuestos en hileras oblicuas; sin citostoma; todos parásitos. *Opalina.*

Clase 3. Sarcodinos (Sarcodina) o
Rizópodos (Rhizopoda).

Pseudópodos para la locomoción. *Amoeba, Actinophrys, Globigerina, Badhamia.*

Subtipo B. Esporozoos (Sporozoa).

Sin orgánulos locomotores o vacuolas contráctiles; todos parásitos.

Clase 1. Telospóreos (Telosporea).

Esporozoitos alargados, sin cápsulas polares. *Monocystis, Gregarina.*

Clase 2. Piroplásmeos (Piroplasmea).

Sin esporas; en los glóbulos rojos de los vertebrados. *Babesia,* en el ganado vacuno.

Subtipo C. Cnidósporos (Cnidospora).

Espora con 1 a 4 filamentos.

Clase 1. Mixospóreos (Myxosporea).

Las esporas se originan de varios núcleos. *Myxidium, Heliosporidium.*

Clase 2. Microspóreos (Microsporea).

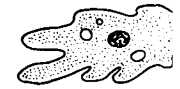
Esporas pequeñas. *Nosema.*

Subtipo D. Cilióforos (Ciliophora).

Cilios o tentáculos chupadores al menos en una fase del ciclo biológico; dos clases de núcleos.

Clase 1. Ciliados (Ciliata) o
Infusorios (Infusoria).

Paramecium, Oxytricha, Vorticella, Podophrya.



SARCODINOS

Fig. 14-1

REINO ANIMAL

Animales pluricel
Cuerpo formado p
dispuestas en cepa

Rama 1. Mesoz

Pocas células dige

Tipo 1. Mesozo

Vermiformes, peq
pa externa de cél
dean a una o v
rásitos de los cef
Dicyema. (Cap. 20

Rama 2. Parazo

Numerosas célula
sin cavidad diges

Tipo 2. Porífero

Esponjas. Simetría
loso, ramificado o
mado por diminut
superficie con m
conductos y cáma
llarete flageladas
turas amplias de
(Cap. 16.)

Clase 1. Calcáreo
Esponjas calcárea
1-, 3- o 4-radiada

PORÍFEROS

Fig. 14-1

arcomastigophora).
ión son flagelos o
os; una sola clase

phora).
flagelos para la lo-
Trypanosoma, Vol-

o
iata).
s a cilios, dispues-
stoma; todos pará-

) o
).
ión. *Amoeba, Acti-*
a.

zoa).
cuolas contráctiles;

rea).
psulas polares. *Mo-*

smea).
ojos de los vertebra-
uno.

ospora).

orea).
arios núcleos. *Myxi-*

porea).

ora).
s al menos en una
lases de núcleos.

).
cella, Podophrya.

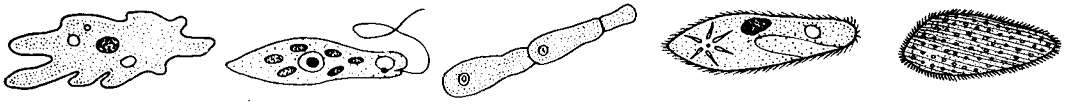


Fig. 14-10 **Tipo PROTOZOOS.** Representantes de las cinco clases o subclases.

REINO ANIMAL

Animales pluricelulares o animales con tejidos. Cuerpo formado por muchas células, generalmente dispuestas en cepas o tejidos.

Rama 1. Mesozoos (Mesozoa).

Pocas células digestivas, externas y ciliadas.

Tipo 1. Mesozoos (Mesozoa).

Vermiformes, pequeños; simetría bilateral; una capa externa de células digestivas, ciliadas, que rodean a una o varias células reproductoras, parásitos de los cefalópodos y otros invertebrados. *Dicyema.* (Cap. 20.)

Rama 2. Parazoos (Parazoa).

Numerosas células digestivas, internas, flageladas; sin cavidad digestiva.

Tipo 2. Poríferos (Porifera).

Esponjas. Simetría radial; cuerpo cilíndrico, globuloso, ramificado o irregular; esqueleto interno formado por diminutas espículas o fibras (espongina); superficie con muchos poros que comunican con conductos y cámaras tapizadas por células en collarete flageladas (coanocitos), y una o más aberturas amplias de salida (ósculos); acuáticos, fijos. (Cap. 16.)

Clase 1. Calcáreos (Calcarea).

Esponjas calcáreas. Espículas calcáreas ($CaCO_3$), 1-, 3- o 4-radiadas; superficie del cuerpo cubierta de cerdas; marinas, en aguas poco profundas. *Leucosolenia, Scypha.*

Clase 2. Hexactinélidos (Hexactinellida).

Esponjas vítreas. Espículas silíceas, 6-radiadas, con disposición definida; marinas, a 90 m o más de profundidad. *Hyalonema; Euplectella,* regadera de Filipinas.

Clase 3. Demosponjas (Demospongiae).

Esqueleto silíceo, de espongina, de ambas substancias o sin él; conductos complicados; algunas son grandes y brillantes; en su mayor parte marinas. *Halisarca; Spongilla,* esponja de agua dulce; *Euspongia (Spongia),* esponja de tocador; *Cliona.*

Clase 4. Esclerosponjas (Sclerospongiae).

Esponjas coralarias. Esqueleto macizo de carbonato de calcio; el tejido vivo es una delgada capa en la superficie del esqueleto. *Ceratoporella, Merlia.*

Rama 3. Eumetazoos (Eumetazoa).

Con cavidad o tubo digestivo (a menos que lo hayan perdido secundariamente).

División A. Radiados (Radiata).

Simetría radial o birradial, sin órganos; sólo dos capas germinativas (diploblásticos) (sin mesodermos).

Tipo 3. Cnidarios (Cnidaria) o Celentéreos (Coelenterata).

Simetría radial; los individuos son pólipos cilíndricos fijos, que viven a menudo en colonias, o

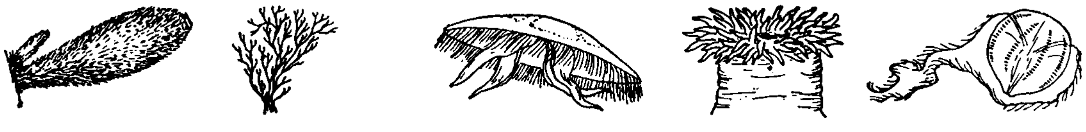


Fig. 14-11 **Tipo PORÍFEROS, CNIDARIOS (tres clases) y CTENÓFOROS.**

bien son medusas libres en forma de campana, flotantes y con abundante mesoglea gelatinosa; poseen cápsulas urticantes (nematocistos); cavidad digestiva en forma de saco, a veces ramificada; boca rodeada de tentáculos blandos; sin ano, cabeza u otros sistemas de órganos; todos acuáticos, principalmente marinos, adheridos o flotantes. (Cap. 17.)

Clase 1. Hidrozoos (Hydrozoa).

Hidroideos (y algunas medusas). La boca se abre directamente a la cavidad digestiva, que carece de compartimientos; en la fase hidroidea generalmente forman colonias; las medusas tienen velo. *Hydra,* pólipo de agua dulce; *Obelia,* hidroide colonial marino; *Millepora,* «coral urticante»; *Physalia,* «carabela portuguesa».

Clase 2. Escifozoos (Scyphozoa) o Escifomedusas (Scyphomedusae).

Escifomedusas. Medusas de tamaño pequeño a grande, formadas principalmente por mesoglea gelatinosa y en forma de campana o sombrilla, con tentáculos en los bordes; cavidad digestiva con canales ramificados; fase de pólipo muy pequeña o nula; las medusas son sexuales, dioicas; todas marinas. *Aurelia,* medusa común.

Clase 3. Antozoos (Anthozoa) o Actinozoos (Actinozoa).

Actinozoos. Anémonas de mar, corales, etc. Todos pólipos, sin medusas; un disco oral plano, con tentáculos; la boca comunica con un estomodeo (citofaringe); cavidad digestiva dividida por particiones radiales; los corales con exoesqueleto calizo; todos marinos y fijos, algunos gregarios. *Metridium,* anémona de mar; *Gorgonia,* abanico de mar (córneo); *Astrangia, Orbicella,* corales pétreos; *Tubipora,* «órgano de mar»; *Pennatula,* pluma de mar.

Tipo 4. Ctenóforos (Ctenophora).

Simetría birradial; cuerpo casi esférico, con abundante mesoglea, o plano; 8 hileras externas de láminas pectinadas y ciliadas para la locomoción; sin nematocistos; cavidad digestiva con conductos ramificados; marinos; solitarios. *Pleurobrachia; Cestum,* cinturón de Venus; *Beroë.* (Cap. 17.)

División B. Bilaterales (Bilateria).

Simetría bilateral (secundariamente radial en los EQUINODERMOS); con sistemas de órganos y casi todos con espacios entre la pared del cuerpo y los órganos internos; tubo digestivo generalmente completo, con ano; mesodermo presente.

Subdivisión I. Protostomas (Protostomia).

La boca se origina en el blastóporo; segmentación espiral y determinada.

Sección a. Acelomados (Acoelomata).

Sin cavidad del cuerpo; espacio entre la pared del cuerpo y los órganos internos lleno de parénquima.

Tipo 5. Platelmintos (Platyhelminthes).

Gusanos planos. Cuerpo deprimido, delgado y blando, en forma de cinta o de hoja, tubo digestivo recto o ramificado y sin ano, o ausente; los espacios entre los órganos están llenos de parénquima; un par de ganglios anteriores o un anillo nervioso y de 1 a 3 pares de cordones nerviosos longitudinales; generalmente hermafroditas. (Cap. 18.)

Clase 1. Turbelarios (Turbellaria).

Gusanos planos de vida libre. Cuerpo cintiforme o en forma de disco, epidermis ciliada, con numerosas glándulas mucosas, sin ganchos ni ventosas; a menudo pigmentados, algunos con marcas brillantes; generalmente un tubo digestivo con boca ventral; en su mayoría de vida libre; marinos, de agua dulce o terrestre. *Dugesia, Leptoplana.*

Clase 2. Trematodos (Trematoda).

Duelas. Cuerpo a menudo en forma de hoja, con una cutícula gruesa y sin cilios; ventosas ventrales o ganchos, o ambos; la boca suele ser anterior, el tubo digestivo con dos ramas; todos parásitos. *Fasciola,* duela del hígado.

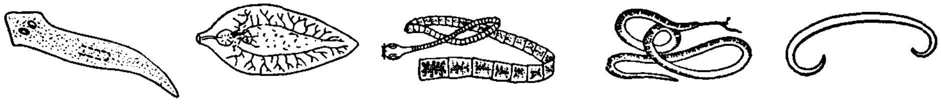


Fig. 14-12 Tipos PLATELMINTOS (tres clases) NEMERTINOS y NEMATODOS.

Clase 3. Cestodo

Tenias. Cuerpo e
por un escólex c
(para fijarse), y
chas proglótides
ellas con órganos
la gruesa, sin cilio
todos parásitos. T

Tipo 6. Gnatos

Cuerpo cilíndrico
1 mm, cubiertos c
ventral con mandí
tes; sin ano; sin
loma nervioso cc
tas; marinos, en
pítulo 20.)

Tipo 7. Nemer
o Rincocelos (

Gusanos cintifor
muy elástico y
ción; boca ante
protráctil en una
tivo completo, c
cular; espacios d
no hay celoma;
teriores (cerebro
dinales; sexos n
bre, principalme
dulce y terrestres
pítulo 18.)

Sección b. Pseud

Los espacios ent
ganos internos
sente.

Tipo 8. Entopr

Endoproctos. Ind
loniales, cada u
con un cáliz pro
rosos tentáculos

Fig. 14

Clase 3. Cestodos (Cestoda).

Tenias. Cuerpo estrecho, plano, alargado, formado por un escólex con ventosas o ganchos, o ambos (para fijarse), y una cadena de unas pocas o muchas proglótides (pseudosegmentos), cada una de ellas con órganos reproductores completos; cutícula gruesa, sin cilios; no hay boca ni tubo digestivo; todos parásitos. *Taenia, Dipylidium.*

Tipo 6. Gnatostomúlidos (Gnathostomulida).

Cuerpo cilíndrico, semitransparente, tamaño hasta 1 mm, cubiertos con cilios; sin segmentación; boca ventral con mandíbulas complejas provistas de dientes; sin ano; sin sistema circulatorio; no hay celoma nervioso con sensorio anterior; hermafroditas; marinos, en arena y barro anaerobios (Capítulo 20.)

Tipo 7. Nemertinos (Nemertinea) o Rincocelos (Rhynchocoela).

Gusanos cintiformes. Cuerpo alargado, blando, muy elástico y cubierto de cilios; sin segmentación; boca anterior y con una larga probóscide protráctil en una cavidad (rincocele); tubo digestivo completo, con ano; sistema circulatorio vascular; espacios del cuerpo llenos de parénquima; no hay celoma; sistema nervioso con ganglios anteriores (cerebro) y 3 troncos nerviosos longitudinales; sexos normalmente separados; de vida libre, principalmente marinos y unos pocos de agua dulce y terrestres. *Cerebratulus, Paranemertes.* (Capítulo 18.)

Sección b. Pseudocelomados (Pseudocoelomata).

Los espacios entre la pared del cuerpo y los órganos internos no forman un celoma; ano presente.

Tipo 8. Entoproctos (Entoprocta).

Endoproctos. Individuos diminutos, solitarios o coloniales, cada uno sobre un pedúnculo contráctil, con un cáliz provisto de un solo círculo con numerosos tentáculos ciliados; tubo digestivo en forma de U, tanto la boca como el ano se hallan dentro del círculo de tentáculos; los espacios del cuerpo son un pseudocele lleno de parénquima; monoicos o dioicos; adheridos a objetos o animales en agua salada o dulce. *Pedicellina, Urnatella.* (Cap. 20.)

Tipo 9. Rotíferos (Rotifera) o Rotatorios (Rotatoria).

Animálculos rueda. Cuerpo formado por un tronco y una «cola» cónica, esta última a menudo articulada y con «pies» provistos de glándulas adhesivas para la fijación; extremo anterior con una corona bordeada de cilios que sirven para la locomoción y la alimentación y que tienen un movimiento que da a este órgano rotatorio el aspecto de una rueda; los machos son diminutos. *Hydatina.* (Cap. 19.)

Tipo 10. Gastrotricos (Gastrotricha).

Hasta 0,54 mm de longitud; delgados, flexibles; superficie ventral plana, con 2 hileras longitudinales de cilios para la locomoción; boca anterior rodeada de cerdas; acuáticos. *Chaetonotus.* (Capítulo 19.)

Tipo 11. Quinorrincos (Kynorhyncha) o Equinoderos (Echinodera).

Equinoderos. Hasta 1 mm de longitud; cilíndricos, la cabeza consta de 2 anillos bordeados de espinas; boca con una probóscide retráctil espinosa; cuerpo formado por 11 (ó 12) anillos cubiertos con una cutícula gruesa y provista de espinas; sexos separados; marinos. *Echinodera.* (Cap. 19.)

Tipo 12. Nematodos (Nematoda) o Nematelmintos (Nemathelminthes).

Gusanos cilíndricos. Cuerpo redondeado, alargado, a menudo cónico en los extremos; cubierto con una gruesa cutícula; sólo hay músculos longitudinales que producen movimientos de flexión pero no de alargamiento o contracción; un anillo nervioso anterior y 6 cordones nerviosos longitudina-

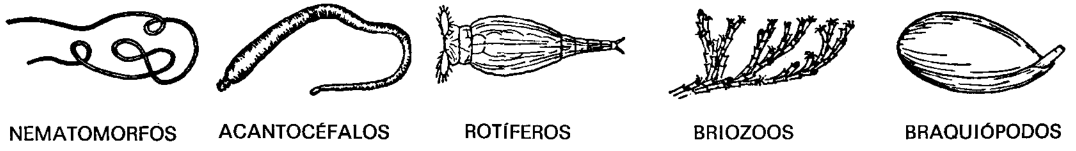


Fig. 14-13 Diversos tipos.

les; sexos separados; de vida libre en el suelo o en el agua, o parásitos. *Ascaris*, lombriz intestinal; *Necator*. (Cap. 19.)

Tipo 13. Nematomorfos (Nematomorpha) o Gordiáceos (Gordiacea).

Gordiáceos. Cuerpo filiforme, no cónico, extremo anterior obtuso; cutícula áspera, opaca; espacios del cuerpo tapizados con células; sexos separados; las larvas parasitan insectos, los adultos viven libremente en el agua. *Cordius*. (Cap. 19.)

Tipo 14. Acantocéfalos (Acanthocephala).

Gusanos de cabeza espinosa. Cuerpo plano y rugoso cuando están vivos, cilíndrico y liso cuando son conservados; cutícula delgada; extremo anterior con probóscide retráctil provista de hileras de espinas curvadas; sin tubo digestivo; sexos separados; parásitos, las larvas en los artrópodos y los adultos en los vertebrados. *Echinorhynchus, Gigantorhynchus*. (Cap. 19.)

Sección c. Eucelomados (Eucoelomata) o Esquizocelos (Schizocoela).

Con verdadero celoma, que surge como una hendidura del mesodermo.

Tipo 15. Briozoos (Bryozoa) o Ectoproctos (Ectoprocta).

Animales musgo. Colonias ramificadas y de forma de planta, o bien incrustaciones bajas sobre rocas o conchas, o bien en forma de masas gelatinosas; muchos individuos diminutos, cada uno en un compartimiento separado (zooecio); tentáculos ciliados alrededor de la boca; tubo digestivo en forma de U, completo; celoma desarrollado y tapizado; monoicos; de vida libre en aguas saladas y dulces. *Bugula, Pectinatella*. (Cap. 20.)

Tipo 16. Forónidos (Phoronida).

Foronídeos. Cuerpo vermiforme, cilíndrico, insegmentado, viven dentro de un tubo membranoso segregado por ellos mismos; extremo anterior con tentáculos ciliados en un lofóforo en forma de herradura; tubo digestivo completo, en forma de U, boca y ano dentro del lofóforo; celoma con 6 compartimientos, tapizado; vasos sanguíneos presentes, contráctiles; monoicos; marinos. *Phoronis*. (Cap. 20.)

Tipo 17. Braqüiópodos (Brachiopoda).

Concha externa caliza formada por dos valvas, una ventral, adheridos a las rocas por un pedúnculo carnoso; interior con 2 brazos espirales (lofóforos) provistos de tentáculos ciliados; tubo digestivo con o sin ano; celoma bien desarrollado; corazón pequeño; sexos separados; marinos. *Lingula, Terebratulina*. (Cap. 20.)

Tipo 18. Moluscos (Mollusca).

Simetría bilateral o asimétrica (en algunos las vísceras y la concha están arrolladas en espiral); generalmente insegmentados; cuerpo blando cubierto por un manto que suele secretar una concha caliza constituida por 1, 2 u 8 partes; generalmente una cabeza anterior y un pie ventral musculoso, para la locomoción; tubo digestivo completo; un corazón y vasos sanguíneos; la respiración suele ser por branquias; celoma reducido; sistema nervioso constituido por unos pocos ganglios pares y conectivos; sexos por lo común separados; en aguas saladas y dulces, algunos terrestres. (Cap. 21.)

Clase 1. Monoplacóforos (Monoplacophora).

Cuerpo y pie ovales, concha de una sola placa, 5 a 6 partes de branquias; riñones dispuestos en segmentos marinos. *Neopilina*.

Clase 2. Aplacóforos (Aplacophora).

Cuerpo vermiforme, sin concha; pie reducido o ausente; manto con espículas. *Chaetoderma*.

Clase 3. Poliplacóforos (Polyplacophora).

Quitones. Cuerpo generalmente elíptico, concha constituida por 8 placas dorsales (o ninguna); cabeza reducida; marinos. *Chiton*.

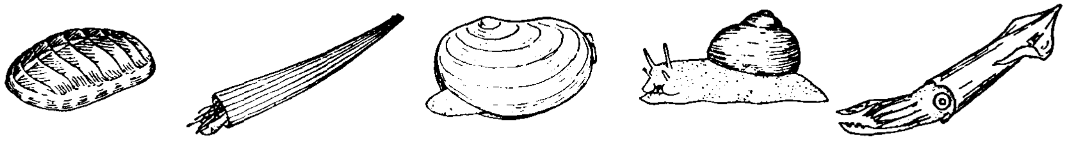


Fig. 14-14 Tipo MOLUSCOS. Cinco de las clases.

C
Fig. 14-

Clase 4. Escafóp
Colmillos de mar
zados; pie cónic

Clase 5. Gasteró
Moluscos univalv
tricas, dentro de
(en algunos la c
cabeza distinta,
pie grande, plan
babosa (concha
cónica); *Haliotis*

Clase 6. Bibalvo
Moluscos bivalv
2 valvas laterale
charnela dorsal;
menudo en form
yectarse hacia fu
plazarse. *Ostrea,*
ma.

Clase 7. Cefaló
Calamares, pulp
o sin ella; cab
conspicuos; boc
da por 8, 10 ó
calamar; *Octop*
rado.

Tipo 19. Anél

Gusanos segme
mente constitui
vistos de finas
delgada; tubo
generalmente g
cerrado; sisten
rebro» dorsal
ganglios y nerv
mayoría de vid

Clase 1. Poliq
Gusanos arení
conspicua, con

emo anterior con
ro en forma de
to, en forma de U,
; celoma con 6
s sanguíneos pre-
narinos.

hiopoda).

r dos valvas, una
or un pedúnculo
pirales (lofóforos)
tubo digestivo con
lado; corazón pe-
s. *Lingula, Tere-*

a).

n algunos las vís-
as en espiral); ge-
po blando cubier-
ar una concha ca-
tes; generalmente
ventral musculoso,
ivo completo; un
respiración suele
cido; sistema ner-
s ganglios pares y
ín separados; en
rrestres. (Cap. 21.)

placophora).

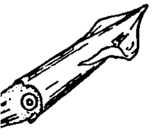
una sola placa, 5 a
dispuestos en seg-

ora).

; pie reducido o
Chaetoderma.

cophora).

elíptico, concha
s (o ninguna); ca-



LÓPODOS

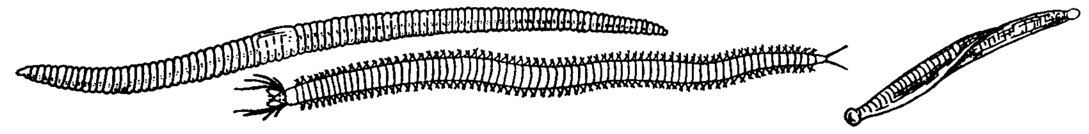


Fig. 14-15 Tipo ANÉLIDOS. Las tres clases.

Clase 4. Escafópodos (Scaphopoda).

Colmillos de mar. Concha y manto tubulares, aguzados; pie cónico; sin branquias. *Dentalium.*

Clase 5. Gasterópodos (Gastropoda).

Moluscos univalvos. Vísceras por lo general asimétricas, dentro de una concha arrollada en espiral (en algunos la concha está reducida o no existe); cabeza distinta, con 1 ó 2 pares de tentáculos; pie grande, plano. *Helix,* caracol terrestre; *Limax,* babosa (concha interna), *Acmaea,* lapa (concha cónica); *Haliotis,* oreja de mar.

Clase 6. Bibalvos (Bivalvia).

Moluscos bivalvos. Cuerpo encerrado dentro de 2 valvas laterales (derecha e izquierda), con una charnela dorsal; sin cabeza ni mandíbulas; pie a menudo en forma de hoja de hacha, que puede proyectarse hacia fuera, por entre las valvas, para desplazarse. *Ostrea,* ostra; *Mya,* almeja; *Teredo,* broma.

Clase 7. Cefalópodos (Cephalopoda).

Calamares, pulpos, etc. Concha interna o externa, o sin ella; cabeza grande, con ojos complejos y conspicuos; boca con mandíbulas córneas, rodeada por 8, 10 ó muchos brazos o tentáculos. *Loligo,* calamar; *Octopus,* pulpo; *Nautilus,* nautilo nacarado.

Tipo 19. Anélidos (Annelida).

Gusanos segmentados. Cuerpo alargado, generalmente constituido por numerosos segmentos provistos de finas quetas para la locomoción; cutícula delgada; tubo digestivo completo, tubular; celoma generalmente grande; sistema circulatorio vascular cerrado; sistema nervioso formado por un «cerebro» dorsal y un cordón nervioso ventral con ganglios y nervios laterales en cada somito; en su mayoría de vida libre. (Cap. 22.)

Clase 1. Poliquetos (Polychaeta).

Gusanos arenícolas, tubícolas, etc. Segmentación conspicua, con muchos somitos que tienen proyecciones laterales (parápodos) provistos de numerosas quetas; región cefálica distinta, con tentáculos; sexos generalmente separados; principalmente marinos. *Neanthes (Nereis),* en la arena; *Chaetopterus,* en un tubo; *Polygordius,* en la arena.

Clase 2. Oligoquetos (Oligochaeta).

Lombrices de tierra, etc. Segmentación conspicua; sin cabeza ni parápodos; generalmente unas pocas quetas por somito; monoicos; principalmente en aguas dulces y suelo húmedo. *Enchytraeus; Lumbricus,* lombriz de tierra común.

Clase 3. Hirudíneos (Hirudinea).

Sanguijuelas. Cuerpo aplanado; somitos inconspicuos, cada uno dividido externamente en varios anillos; sin setas ni parápodos; una gran ventosa posterior y, a menudo, otra más pequeña en el extremo anterior; celoma reducido; monoicos; en aguas saladas y dulces o en tierra. *Hirudo, Macrobdella.*

Tipo 20. Sipúnculos (Sipuncula).

Sipunculoideos. Cuerpo en forma de calabaza alargada, muy contráctil; extremo anterior alargado (introverso) y retráctil, con tentáculos cortos y huecos alrededor de la boca; sin segmentación ni quetas; tubo digestivo delgado, espiralado, ano dorsal en la base del introverso; el celoma grande, no dividido, ciliado, contiene corpúsculos sanguíneos; ganglio nervioso dorsal anterior y cordón nervioso ventral; sexos separados; marinos. *Sipunculus, Phascolosoma.* (Cap. 20.)

Tipo 21. Equiuros (Echiura).

Equiuroideos. Cuerpo en forma de salchicha; extremo anterior con una probóscide elástica (no retráctil) en forma de canalón, que llega hasta la boca; intestino espiralado, ano en el extremo posterior, unido a dos bolsas anales; sistema circulatorio constituido por vasos dorsales y ventrales; 1 a 3 pares de nefridios en la parte anterior; un par de grandes quetas ventrales debajo de la boca;

los adultos son insegmentados, las larvas con 15 somitos vestigiales; dioicos; marinos. *Echiurus, Urechis.* (Cap. 20.)

Tipo 22. Priapúlidos (Priapulida).

Priapuloideos. Cuerpo en forma de salchicha; extremo anterior con un introverso hinchado que lleva hileras longitudinales de espinas; cuerpo más estrecho, con estrías transversales (no segmentado); tubo digestivo recto, ano en el extremo posterior rodeado por lóbulos branquiales; cavidad del cuerpo grande; los adultos carecen de sistema circulatorio, nefridios y órganos de los sentidos; sexos separados, marinos. *Priapulus.* (Cap. 20.)

Tipo 23. Pogonóforos (Pogonophora).

Cilíndricos, de 0,5 a 2,5 mm de diámetro y 50 a 350 mm de longitud, en tubos quitinosos; uno o más tentáculos, ciliados; cuerpo con 3 partes, la última con anillos o papilas adhesivas; sin tubo digestivo; marinos. *Siboglinum, Polybrachia.* (Capítulo 20.)

Tipo 24. Onicóforos (Onychophora).

Alargados; sin cabeza, pero el extremo anterior con un par de «antenas» cortas y un par de papilas orales; cuerpo algo cilíndrico, no segmentado; de 15 a 44 pares de patas rechonchas, no articuladas; terrestres. *Peripatus.* (Cap. 20.)

Tipo 25. Artrópodos (Arthropoda).

Animales de patas articuladas. Cuerpo constituido típicamente por cabeza, tórax y abdomen segmentados, con los segmentos del cuerpo (somitos) iguales o desiguales, separados de diversas formas o fusionados; 4 ó más pares de apéndices articulados; exoesqueleto quitinoso que cubre todas las partes, con mudas periódicas; tubo digestivo completo, recto; celoma reducido, los espacios del cuerpo forman un hemocele; corazón dorsal; respiración por branquias, tráqueas o sacos pulmonares; «cerebro» dorsal, cordón nervioso ventral y par, con ganglios en cada somito o concentrados anteriormente; los sexos están separados por lo general; terrestres o acuáticos, de vida libre, comensales o parásitos. (Caps. 23-25.)

Subtipo A. †Trilobites (Trilobita).

Cuerpo dividido en 3 lóbulos por 2 surcos longitudinales; cabeza distinta, abdomen formado por 2 a 29 somitos y placa caudal fusionada; todos los somitos, excepto el último, con apéndices birrámeos; marinos. Cámbrico a Pérmico. †*Triarthrus.* (Cap. 23.)

Subtipo B. Quelicerados (Chelicerata).

Sin antenas; cuerpo formado por un cefalotórax con 6 pares de apéndices (quelíceros, pedipalpos y 4 pares de patas), y el abdomen; principalmente terrestres. (Cap. 23.)

Clase 1. Merostomas (Merostomata).

Cefalotórax ampliamente unido al abdomen, en el que hay de 5 a 6 pares de apéndices; ojos laterales compuestos; acuáticos. *Limulus,* cangrejo bayoneta; †*Eurypterus,* euriptérido. (Cap. 23.)

Clase 2. Picnogónidos (Pycnogonida) o Pantópodos (Pantopoda).

Arañas de mar. Normalmente de pequeños a diminutos; cuerpo corto, delgado; boca suctora, en una larga probóscide; marinos. *Pycnogonum.* (Capítulo 23.)

Clase 3. Arácnidos (Arachnida).

Arañas, escorpiones, ácaros, garrapatas, etc. El abdomen carece de apéndices locomotores; los ojos son todos simples; sin branquias; terrestres. *Epeira,* araña; *Sarcoptes,* arador de la sarna; *Ornithodorus,* garrapata. (Cap. 23.)

Subtipo C. Mandibulados (Mandibulata) o Antenados (Antennata).

Cuerpo formado por 2 partes (cabeza y tronco) o 3 partes (cabeza, tórax con patas andadoras y ab-

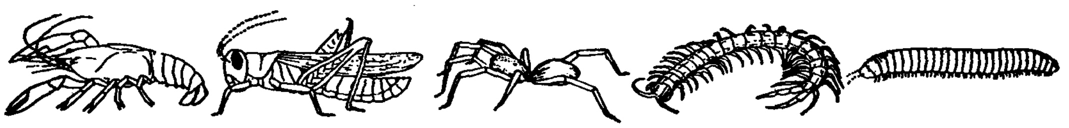


Fig. 14-16 Tipo ARTRÓPODOS. Representantes de las cinco clases principales.

---

domen); 1 ó 2 p
bulas, uno o má
de patas andad

Clase 1. Crustác
Langostas, cangr
2 pares de anten
de maxilas; alg
ran principalme
son acuáticos. L
percebe; *Astacu*
pítulo 24.)

Clase 2. Insecto
o Hexápodos (H
Un par de ante
tintos; el tórax
y 2 pares de ala
noplus, saltamo
(Cap. 25.)

Clase 3. Quilóp
Ciempiés. Cuer
somitos, cada u
Lithobius, Scolo

Clase 4. Diplóp
Milpiés. Cuerp
tórax constituid
en cada uno e
ellas; abdomen
cada uno con
(Cap. 23.)

Clase 5. Pauróp
Diminutos; sin
po cilíndrico, c
de patas; la a
ventral media,
ropus. (Cap. 23

Clase 6. Sínfilo
Hasta 6 mm
12 pares de pa

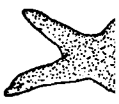


Fig.

ıtral y par, con
.trados anterior-
por lo general;
bre, comensales

2 surcos longitu-
n formado por
ɔnada; todos los
apéndices birrá-
ico. †*Triarthrus.*

ata).
r un cefalotórax
:eros, pedipalpos
.; principalmente

ta).
l abdomen, en el
lices; ojos latera-
lus, cangrejo ba-
. (Cap. 23.)

ida)

e pequeños a di-
boca suctora, en
Pycnogonum. (Ca-

apatas, etc. El ab-
motores; los ojos
; terrestres. *Epei-*
la sarna; *Ornitho-*

dibulata)

:abeza y tronco) o
ıs andadoras y ab-

PLÓPODOS

domen); 1 ó 2 pares de antenas; 1 par de mandíbulas, uno o más pares de maxilas y 3 ó más pares de patas andadoras.

Clase 1. Crustáceos (Crustacea).

Langostas, cangrejos, pulgas de agua, percebes, etc. 2 pares de antenas, 1 par de mandíbulas y 2 pares de maxilas; algunos, apéndices birrámeos; respiran principalmente por branquias; en su mayoría son acuáticos. *Daphnia,* pulga de agua; *Balanus,* percebe; *Astacus, Cambarus,* cangrejos de río (Capítulo 24.)

Clase 2. Insectos (Insecta) o Hexápodos (Hexapoda).

Un par de antenas; cabeza, tórax y abdomen distintos; el tórax típicamente con 3 pares de patas y 2 pares de alas; principalmente terrestres. *Melanoplus,* saltamontes; *Musca,* mosca; *Apis,* abeja. (Cap. 25.)

Clase 3. Quilópodos (Chilopoda).

Ciempiés. Cuerpo largo, aplanado, con 15 a 181 somitos, cada uno con un par de patas; terrestres. *Lithobius, Scolopendra.* (Cap. 23.)

Clase 4. Diplópodos (Diplopoda).

Milpiés. Cuerpo largo, generalmente cilíndrico; tórax constituido por 4 somitos con 1 par de patas en cada uno excepto el primero, que carece de ellas; abdomen de 9 a más de 100 somitos dobles, cada uno con 2 pares de patas; terrestres. *Julus.* (Cap. 23.)

Clase 5. Paurópodos (Pauropoda).

Diminutos; sin ojos; antenas con 3 ramas; cuerpo cilíndrico, con 11 (12) somitos y 9 (10) pares de patas; la abertura sexual se halla en la parte ventral media, en el tercer somito; terrestres. *Pauropus.* (Cap. 23.)

Clase 6. Sínfilos (Symphyla).

Hasta 6 mm de longitud; sin ojos; adultos con 12 pares de patas; abertura sexual en la parte ventral media, entre el cuarto par de patas; terrestres. *Scutigerella,* ciempiés de jardín. (Cap. 23.)

Tipo 26. Pentastómidos (Pentastomida) o Linguatúlidos (Linguatulida).

Vermiformes, blandos, insegmentados, pero abdomen anillado; 2 pares de ganchos ventrales junto a la boca; parásitos en los vertebrados. *Linguatula.* (Cap. 20.)

Tipo 27. Tardígrados (Tardigrada).

Osos de agua. Hasta 1 mm de longitud; cuerpo cilíndrico, insegmentado; 4 pares de patas rechonchas, inarticuladas, con uñas; en el musgo o en aguas marinas o dulces. *Echiniscus.* (Cap. 20.)

Subdivisión II. Deuterostomas (Deuterostomia).

La boca se origina muy lejos del blastóporo. El mesodermo se desarrolla a partir del arquénteron.

Tipo 28. Quetognatos (Chaetognatha).

Gusanos saeta. Pequeños, alargados, transparentes; cuerpo formado por cabeza, tronco y cola; cerdas o ganchos alrededor de la boca; aletas pares en el tronco y una aleta caudal terminal; tubo digestivo completo; celoma con 3 cavidades pares; monoicos; de vida libre, marinos. *Sagitta.* (Capítulo 20.)

Tipo 29. Equinodermos (Echinodermata).

Simetría radial, generalmente 5 partes dispuestas alrededor de un eje oral-aboral; sin segmentación; pared del cuerpo con placas calcáreas que generalmente forman un endoesqueleto rígido o flexible, con espinas externas; tubo digestivo con (o sin) ano; el celoma incluye el sistema vascular acuífero; pies ambulacrales externos para la locomoción; sexos generalmente separados; todos marinos. (Cap. 26.)

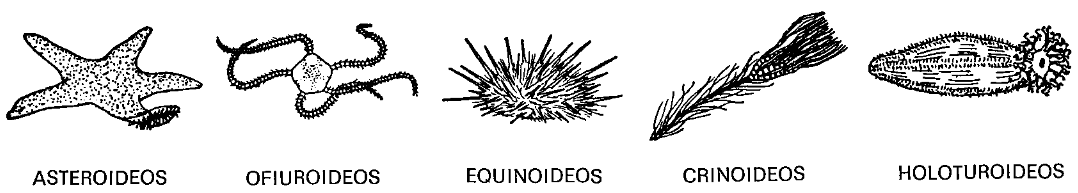


Fig. 14-17 Tipo EQUINODERMOS. Las cinco clases y subclases vivientes.

Clase 1. Crinoideos (crinoidea).

Lirios de mar. Cáliz constituido por numerosas placas que forman como una caja y que llevan brazos ramificados; algunas especies se fijan por un pedúnculo aboral. *Antedon.*

Clase 2. Esteleroides (Stelleroidea) (Asteroideos —Asteroidea— y Ofiurohidras —Ophiurohydra—).

Estrellas de mar y ofiuras. Equinodermos de vida libre con un disco central y brazos dispuestos radialmente. *Asterias*; *Pisaster*; *Ophiura,* ofiura; *Gorgonocephalus.*

Clase 3. Equinoideos (Echinoidea).

Erizos de mar, dólares de arena. Cuerpo semiesférico, en forma de disco o de huevo, dentro de una concha (testa) de placas soldadas provistas de espinas movibles y pedicelarios; tubo digestivo largo, arrollado. *Arbacia, Strongylocentrotus,* erizos de mar; *Dendraster,* dólar de arena.

Clase 4. Holoturoideos (Holothuroidea).

Cohombros de mar. Cuerpo vermiforme, pared del cuerpo blanda, carnosa; sin brazos, espinas ni pedicelarios; boca anterior, rodeada de tentáculos retráctiles; tubo digestivo en forma de S, ano posterior. *Holothuria, Thyone.*

Tipo 30. Hemicordados (Hemichordata).

Enteropneustos, pterobranquios. Simetría bilateral, insegmentados, cuerpo formado por 3 partes; o bien alargados, vermiformes, o bien en forma de vaso, dentro de un tubo secretado por ellos mismos; muchas hendiduras branquiales, o 2, o ninguna; tubo digestivo completo, recto o en forma de U; marinos. *Balanoglossus, Cephalodiscus.* (Capítulo 20.)

Tipo 31. Cordados (Chordata).

Durante toda la vida o en alguna fase de ella presentan las siguientes características: un notocordio axial en forma de varilla, para sostener el cuerpo, un solo cordón nervioso dorsal tubular, y hendiduras branquiales pares entre la faringe y el exterior; la segmentación suele ser conspicua; cola detrás del ano. (Cap. 27.)

Subtipo A. Urocordados (Urochordata) o Tunicados (Tunicata).

Larvas diminutas parecidas a renacuajos, con hendiduras branquiales y con notocordio y cordón nervioso en la cola; adultos tubulares, globulosos o de forma irregular, cubiertos por una túnica o testa, a menudo transparente; numerosas hendiduras branquiales, pero suelen carecer de notocordio y el sistema nervioso es reducido; marinos. (Cap. 27.)

Clase 1. Larváceos (Larvacea) o Apendicularios (Appendicularia).

Los individuos son larvas diminutas y permanentes que nadan libremente y que poseen notocordio, «cerebro» y cordón nervioso, y 2 hendiduras branquiales; la túnica no es permanente. *Appendicularia.*

Clase 2. Ascidiáceos (Ascidiacea).

Ascidias. Tamaño y forma variados; solitarios, coloniales o compuestos; generalmente fijos después de la metamorfosis, cuando han perdido la cola, el cordón nervioso y el notocordio, y el «cerebro» está reducido a un ganglio, pero persisten numerosas hendiduras branquiales; túnica bien desarrollada, permanente. *Ciona, Molgula,* ascidias simples; *Botryllus,* ascidia compuesta.

Clase 3. Taliáceos (Thaliacea).

Salpas. Tamaño variado; adultos de vida libre, sin cola ni notocordio; túnica permanente, con bandas musculares circulares. *Salpa, Doliolum.*

Subtipo B. Cefalocordados (Cephalochordata) o Leptocardios (Leptocardii).

Anfioxos. Cuerpo pequeño, delgado, alargado, «pisciforme», distintamente segmentado; el notocordio y el cordón nervioso se extienden por toda la longitud del cuerpo, y hay numerosas hendiduras bran-

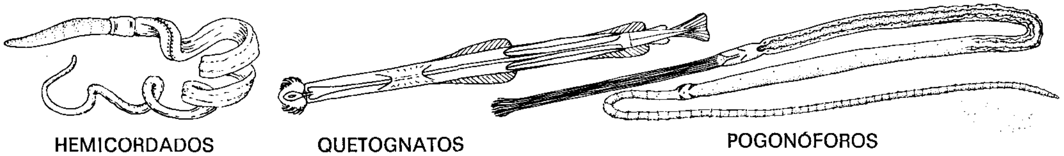
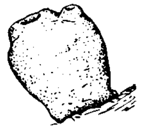


Fig. 14-18 Tipos HEMICORDADOS, QUETOGNATOS y POGONÓFOROS.



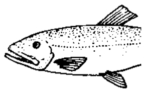


Fig.

quiales dentro
manentes. *Brar*

Subtipo C. Ve

Con cráneo, ar
formada por
cartilaginosas
en las superior
la cola hasta l
rior del cordó
chado formad
cefálica con ó
vista, oído); co
equilibrio; sis
zón de 2 a 4 c

Clase 1. †Ostr

Peces acorazad
tegidos por gr
formando un
†*Pteraspis.*

Clase 2. Cicló
o Agnatos (A

Lampreas y n
gado, sólo co
mas; acuático
abertura nasal
quiales que se
zón de 2 cám
mixinoideo. (C

Superclase a.

Con aletas me
res generalmer

ıbular, y hendidu-
ınge y el exterior;
icua; cola detrás

ɔrdata) o

ıacuajos, con hen-
rdio y cordón ner-
ıres, globulosos o
una túnica o tes-
erosas hendiduras
de notocordio y
narinos. (Cap. 27.)

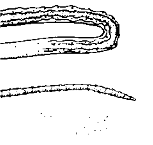
a).
ıutas y permanen-
ɔoseen notocordio,
hendiduras bran-
nente. *Appendicu-*

).
los; solitarios, co-
ıente fijos después
perdido la cola,
lio, y el «cerebro»
persisten numero-
ıica bien desarro-
ula, ascidias sim-
ta.

os de vida libre,
rmanente, con ban-
, Doliolum.

halochordata)

do, alargado, «pis-
ado; el notocordio
n por toda la lon-
s hendiduras bran-



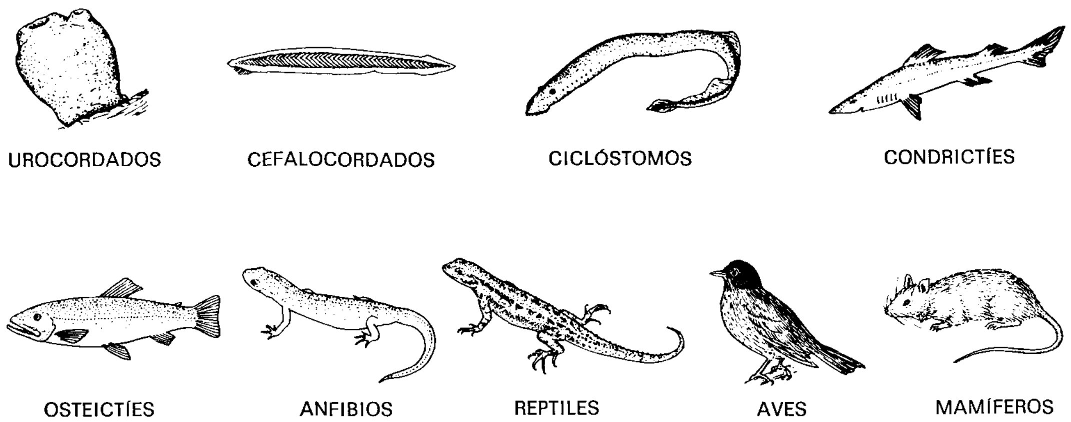


Fig. 14-19 Tipo CORDADOS: dos subtipos inferiores y clases de vertebrados vivientes.

quiales dentro de un atrio exterior, todas ellas permanentes. *Branchiostoma,* anfioxo. (Cap. 27.)

Subtipo C. Vertebrados (Vertebrata).

Con cráneo, arcos viscerales y «columna vertebral» formada por vértebras segmentarias, todas ellas cartilaginosas en las formas inferiores pero óseas en las superiores; el notocordio se extiende desde la cola hasta la base del cráneo; el extremo anterior del cordón nervioso tiene un encéfalo ensanchado formado por partes especializadas; región cefálica con órganos de los sentidos pares (gusto, vista, oído); conductos semicirculares pares para el equilibrio; sistema circulatorio cerrado, con corazón de 2 a 4 cámaras, y glóbulos rojos.

Clase 1. †Ostracodermos (Ostracodermi).

Peces acorazados extinguidos. Cabeza y cuerpo protegidos por grandes escamas, a menudo fusionadas formando un escudo cefalotorácico. †*Cephalaspis,* †*Pteraspis.*

Clase 2. Ciclóstomos (Cyclostomata)
o Agnatos (Agnatha).

Lampreas y mixinoideos. Cuerpo cilíndrico, alargado, sólo con aletas medias; piel lisa, sin escamas; acuáticos; sin mandíbulas verdaderas; una abertura nasal; de 5 a 16 pares de bolsas branquiales que se abren a los lados del cuerpo; corazón de 2 cámaras. *Petromyzon,* lamprea; *Myxine,* mixinoideo. (Cap. 28.)

Superclase a. Peces (Pisces).

Con aletas medias sostenidas por radios; aletas pares generalmente presentes; la piel suele tener escamas que contienen material calizo; cápsulas nasales no conectadas con la cavidad bucal; corazón con una aurícula; respiración por branquias; acuáticos.

Clase 1. †Placodermos (Placodermi).

Peces antiguos. Mandíbulas primitivas; hioides no especializado seguido de una hendidura branquial completa, sin espiráculo; aletas pares variables; cubierta del cuerpo formada por escamas o placas óseas; esqueleto óseo. †*Dinichthys,* artródiro; †*Pterichthyodes,* antiarco. (Cap. 29.)

Clase 2. Condrictíes (Chondrichthyes).

Peces cartilaginosos. Esqueleto cartilaginoso, notocordio persistente; piel cubierta con escamas placoideas; principalmente marinos. *Squalus,* tiburón; *Raja,* raya; *Chimaera,* quimera. (Cap. 29.)

Clase 3. Osteictíes (Osteichthyes).

Peces óseos. Esqueleto más o menos óseo; la boca suele ser terminal; branquias cubiertas por opérculos; las escamas suelen ser cicloideas. *Acipenser,* esturión; *Salmo,* trucha, salmón; *Perca,* perca; *Neoceratodus,* pez pulmonado. (Cap. 30.)

Superclase b. Tetrápodos (Tetrapoda).

Vertebrados «terrestres» con 4 patas. Típicamente con dos pares de miembros de 5 dedos, diversamente modificados, reducidos o ausentes; esqueleto óseo; las cápsulas nasales conectan con la cavidad bucal; algunos con conductos auditivos externos; corazón con 2 aurículas y doble circulación sanguínea.

Clase 1. Anfibios (Amphibia).

Formas vivientes cubiertas por una piel blanda, húmeda y glandular; corazón de 3 cámaras; las larvas son típicamente acuáticas y respiran por branquias; los adultos suelen ser terrestres y, en general, respiran por pulmones. *Ichthyophis,* cecilia; *Ambystoma,* salamandra; *Bufo,* sapo; *Rana,* rana. (Cap. 31.)

Clase 2. Reptiles (Reptilia).

Cuerpo cubierto con piel seca, cornificada, generalmente con escamas o escudos; los dedos suelen terminar en uñas; en algunos los pies y las patas están reducidos o ausentes; respiran por pulmones; corazón de 4 cámaras imperfectas; en su mayoría terrestres, pero algunos acuáticos. *Chrysemys,* tortuga pintada; *Sphenodon,* tuatara; *Sceloporus,* lagarto espinoso; *Thamnophis,* serpiente de agua americana; *Alligator,* caimán. (Cap. 32.)

Clase 3. Aves (Aves).

Cuerpo cubierto de plumas; miembros anteriores modificados en forma de alas para volar; respiración por pulmones; corazón con 4 cámaras completas; de sangre caliente (homeotermos); terrestres o acuáticas. *Struthio,* avestruz; *Larus,* gaviota; *Anas,* pato; *Corvus,* cuervo; *Passer,* gorrión. (Capítulo 33.)

Clase 4. Mamíferos (Mammalia).

Cuerpo por lo general cubierto de pelo; respiración por pulmones; corazón como el de las aves; homeotermos; las hembras poseen glándulas mamarias que producen leche para alimentar a las crías. *Ornithorhynchus,* ornitorrinco; *Macropus,* canguro; *Didelphis,* zarigüeya; *Homo,* hombre; *Rattus,* rata; *Canis,* perro, lobo; *Equus,* caballo. (Caps. 34, 35.)

Bibliografía

(Véanse también los libros más extensos y las obras generales que se indican en el cap. 1.)

Aristóteles. The works of Aristotle. IV. Historia animalium. Traducido por D'A. W. Thompson. 1910. Nueva. York, Oxford University Press. XV + unas 300 pp.

Blackwelder, R. E. 1967. Taxonomy: a test and reference book. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XIV + 698 pp.

Clark, R. B. 1964. Dynamics in metazoon evolution. Oxford, Clarendon Press, 313 pp.

Hadzi, Jovan. 1963. The evolution of metazoa. Nueva York, The Macmillan Co. XII + 499 pp.

International code of zoological nomenclature. Ed. rev. 1964. Londres, International Trust for Zoological Nomenclature. XVII + 176 pp. *En francés y en inglés, con glosario.*

Linnaeus, Carolus. 1758. Systema naturae per regne tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differenties, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Tomus I. Holmiae (The system of nature of three natural kingdoms, classes, orders, genera, species with characters, differences, synonyms, distribution. 10th ed., rev. Vol. I. Stockholm), Laurentii Salvii. 8 + 5-824 pp. *Punto de partida para la nomenclatura zoológica científica.*

Mayr, Ernst. 1969. Principles of systematic zoology. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. XI + 428 pp., ilus.

Simpson, G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. Nueva York, Columbia University Press. 247 pp., 30 figuras.

Sneath, Peter, H. A., y **Robert R. Sokal.** 1973. Numerical taxonomy. San Francisco, W. H. Freeman and Co., XV + 573 pp.

Whittaker, R. H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science,* vol. 163, pp. 150-160.

15

Protozc

Los PROTOZOOS
mal) son en su
de tamaño micr
ción, la célula
que la de un a
estos organismos
Algunos son de
plejos, con **orgá**
ven para detern
nalmente son a
de los animales
50 000 protozoo
individuos es su
males. Cada esp
particular: en e
océano; en tier
o corrompidas;
gánica en desco
libremente, mien
ambas categoría
encima o en e
plantas y de to
hombre. En ca
huésped, desde
rasitismo estrict
terias viven enci

Bibliografía

xtensos y las obras
:ap. 1.)

:le. IV. Historia ani-
V. Thompson. 1910.
Press. XV + unas

y: a test and refer-
Wiley & Sons, Inc.

metazoon evolution.
p.
of metazoa. Nueva
- 499 pp.
omenclature. Ed. rev.
Trust for Zoological
En francés y en in-

a naturae per regne
es, ordines, genera,
ferenties, synonymis,
a. Tomus I. Holmiae
e natural kingdoms,
ies with characters,
ution. 10th ed., rev.
Salvii. 8 + 5-824 pp.
menclatura zoológica

systematic zoology.
Company. XI + 428

of animal taxonomy.
ity Press. 247 pp., 30

R. Sokal. 1973. Nume-
, W. H. Freeman and

cepts of kingdoms of
pp. 150-160.

15

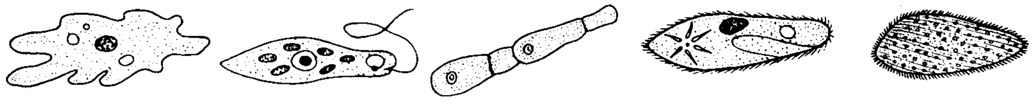
Protozoos

Los PROTOZOOS (Gr. *protos,* primero + *zôon* animal) son en su mayor parte animales unicelulares de tamaño microscópico. Por su estructura y función, la célula de un protozoo es más compleja que la de un animal metazoo, razón por la cual estos organismos se incluyen en el reino protista. Algunos son de estructura muy simple y otros complejos, con **orgánulos** (órganos celulares) que sirven para determinados procesos vitales y funcionalmente son análogos a los sistemas de órganos de los animales pluricelulares. Se conocen unos 50 000 protozoos diferentes, y el número de sus individuos es superior al de todos los demás animales. Cada especie vive en un ambiente húmedo particular: en el agua del mar o en el fondo del océano; en tierra, en las aguas dulces, salobres o corrompidas; en el suelo o en la substancia orgánica en descomposición. Muchos viven y nadan libremente, mientras que otros son sedentarios, y en ambas categorías los hay coloniales. Otros viven encima o en el interior de algunas especies de plantas y de toda clase de animales, incluido el hombre. En cada caso varía la relación con el huésped, desde ser meramente casual hasta un parasitismo estricto. A su vez, algunas clases de bacterias viven encima o en el interior de ciertos protozoos, por asociación casual, simbiosis o parasitismo. Muchos protozoos sirven de alimento a otros animales pequeños. Algunos son útiles en la purificación de los lechos de filtraje o del acantarillado, pero las especies productoras de enfermedades como la disentería amebiana, la malaria y la enfermedad del sueño son un azote de la humanidad.

La clasificación de los PROTOZOOS es muy compleja; actualmente la mayoría de los zoólogos reconocen cuatro subtipos y ocho clases o superclases. En este capítulo sólo se estudian separadamente las cuatro clases principales (fig. 15-1), y al final del capítulo se da una clasificación del tipo completo, hasta los órdenes.

15-1 Características

1 Pequeños, de ordinario unicelulares, algunos coloniales con pocos o numerosos individuos todos iguales; sin simetría o con simetría bilateral, radial o esférica.
2 Forma celular generalmente constante, ovalada, alargada, esférica u otra, en algunas especies variada, cambiando con el ambiente o con la edad.
3 Núcleo diferenciado, único o múltiple; otras



Amoeba
SARCODINOS

Euglena
MASTIGÓFOROS

Gregarina
ESPOROZOOS

Paramecium
CILIADOS

Opalina
OPALINOS

Fig. 15-1 Representantes comunes del tipo PROTOZOOS.

partes estructurales como orgánulos; sin órganos o tejidos.

4. Locomoción por flagelos, pseudópodos, cilios o movimientos de la propia célula.
5. Algunas especies con cápsulas protectoras o testas; muchas especies producen quistes o esporas resistentes para sobrevivir a las condiciones adversas o para la dispersión.
6. De vida libre, comensales, mutualísticos o parásitos.
7. Nutrición variada: *a*) **holozoicos,** que se alimentan de otros organismos (bacterias, levaduras, algas, otros protozoos, etc.); *b*) **saprofíticos,** que se alimentan de substancias disueltas en su medio; *c*) **saprozoicos,** que se alimentan de substancia animal muerta; d) **holofítidos** o autótrofos, es decir, que producen alimento por fotosíntesis, como las plantas. Algunos combinan dos métodos.
8. Reproducción asexual por escisión binaria, escisión múltiple o gemación; algunos con reproducción sexual por fusión de gametos o por conjugación (en los Ciliados).

La gran antigüedad del tipo Protozoos se comprueba por los restos duros de Radiolarios y Foraminíferos de las rocas Precámbricas. Muchos de los flagelados pertenecientes a la subclase de los Fitomastiginos tienen las células dentro de una matriz gelatinosa común y muestran coordinación fisiológica entre los individuos. Algunos están conectados con otros mediante filamentos protoplasmáticos, y en *Volvox* existe diferenciación en células vegetativas y reproductoras. Ello se asemeja a la formación de tejidos y a la separación en células somáticas y germinativas del reino animal. Ciertos Protozoos, que de ordinario son de vida libre, viven ocasionalmente dentro del cuerpo de otros animales, indicando la manera cómo han podido originarse especies parásitas a partir de formas de vida libre. Algunos flagelados que poseen clorofila, por su estructura y fisiología se parecen a las algas verdes y sugieren un origen común de las plantas y de los animales. Los Mastigóforos son probablemente el grupo más primitivo, los Ciliados el más especializado y los Esporozoos presentan una estructura simplificada probablemente debido a su modo de vida estrictamente parásito.

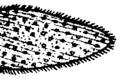
15-2 Tamaño

La mayor parte de los Protozoos son tan pequeños que se miden en micrómetros (un micrómetro, µm = 1/1000 de milímetro). Algunos sólo tienen 2 ó 3 µm de longitud. Una docena de *Babesia* (piroplásmido) pueden vivir dentro de un glóbulo rojo, y varios centenares de *Leishmania* (flagelados) dentro de una sola célula. La mayoría de las especies tienen menos de 250 µm de longitud; pero *Spirostomum* (ciliado) crece hasta 3 mm, y *Porospora gigantea* (esporozoo) hasta 16 mm.

Subtipo Sarcomastigóforos

Clase Sarcodinos (Amebas, etc.)

La ameba común *(Amoeba proteus)* de las aguas dulces y limpias que contienen vegetación verde es apropiada para describirla como introducción a los Protozoos y a los Sarcodinos (Gr. *sarcodes*, carnoso). La ameba (fig. 15-2) parece ser el protista más simple posible: es una célula independiente con citoplasma y núcleo pero sin orgánulos permanentes. Ha sido intensamente estudiada con la esperanza de descubrir algunos de los rasgos fundamentales de la vida. A pesar de su aparente simplicidad, puede moverse, capturar, digerir y asimilar alimentos complejos, expulsar los residuos indigeribles, respirar, producir excreciones y secreciones, responder a cambios (estímulos) de varias clases, tanto de origen interno como externo, crecer y reproducirse dando individuos de su misma especie. Por consiguiente, realiza todas las actividades esenciales para un animal y muestra especialización fisiológica en distintos procesos, sin poseer muchas



Opalina
PALINOS

primitivo, los CI-
s ESPOROZOOS pre-
da probablemente
tamente parásito.

os son tan peque-
ɔs (un micrómetro,
gunos sólo tienen
na de *Babesia* (pi-
de un glóbulo ro-
mania (flagelados)
ayoría de las espe-
de longitud; pero
ta 3 mm, y *Poros-*
16 mm.

rcomastigóforos

(Amebas, etc.)

teus) de las aguas
regetación verde es
introducción a los
(Gr. *sarcodes,* car-
ece ser el protista
lula independiente
ı orgánulos perma-
studiada con la es-
ɜ los rasgos funda-
su aparente simpli-
digerir y asimilar
os residuos indige-
ones y secreciones,
) de varias clases,
xterno, crecer y re-
su misma especie.
as actividades esen-
ı especialización fi-
sin poseer muchas

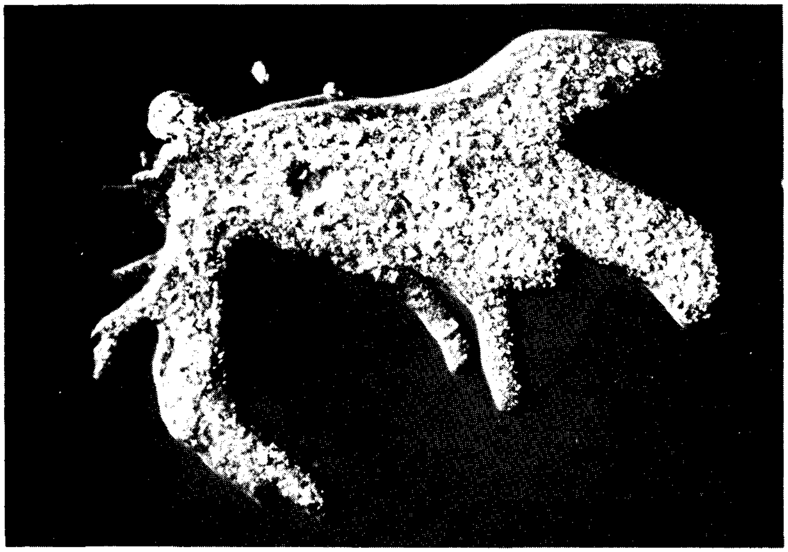


Fig. 15-2 *Amoeba proteus* **vista con iluminación oblicua.** *(Cortesía del Carolina Biological Supply Co.)*

partes diferenciadas estructuralmente para realizar estas funciones.

15-3 Estructura

La ameba viva es una masa de protoplasma claro, incoloro y de aspecto gelatinoso que alcanza 0,60 mm de longitud, es flexible, de forma irregular y experimenta frecuentes cambios de forma. Está formada por: 1) una membrana celular externa y elástica muy delgada o **plasmalema,** y debajo de ésta 2) una estrecha zona de **ectoplasma** claro, no granular, que rodea 3) a la masa principal de **endoplasma** granular. Este último consta de *a*) un **plasmagel** externo duro y *b*) un **plasmasol** interno en el cual son visibles las corrientes citoplasmáticas. Dentro del endoplasma hay 4) un **núcleo** en forma de disco, difícil de ver en el animal vivo; 5) una **vacuola contráctil** esférica y llena de líquido, que a intervalos se desplaza hacia la superficie, se contrae, descarga su contenido en el agua y luego se vuelve a formar; 6) una o más **vacuolas alimenticias** o **digestivas** de distintos tamaños, que contienen pedazos de alimento en digestión, y 7) otras **vacuolas, cristales, gotas de aceite** y diferentes **inclusiones celulares** que pueden tener un tamaño muy pequeño, incluso inferior al de la visibilidad microscópica.

En resumen, las funciones de estas partes son las siguientes: 1) la membrana celular retiene el protoplasma dentro de la célula pero permite el paso del agua, del oxígeno y del anhídrido carbónico; 2) el ectoplasma da forma al cuerpo celular; 3) el endoplasma contiene las demás estructuras y sirve para la locomoción; 4) el núcleo rige los procesos vitales del organismo; 5) la vacuola contráctil regula el contenido de agua; 6) las vacuolas alimenticias contienen alimento en digestión, y 7) las demás inclusiones celulares son reservas alimenticias u otros materiales esenciales para el metabolismo. Si se corta la ameba en dos partes, la membrana celular rodea pronto cada parte e impide la pérdida de protoplasma; la parte sin núcleo puede moverse todavía e ingerir alimento, pero es incapaz de digerirlo o asimilarlo y muere pronto, mientras que la que tiene núcleo continuará creciendo y reproduciéndose. No obstante, un núcleo aislado es incapaz de vivir. Por tanto, el núcleo y el citoplasma son interdependientes.

15-4 Locomoción

La ameba se mueve formando y extendiendo prolongaciones en forma de dedo o **pseudópodos** (Gr. *pseudos,* falto + *podos,* pie) en cualquier parte de su cuerpo celular (fig. 15-3). Esta especie de flujo irregular se denomina **movimiento ameboide;** se presenta en muchos PROTOZOOS y también en los

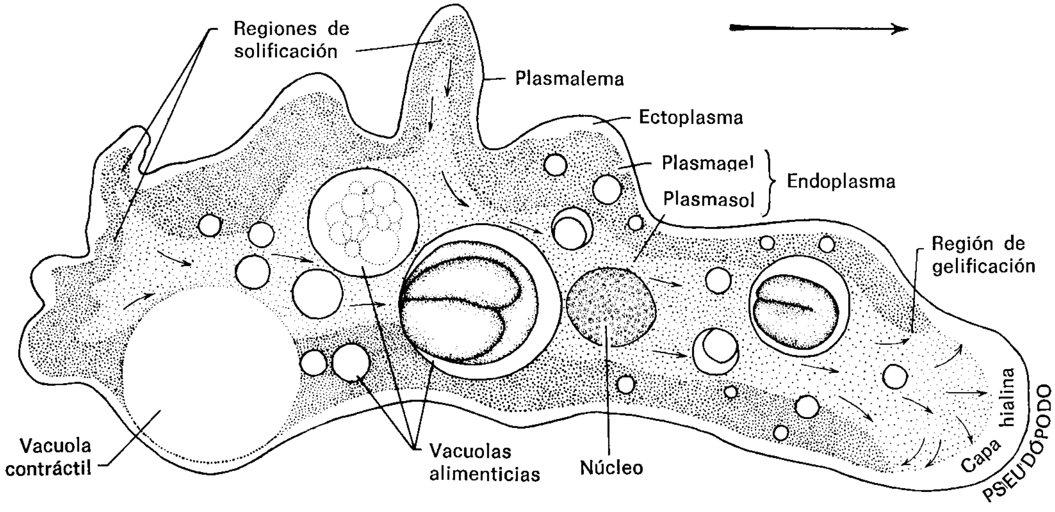


Fig. 15-3 Lomococión en *Amoeba.* El plasmasol interno, líquido, fluye hacia delante y se convierte en plasmagel en el pseudópodo que se mueve hacia delante; el proceso inverso ocurre en el extremo opuesto y en los pseudópodos que se están contrayendo. La flecha grande indica la dirección del movimiento del animal; las flechas pequeñas, la del endoplasma. (*Según Mast,* 1926)

amebocitos de las esponjas y los glóbulos blancos de la sangre de los vertebrados. El movimiento ameboide es, probablemente, una característica básica del protoplasma no especializado y, como la mayoría de los procesos fundamentales, es difícil de explicar, aunque existen varias teorías que tratan de explicarlo. No es probable que exista un solo tipo de movimiento ameboide, sino que sea diferente en los diversos organismos que lo emplean, del mismo modo que también varían los pseudópodos. S. O. Mast afirmó que el movimiento de la ameba resulta de cambios en el protoplasma coloidal, de la condición de sol fluido a gel más sólido y viceversa. En esta teoría un estímulo provoca que el ectoplasma se haga líquido en cualquier punto de la superficie y se convierta en endoplasma (cambio de gel a sol). La presión interna origina entonces un flujo en el punto de licuefacción que hace que se forme un pseudópodo. Investigaciones recientes sugieren que las condiciones de «sol» y de gel» son debidas al relajamiento y a la contracción muscular. Los rasgos principales de esta locomoción son: 1) la adherencia al substrato, posiblemente por una secreción; 2) la transformación del plasmagel en plasmasol en el extremo posterior y el proceso opuesto en el extremo anterior del animal, y 3) un aumento de la fuerza elástica del plasmagel cuando se desplaza hacia atrás. La contracción de la membrana plasmática y del gel puede contribuir a la locomoción. La adherencia es más fácil en las superficies rugosas, pero depende de la naturaleza del líquido que rodea al animal y de las condiciones fisiológicas de la ameba.

15-5 Alimentación

La ameba se alimenta de otros protozoos, algas, rotíferos y protoplasma muerto, aunque prefiere los pequeños ciliados y flagelados vivos. Puede devorar varios paramecios o varios centenares de pequeños flagelados cada día y muestra preferencias en la elección del alimento. Es atraída por los movimientos de la presunta presa o por las substancias difundidas por ésta; de ordinario rechaza los materiales indigeribles o que no le gustan, como, por ejemplo, los organismos que muestran una actividad intensa. El alimento puede ser capturado por cualquier parte de la superficie celular. La ameba emite pseudópodos que rodean el alimento (figura 15-4), el cual, con algo de agua, pasa al endoplasma y forma una **vacuola digestiva.** Con una presa activa se ingiere más agua que con otra más quieta. Las vacuolas se desplazan por las corrientes del endoplasma y así entran en contacto con las distintas partes de éste. Las vacuolas recientemente formadas tienen reacción ácida (al tornasol o al rojo neutro), probablemente debido a una secreción que mata rápidamente a la presa. Más adelante la reacción pasa a ser alcalina y la

---

(

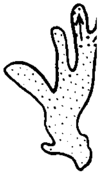


Fig. 1
total,
expul
ffer,

acción de los e
ma es evidente
den su contorn
más transparen
do los producto
el protoplasma
dentes de la d
menos segura l
res. Los materi
cimiento y la r
nistro de energ
las disminuyen
la digestión, y l
sados (fig. 15-5
cie celular.

15-6 Respiraci

El agua en q
disuelto. Éste s
celular, como
lulas de los a
oxígeno de la s
El metabolism
ción de produc

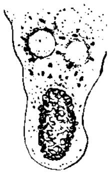
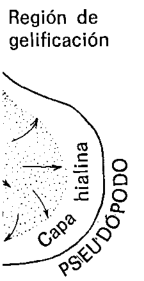


Fig.
nuev



:onvierte
'e en el
ndica la
st, 1926)

:ies rugosas, pero
uido que rodea al
gicas de la ameba.

protozoos, algas,
, aunque prefiere
idos vivos. Puede
rios centenares de
muestra preferen-
o. Es atraída por
ı presa o por las
; de ordinario re-
; o que no le gus-
anismos que mues-
ılimento puede ser
le la superficie ce-
odos que rodean el
con algo de agua,
ı vacuola digestiva.
más agua que con
: desplazan por las
entran en contacto
:. Las vacuolas re-
cción ácida (al tor-
blemente debido a
ımente a la presa.
a ser alcalina y la

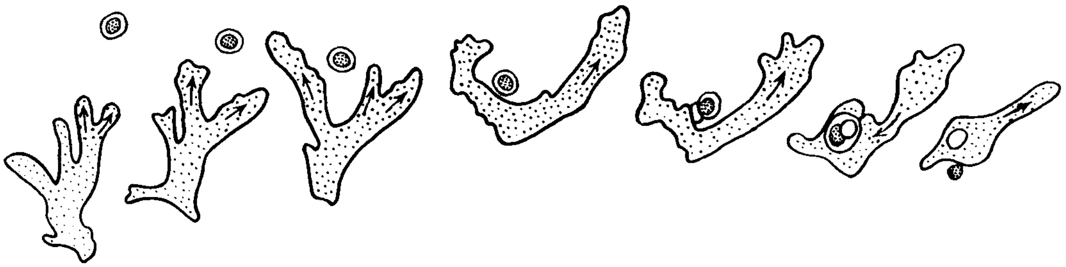


Fig. 15-4 *Amoeba.* Fases en la ingestión del alimento (pequeña partícula redondeada); tiempo total, ocho minutos. Al final, la parte digerible se encuentra en la vacuola alimenticia, el resto es expulsado. Las flechas indican el movimiento del protoplasma en los pseudópodos. (*Según Schaeffer,* 1917.)

acción de los enzimas secretados por el endoplasma es evidente. Las partículas de alimento pierden su contornos definidos, se hinchan, se hacen más transparentes y disminuyen de tamaño cuando los productos de la digestión son absorbidos por el protoplasma que los rodea. Existen pruebas evidentes de la digestión de las proteínas, pero es menos segura la de las grasas, almidones y azúcares. Los materiales absorbidos sirven para el crecimiento y la reproducción, así como para el suministro de energía para la locomoción. Las vacuolas disminuyen de tamaño a medida que progresa la digestión, y los residuos no digeridos son expulsados (fig. 15-5) por cualquier lugar de la superficie celular.

15-6 Respiración y excreción

El agua en que vive la ameba contiene oxígeno disuelto. Éste se difunde a través de la membrana celular, como en la respiración interna de las células de los animales superiores, que obtienen su oxígeno de la sangre o de otros líquidos del cuerpo. El metabolismo tiene por consecuencia la producción de productos de desecho tales como el anhídrido carbónico y la urea. Para el bien del organismo, éstos deben eliminarse; su eliminación, realizada principalmente por difusión a través de la membrana celular, es lo que constituye el proceso de la excreción.

La vacuola contráctil es probable que sirva, en parte, para la excreción, pero su principal función es regular el contenido de agua de la célula. El agua entra en las vacuolas alimenticias, es un producto secundario de la oxidación y, probablemente, también entra en la célula por ósmosis, ya que el protoplasma contiene una concentración de sales superior a la del medio que le rodea. Una ameba colocada en agua con una concentración de sal superior a la ordinaria forma una vacuola menor que descarga con menos frecuencia que antes; algunas amebas marinas carecen de vacuola. La vacuola contráctil se forma gradualmente por fusión de vacuolas más pequeñas que se originan por gotitas diminutas. Cuando está llena se rodea de una «membrana de condensación» temporal, que desaparece cuando la vacuola descarga, a través de la membrana celular, en el agua circundante. En algunas amebas, no obstante, puede disecarse la vacuola debajo del agua con la membrana intacta. Los sarcodinos marinos carecen de vacuola con-

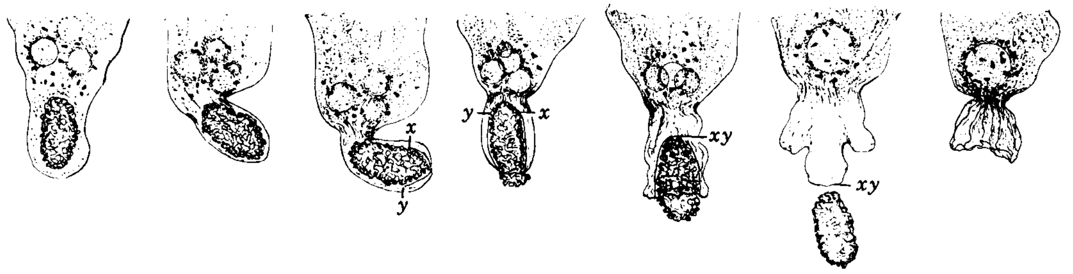


Fig. 15-5 *Amoeba verrucosa.* Fases de la expulsión de una bola de desecho; *xy,* formación de nueva membrana para impedir la pérdida de endoplasma. (*Según Howland,* 1924.)

tráctil, lo que sugiere que el papel principal de la vacuola es el de mantener el contenido de agua.

15-7 Comportamiento

Las respuestas de una ameba a los estímulos o cambios en su ambiente, ya sean internos o externos, constituyen su **comportamiento** (fig. 15-6). El hambre es un estímulo interno al cual responde la ameba buscando alimento. El contacto con el alimento es un estímulo externo al que responde emitiendo pseudópodos para capturarlo. La respuesta al **contacto** (tigmotaxis) varía. Una ameba flotante, con los pseudópodos extendidos, responde positivamente al contacto con un objeto sólido, fijándose en él, pero una ameba que esté arrastrándose, si se la toca ligeramente con una aguja responde negativamente, echándose para atrás y huyendo. Puesto que la ameba, en estado natural, está expuesta a una **luz** de intensidad variable, no responde a un cambio gradual en la iluminación. Mas si, de repente, un fuerte rayo de luz ilumina a un individuo situado en un lugar con poca luz, responde negativamente; el protoplasma se desplaza en dirección opuesta al estímulo y pronto se forman pseudópodos para colaborar en la retirada. Además, si una ameba entra repetidamente en un campo de intensa luz (fig. 15-6*E*), el número de tentativas para continuar en la misma dirección disminuye a medida que el número de pruebas aumenta: un cambio de comportamiento semejante al aprendizaje en los animales superiores. La respuesta a la **temperatura** se manifiesta en cambios en la locomoción y en el ritmo del comer. Ambos disminuyen a medida que la temperatura del agua se aproxima a cero. La velocidad de la locomoción aumenta a temperaturas elevadas, pero cesa por encima de 30° C. La ameba responde negativamente a soluciones salinas fuertes u otras substancias químicas (fig. 15-6*D*), pero responde positivamente a substancias que se difunden del alimento. Por tanto, las respuestas de la ameba a los estímulos tienden a beneficiar al individuo y a la especie, evitando las condiciones desfavorables y buscando las útiles.

15-8 Reproducción

Cuando la ameba alcanza un cierto tamaño, tiene lugar la reproducción por **bipartición** o **escisión binaria**. El cuerpo celular se hace esférico y se cubre de pseudópodos cortos, luego se alarga y, finalmente, se divide en dos partes; entre tanto, el

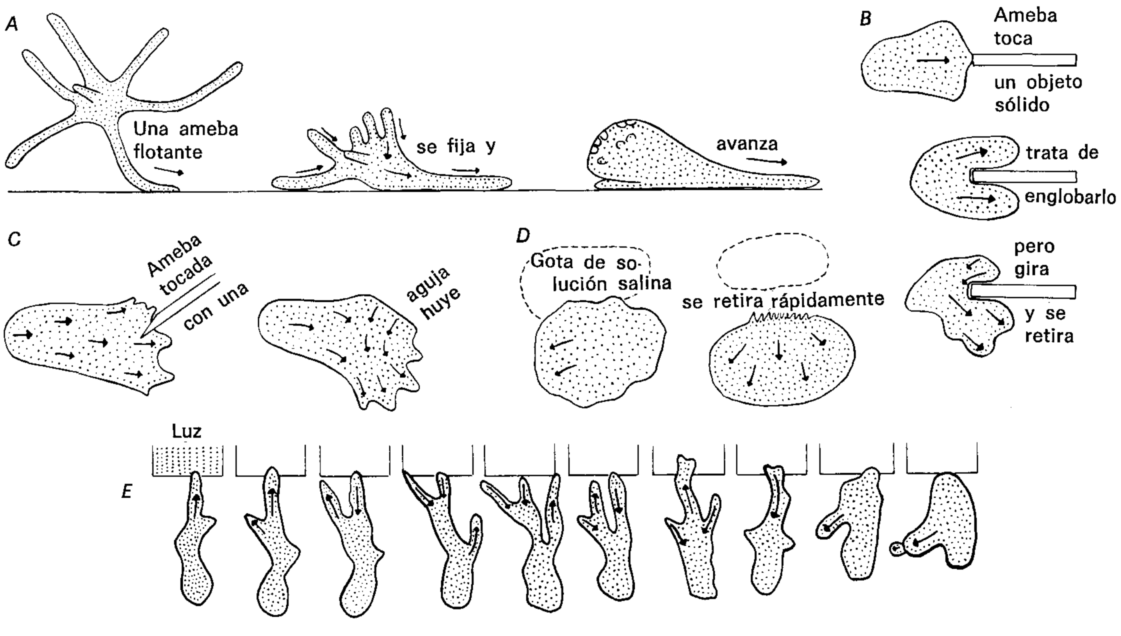


Fig. 15-6 *Amoeba. A-D.* Reacciones a los estímulos. Las flechas indican la dirección del movimiento. *E.* Fases sucesivas, a intervalos de treinta segundos, en reacción a la luz intensa enfocada continuamente sobre un portaobjetos. (*A-D, según Jennings,* 1904; *E, según Mast,* 1910.)

---

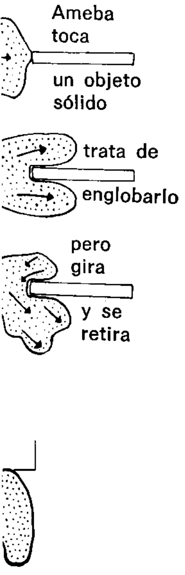
núcleo se ha di
nes ordinarias
cada pocos día
nutos a 24° C.

15-9 Otros Sa

El género *Amc*
que difieren de
de los pseudó
miembros de c
tes a las ameb
das y salobres.
parazón que e
plo *Arcella,* q
Difflugia (fig.1
granos de aren
más de estas f
BINOS compre
parásitas. Las
bitan en el in
termes, y las
pecial, en el t
rrestres. Cada
ciertos órgano
tas amebas pu
cuya forma pa
En el hombr
amebas inofen
lis vive en la
especie intestin
de producir
amebiana» (fi
digestivo alim
E. histolytica,
pueden invadi
para alimenta
multiplicación.
sos que se ron
el intestino, lo
cuen y se pr
aguda, el paci
a ser conduct
continuando
quistadas, dif
dad. En algun
produce nunc
amebas pued
cerebro con
cópico de los
sencia de qui
diagnóstico, y

amente en un cam-
l número de tenta-
na dirección dismi-
: pruebas aumenta:
semejante al apren-
s. La respuesta a la
nbios en la locomo-
mbos disminuyen a
agua se aproxima a
noción aumenta a
sa por encima de
ativamente a solu-
ıbstancias químicas
sitivamente a subs-
ento. Por tanto, las
stímulos tienden a
specie, evitando las
cando las útiles.

ierto tamaño, tiene
ición o **escisión bi-**
e esférico y se cu-
go se alarga y, fi-
es; entre tanto, el



del movi-
nsa enfo-
910.)

núcleo se ha dividido por mitosis. En las condiciones ordinarias de laboratorio, la ameba se divide cada pocos días y la mitosis requiere unos 33 minutos a 24° C.

15-9 Otros Sarcodinos

El género *Amoeba* comprende numerosas especies que difieren de *A. proteus* en el tamaño, la forma de los pseudópodos y otros rasgos. Éstas y los miembros de otros géneros de protozoos semejantes a las amebas habitan en las aguas dulces, saladas y salobres. Otras producen una concha o caparazón que encierra el cuerpo celular, por ejemplo *Arcella,* que secreta un grueso caparazón, y *Difflugia* (fig.15-8), que cementa una concha de granos de arena u otras substancias extrañas. Además de estas formas de vida libre, el orden AMEBINOS comprende muchas amebas comensales o parásitas. Las especies del género *Endamoeba* habitan en el intestino de las cucarachas y de los termes, y las del género *Entamoeba* viven, en especial, en el tubo digestivo de los vertebrados terrestres. Cada especie se halla exclusivamente en ciertos órganos de un huésped determinado. Estas amebas pueden formar quistes resistentes, en cuya forma pasan de un huésped a otro.

En el hombre se hallan seis formas diferentes de amebas inofensivas: de éstas, *Entamoeba gingivalis* vive en la boca y *E. coli* en el intestino. Otra especie intestinal, *E. histolytica,* es patógena y puede producir la enfermedad llamada «disentería amebiana» (fig. 15-9). Cuando entra en el tubo digestivo alimento o agua que contiene quistes de *E. histolytica,* pronto quedan libres las amebas y pueden invadir las glándulas de la pared intestinal para alimentarse de sangre y tejidos, iniciando la multiplicación. Determinan la formación de abscesos que se rompen y descargan sangre y mucus en el intestino, lo que da lugar a que las heces se licuen y se produzca diarrea. Después de la fase aguda, el paciente puede recobrarse algo y pasar a ser conductor, con síntomas menos graves pero continuando la descarga de miles de amebas enquistadas, difundiendo de esta manera la enfermedad. En algunas personas la infección intestinal no produce nunca síntomas graves, pero en otras las amebas pueden invadir el hígado, el bazo o el cerebro con resultados fatales. El examen microscópico de los frotis fecales para investigar la presencia de quistes de *E. histolytica* es la base del diagnóstico, y el tratamiento médico con fármacos es necesario para la cura. Los abscesos intestinales sanan muy lentamente. La infección fecal de las aguas potables y de las verduras crudas o la infección de otros alimentos por personas poco cuidadosas que manejan comestibles, son los medios de transmisión. Aproximadamente un 10 por ciento de los habitantes de los Estados Unidos están infectados, y la proporción es mucho más elevada en las regiones tropicales.

El orden FORAMINÍFEROS (figs. 15-7, 15-10) comprende unas 18 000 especies, principalmente marinas, que poseen un caparazón externo (testa) a través del cual salen largos pseudópodos filamentosos y reticulados. Algunos se fijan en las plantas e hidroides, o en el fondo del mar, otros se arrastran y otros son pelágicos, pero todos tienen alguna fase de vida libre. Los caparazones de las diferentes especies tienen de 0,01 a 190 mm de diámetro, están provistos de cámaras y son de forma esférica, tubulosa, espiral, etc. Están formados por una substancia gelatinosa, quitinosa o calcárea, o por pedacitos de arena, espículas de esponja y otros restos. El organismo habita en todas las cámaras y extiende unos pseudópodos finos denominados reticulópodos a través de las perforaciones del caparazón para atrapar el alimento. Los FORAMINÍFEROS habitan en los océanos desde el Precámbrico y sus caparazones se han acumulado como depósitos de fondo, que se han convertido en estratos pétreos. Aproximadamente el 35 por ciento del fondo del océano actual (unos 124 320 000 km^2) está cubierto de barro de foraminíferos, formado por los caparazones de ciertas formas pelágicas, particularmente *Globigerina.* Las grandes pirámides próximas a El Cairo (Egipto), fueron construidas con material procedente de depósitos calizos formados por caparazones de foraminíferos *(†Nummulites)* de principios del Terciario. Los geólogos prospectores de petróleo estudian los foraminíferos obtenidos en los pozos de sondeo para identificar los estratos que contienen petróleo.

Los miembros del orden HELIOZOOS son esféricos; pueden ser de cuerpo desnudo, dentro de una matriz gelatinosa o de un caparazón en forma de reja. Los numerosos pseudópodos radiales les han valido el nombre de *animales sol.* La mayor parte de las especies viven en las aguas dulces. Los PROTOZOOS del orden RADIOLARIOS se parecen algo a los heliozoos, pero su citoplasma está dividido en una porción externa y otra interna por una cápsula central, y el esqueleto puede ser silíceo o de sulfato de estroncio (fig. 15-7). Todos son marinos y pelágicos, se hallan desde la superficie del océano hasta profundidades de 4575 metros, y son muy abundantes tanto en lo que se refiere a especies como a individuos. Unos 5180 000 de kilómetros cuadrados del fondo del océano, a profundidades de 3600 a 7300 metros, están cubiertos de barro de radiolarios, constituido por los caparazones vacíos de estos animales. Muchas formaciones geológicas contienen radiolarios fósiles.

El orden MICETOZOOS (MIXOMICETES de los botánicos) comprende varios tipos de mohos. Forman

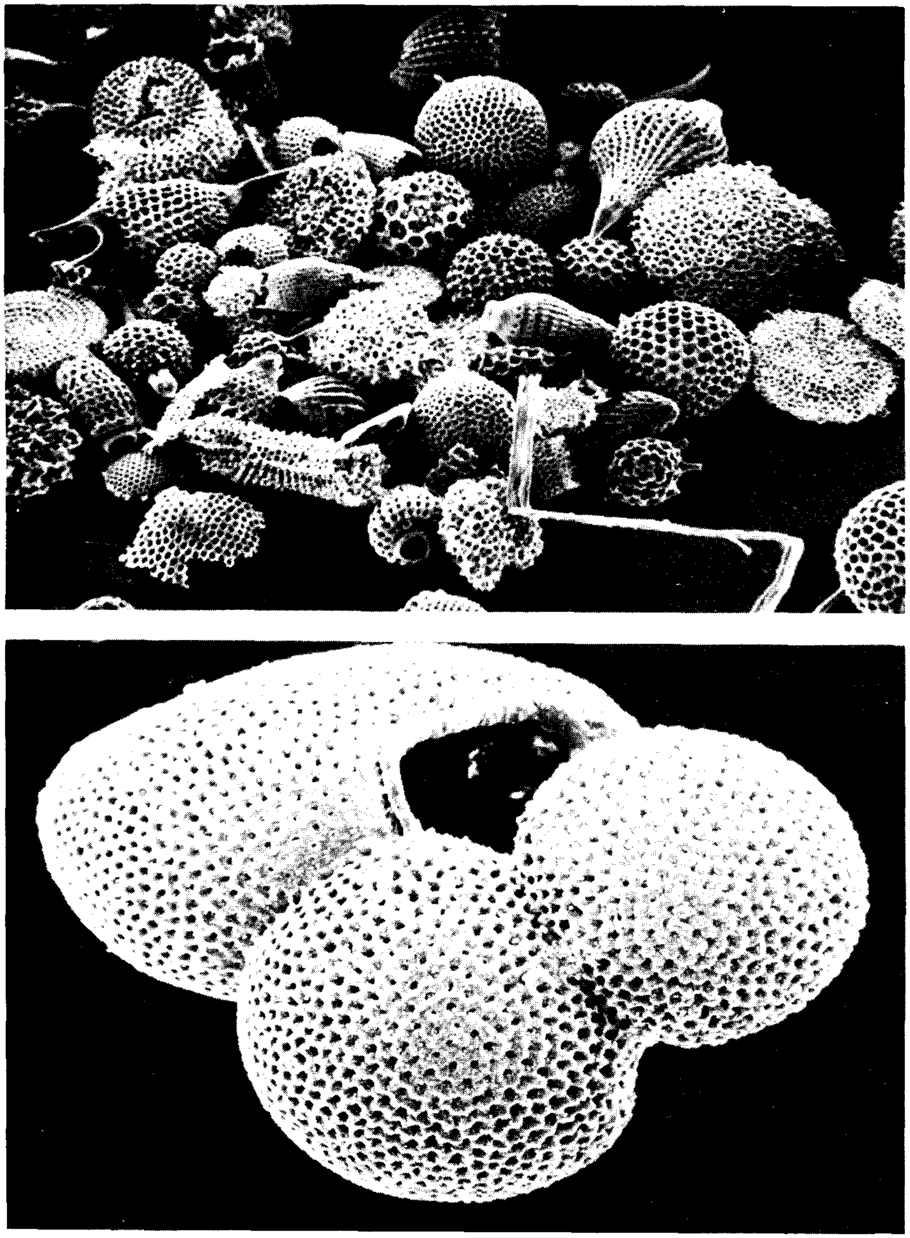


Fig. 15-7 *A.* **Micrografía electrónica de esqueletos de RADIOLARIOS, x 100.** *B.* **Micrografía electrónica de FORAMINÍFEROS mostrando las perforaciones características del caparazón.** *(S.T.E.M. Laboratories Inc. y Fisher Scientific Co.)*

---

masas de protopl
pueden llegar a te
tro y contienen n
tráctiles. Viven so
vegetales en putr
dos.

La reproducció
Además de repro
bas parásitas exp
núcleo en la fase
dimorfos y cada
esféricos o esquiz
mente y originan
gamontes, que pr
y engendran indiv
zoos se reproduc
por escisión. Los
geladas y pueden
ducen quistes plu
períodos de sequí

Cla

El carácter distir
mastix, látigo +
de uno o más fl
las fases del cicl
la locomoción y
pueden ser recep
lar suele ser de
esférico, cubierto
grupos, acorazado
tos con pigmento
fila pueden y, por
sifican a menudo
lados llevan vida
dentarios y otro
den desde unos
Abundan en las

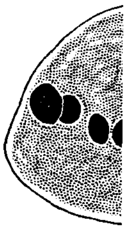
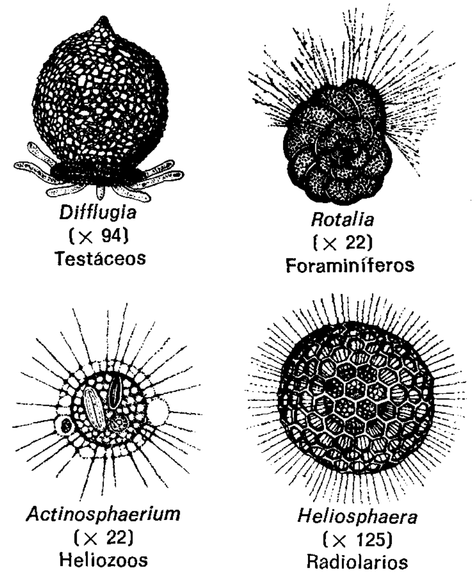


Fig. 15-
(Según

masas de protoplasma granular (plasmodios) que pueden llegar a tener varios centímetros de diámetro y contienen miles de núcleos y vacuolas contráctiles. Viven sobre la madera u otras substancias vegetales en putrefacción situadas en sitios húmedos.

La reproducción de los SARCODINOS es variada. Además de reproducirse por bipartición, las amebas parásitas experimentan división múltiple del núcleo en la fase de quiste. Los FORAMINÍFEROS son dimorfos y cada especie tiene individuos microesféricos o esquizontes que se reproducen asexualmente y originan los individuos macroesféricos o gamontes, que producen gametos que se fusionan y engendran individuos microesféricos. Los HELIOZOOS se reproducen sexualmente o se multiplican por escisión. Los RADIOLARIOS tienen esporas flageladas y pueden escindirse. Los MICETOZOOS producen quistes plurinucleados que sobreviven a los períodos de sequía.


Difflugia (× 94) Testáceos

Rotalia (× 22) Foraminíferos

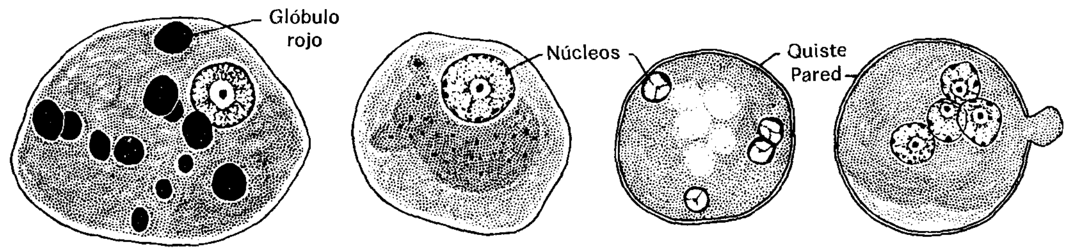
Actinosphaerium (× 22) Heliozoos

Heliosphaera (× 125) Radiolarios

Fig. 15-8 Clase SARCODINOS. *Representantes de los cuatro órdenes. (Según Wolcott, Animal biology.)*

Clase Mastigóforos (Flagelados)

El carácter distintivo de los MASTIGÓFOROS (Gr. *mastix,* látigo + *phoros,* que lleva) es la presencia de uno o más flagelos largos en una o en todas las fases del ciclo vital. Los flagelos sirven para la locomoción y para la captura del alimento y pueden ser receptores sensoriales. El cuerpo celular suele ser de forma definida, oval, alargado o esférico, cubierto por una película, o, en ciertos grupos, acorazado. Muchas especies contienen plastos con pigmentos de color; los que poseen clorofila pueden y, por parecer afines a las algas, se clasifican a menudo entre las plantas. Muchos flagelados llevan vida libre y solitaria, algunos son sedentarios y otros forman colonias que comprenden desde unos pocos hasta miles de individuos. Abundan en las aguas dulces y en las saladas, donde, junto con las diatomeas, constituyen gran parte del alimento de algunos pequeños animales acuáticos. Cierto número de especies habita en el suelo. Otras muchas son parásitas del hombre y de animales de todas clases, y algunas de ellas causan enfermedades importantes. La reproducción suele ser por escisión longitudinal, pero algunos experimentan escisión múltiple y al menos dos grupos presentan reproducción sexual. Los flagelados de vida libre pueden enquistarse para evitar las condiciones desfavorables. Algunos SARCODINOS también poseen flagelos en ciertas fases de su vida, y ciertos MASTIGÓFOROS pasan por fases ameboideas; por ello estas dos clases están estrechamente relacionadas, y por ello se clasifican en el subtipo SARCOMASTIGÓFOROS.



Trofozoito en las heces

Fase de prequiste

Quiste maduro

Rotura del quiste

Fig. 15-9 *Entamoeba histolytica,* **la ameba parásita del hombre que causa la disentería amebiana.** *(Según Cleveland and Sanders,* 1933.)

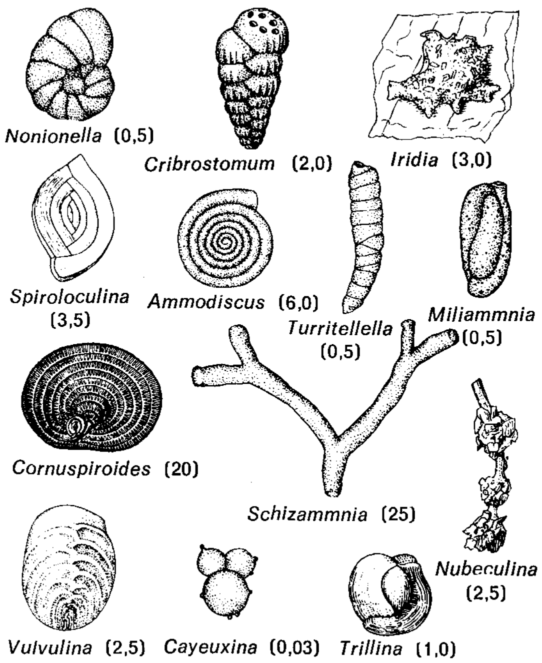

Nonionella (0,5)
Cribrostomum (2,0)
Iridia (3,0)
Spiroloculina (3,5)
Ammodiscus (6,0)
Turritellella (0,5)
Miliammnia (0,5)
Cornuspiroides (20)
Schizammnia (25)
Nubeculina (2,5)
Vulvulina (2,5)
Cayeuxina (0,03)
Trillina (1,0)

Fig. 15-10 Conchas de FORAMINÍFEROS. Los números entre paréntesis indican el tamaño en milímetros. *(Según Galloway, A manual of Foraminifera.)*

15-10 Estructura

Euglena es un flagelado común, solitario y de vida libre, que contiene clorofila; puede cultivarse y estudiarse fácilmente en el laboratorio. Su cuerpo estrecho y alargado llega a tener 0,1 mm de longitud (fig. 15-11), es de forma constante, con el **extremo anterior** romo que, generalmente, se dirige hacia adelante; el **extremo posterior** es puntiagudo. La forma de cuerpo se conserva debido a una delgada membrana flexible o **película,** que posee estrías o engrosamientos paralelos dispuestos en espiral. Dentro poseen una capa delgada de **ectoplasma** claro que rodea a la masa principal de **endoplasma** granular. El extremo anterior posee un **citostoma** en forma de embudo (la boca de la célula) que conduce a un corto esófago tubular, la **citofaringe.** Por el citostoma sale un largo **flagelo;** está formado por un filamento rodeado por una delicada vaina y se origina en un **gránulo basal** (1 ó 2), el **blefaroplasto,** situado dentro del citoplasma anterior. Detrás de la citofaringe existe un **depósito** esférico permanente y cerca de éste una vacuola en la que descargan varias **vacuolas contráctiles** pequeñas. Los líquidos recogidos del citoplasma por las vacuolas pasan al depósito y de éste a la citofaringe. Cerca del depósito existe un **estigma** rojo (mancha ocular) que es sensible a la luz. El **núcleo,** redondo, está situado cerca del centro de la célula. *Euglena* tiene color verde debido a los **cloroplastos** (cromatóforos) que contienen clorofila, los cuales a menudo se amontonan en el citoplasma. Los **cuerpos paramiláceos** son otras inclusiones consistentes en un hidrato de carbono parecido al almidón.

15-11 Movimientos

El flagelo bate hacia atrás y hacia adelante para hacer avanzar a *Euglena* por el agua con un movimiento de rotación en espiral que permite al animal seguir una trayectoria recta (véase *Paramecium,* pár. 15-20). El animal también puede serpentear mediante movimientos en espiral del cuerpo celular. A veces realiza «movimientos euglenoides» semejantes a los de los gusanos, debidos a dilataciones locales y contracciones que se asemejan al peristaltismo del intestino de los vertebrados. *Euglena* reacciona positivamente a la luz, nadando hacia el foco de intensidad favorable; como las plantas verdes, se dirige a la luz, pero evita la luz directa del sol.

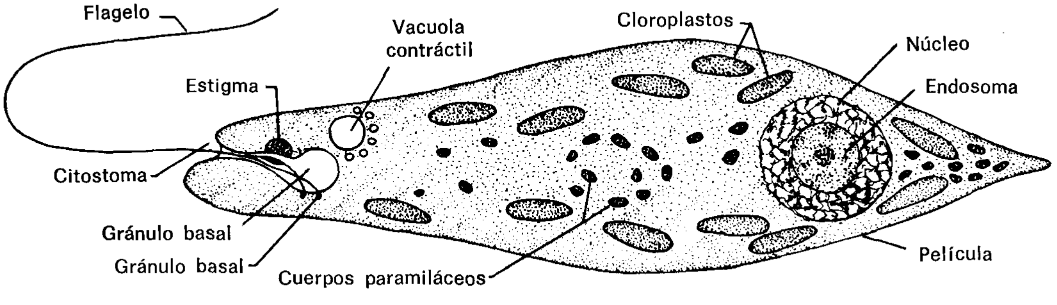

Flagelo
Vacuola contráctil
Cloroplastos
Núcleo
Estigma
Endosoma
Citostoma
Gránulo basal
Gránulo basal
Cuerpos paramiláceos
Película

Fig. 15-11 Estructura de *Euglena,* flagelado de vida libre (clase MASTIGÓFOROS).

15-12 Nutrición

Algunos flagelad
ños organismos q
y digeridos en la
ma, pero esta **n**
en *Euglena.* Ést
mediante la cual
mento dentro del
la fotosíntesis, cc
a la acción de la
Euglena también
que consiste en
tivas del agua d
substancias nutri
de euglenas y n
débil o en la ob

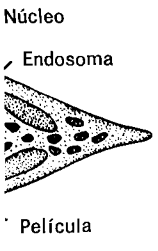
15-13 Reproduc

En los cultivos
cuentemente por
15-12). El núcle
luego los orgán
plasto, citofaring
can y el organis
mente. *Euglena* t
dad en las que e
la rodea. En tien
esto temporalmen

Fig. 15-12 *Euglena*
dinal. *(Modificado*

capa delgada de
nasa principal de
o anterior posee
udo (la boca de
) esófago tubular,
sale un largo **fla-**
ento rodeado por
n un **gránulo ba-**
ido dentro del ci-
citofaringe existe
y cerca de éste
n varias **vacuolas**
dos recogidos del
ıan al depósito y
del depósito exis-
ular) que es sen-
ndo, está situado
Euglena tiene co-
lastos (cromatófo-
s cuales a menu-
sma. Los **cuerpos**
es consistentes en
) al almidón.

acia adelante para
agua con un mo-
que permite al ani-
ta (véase *Parame-*
ambién puede ser-
n espiral del cuer-
vimientos euglenoi-
usanos, debidos a
nes que se aseme-
o de los vertebra-
nente a la luz, na-
d favorable; como
ı luz, pero evita la



15-12 Nutrición

Algunos flagelados de vida libre capturan pequeños organismos que son ingeridos por la citofaringe y digeridos en las vacuolas digestivas del citoplasma, pero esta **nutrición holozoica** es rara o falta en *Euglena.* Ésta utiliza una **nutrición holofítica** mediante la cual sintetiza cierta cantidad de alimento dentro del cuerpo. Ello se realiza mediante la fotosíntesis, como en las plantas verdes, gracias a la acción de la clorofila en presencia de la luz. *Euglena* también subsiste con **nutrición saprofítica,** que consiste en la absorción de substancias nutritivas del agua donde vive. En soluciones ricas en substancias nutritivas pueden conservarse cultivos de euglenas y multiplicarse rápidamente con luz débil o en la obscuridad.

15-13 Reproducción

En los cultivos activos, *Euglena* se reproduce frecuentemente por **bipartición** longitudinal (figura 15-12). El núcleo se divide en dos por mitosis; luego los orgánulos anteriores —flagelo, blefaroplasto, citofaringe, depósito y estigma— se duplican y el organismo se divide en dos longitudinalmente. *Euglena* también presenta fases de inactividad en las que está inmóvil y secreta un quiste que la rodea. En tiempo cálido, *E. gracilis* puede hacer esto temporalmente como medio de protección, sin experimentar ningún cambio mientras permanece enquistada. *Euglena* también puede perder el flagelo, enquistarse y entonces dividirse por bipartición longitudinal. Luego puede volver a dividirse longitudinalmente, formándose quistes que contienen 16 ó 32 pequeñas euglenas hijas. El enquistamiento es estimulado por la falta de alimento o por la presencia de clorofila (como en los cultivos iluminados intensamente).

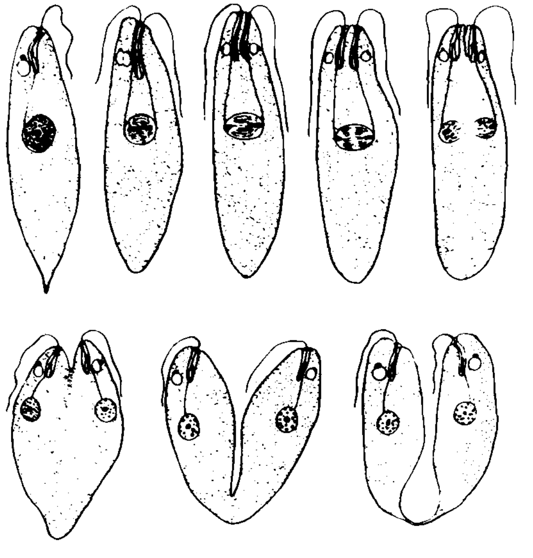


Fig. 15-12 *Euglena viridis.* **Fases de la bipartición longitudinal.** (*Modificado de Tannreuther,* 1923.)

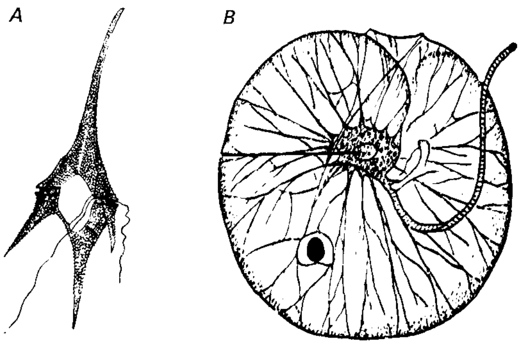


Fig. 15-13 Clase MASTIGÓFOROS. Dos flagelados marinos comunes. *A. Ceratium,* x 105. *B. Noctiluca,* x 27.

15-14 Otros Mastigóforos

Muchos miembros de la subclase FITOMASTIGOFÓREOS a la que pertenece el género Euglena, son de vida libre, están coloreados por cromatóforos y su nutrición es holofítica. Las especies del orden DINOFLAGELADOS son principalmente marinas y suelen poseer una especie de armadura celulósica formada por dos o numerosas placas (fig. 15-13). *Ceratium* y *Peridinium,* juntamente con las diatomeas, son miembros importantes del plancton microscópico, o «praderas oceánicas», del cual se alimentan las pequeñas larvas de los crustáceos y otros animales. Algunas veces ciertos dinoflagelados son excesivamente abundantes (20 a 40 millones por litro) a lo largo de las costas norteamericanas y provocan un agua roja en el mar durante el día y luminiscencia por la noche. Un «florecimiento» de *Gimnodinium brevis* en 1947, en la costa occidental de Florida, mató a miles de millones de peces y a algunas tortugas marinas por las toxinas que produjeron. *Gonyaulax catenella,* en la costa de California, constituye un alimento ordinario de los bivalvos, incluso de los mejillones *(Mytilus).* Proproduce una substancia inofensiva para los bivalvos, pero que determina «envenenamiento por mejillones» en el hombre si estos moluscos se co-

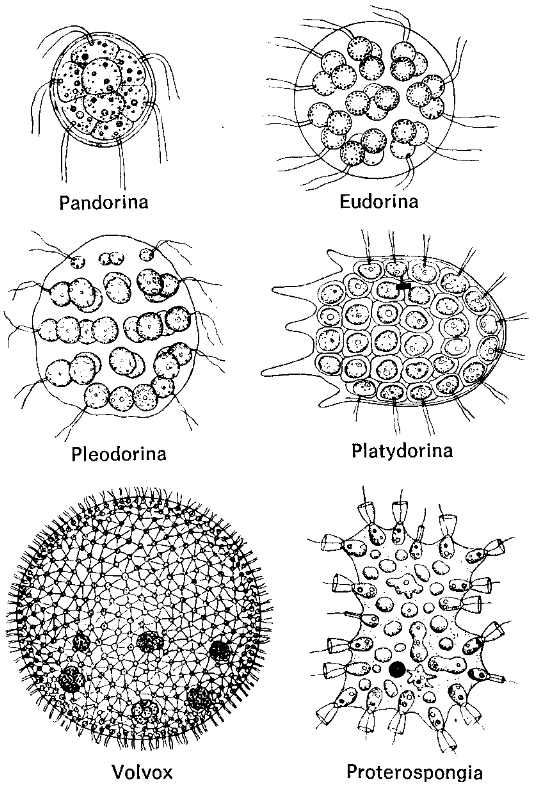


Fig. 15-14 Clase MASTIGÓFOROS. Flagelados coloniales. *(Según Hyman, The invertebrates.)*

men en verano, época en que se alimentan en gran parte de este protozoo. De 1689 a 1972 se han registrado unos 900 casos de enfermedad y unas 200 muertes en todas partes del mundo.

El orden VOLVÓCIDOS comprende varios flagelados verdes de agua dulce *(Pandorina, Pleodorina, Volvox,* etc.) que forman colonias flotantes (figura 15-14). *Volvox globator* es una esfera hueca (0,5 mm de diámetro), llena de gelatina acuosa. Dentro de la pared gelatinosa exterior hay de 8000 a 17 000 diminutas células (4 por 8 µm), cada una con su núcleo, vacuola contráctil, estigma rojo, cloroplasto verde y dos flagelos. Las células adyacentes están conectadas por filamentos protoplasmáticos que les dan continuidad fisiológica. Los flagelos se mueven conjuntamente para mover la colonia en el agua. A principios de primavera se desarrollan las primeras colonias a partir de zigotos formados en la estación precedente. Siguen varias generaciones asexuales. En cada colonia algunas células (gonidios) pierden los flagelos, aumentan de tamaño y se dividen formando masas vacías de pequeñas células dentro de la colonia materna. Ésta se desintegra y cada masa «embrionaria» se desarrolla asexualmente y forma una nueva colonia. Luego sigue una generación sexual. Unas 20 o 30 células no flageladas de una misma colonia aumentan de tamaño, convirtiéndose en **macrogametos** («células sexuales femeninas» u «óvulos»); un gran número de las demás se dividen repetidamente para formar paquetes planos de 128 o más **microgametos** alargados («células sexuales masculinas» o «espermatozoides».) Ambas clases de gametos pasan al líquido que hay dentro de la colonia, cada «óvulo» es penetrado por un «espermatozoide» y los dos se fusionan en un **zigoto.** Éste se enquista y pasa al agua cuando la colonia materna se desintegra. Permanece en estado latente hasta el año siguiente, y entonces sale del quiste para iniciar la formación de una colonia nueva por bipartición asexual.

Por tanto, la colonia de *Volvox* se parece algo a un animal pluricelular. Se compone de células de dos clases, de estructura y función diferentes. Las **células somáticas** de la pared de la colonia pueden sintetizar el alimento y cooperan en la natación, pero no pueden reproducirse y mueren como el cuerpo de un animal superior. Las **células germinativas** son incapaces de alimentarse, son de dos clases (sexos) distintas y sólo sirven para conservar la especie por reproducción sexual.

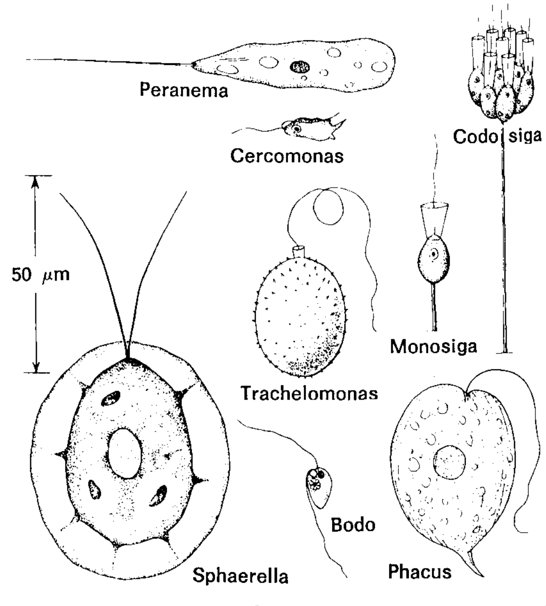


Fig. 15-15 Clase MASTIGÓFOROS. Flagelados representativos de agua dulce, de vida libre; todos aumentados aproximadamente a la misma escala.

La subclase
gelados que ca
tructura sencilla
libre son de nu
especies parásita
TOPLÁSTIDOS co
ra 15-15) y *Oik*
tarias comunes
orden COANOFLA
acuícolas como
otras formas ac
un flagelo rodea
citos de las esp

La mayoría
milia TRIPANOS
nas vive en el l
clepias y pasa
chinche *Oncope*
parásitos del tu
propagan por q
gura 15-16) com
ma de hoja, qu
tebrados, no fo
de un huésped
res de sangre.
salamandras, ra
las sanguijuelas.
mediante las pu
dinario no perj
otras especies
T. evansi produ
ticos, en el nor

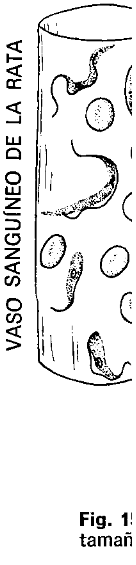
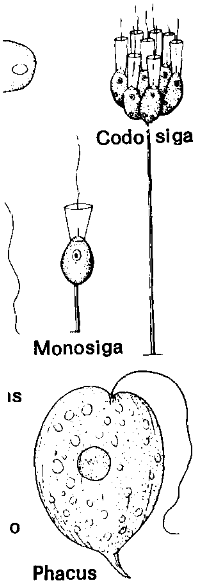


Fig. 1
tamañ

de la colonia ma-
masa «embriona-
forma una nueva
ción sexual. Unas
una misma colo-
rtiéndose en **ma-**
neninas» u «óvu-
nás se dividen re-
es planos de 128
(«células sexuales
».) Ambas clases
hay dentro de la
do por un «esper-
an en un **zigoto.**
cuando la colonia
e en estado laten-
ces sale del quiste
na colonia nueva

ox se parece algo
mpone de células
unción diferentes.
red de la colonia
cooperan en la na-
cirse y mueren co-
perior. Las **células**
limentarse, son de
o sirven para con-
ón sexual.


Codosiga
Monosiga
is
o
Phacus

**gelados representati-
s aumentados aproxi-**

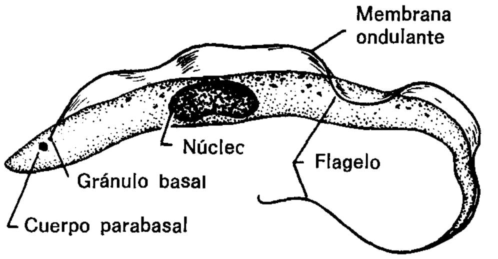

Membrana ondulante
Núclec
Flagelo
Gránulo basal
Cuerpo parabasal

Fig. 15-16 Clase MASTIGÓFOROS. Estructura de *Trypanosoma.* Muy aumentada.

La subclase ZOOMASTIGOFÓREOS comprende flagelados que carecen de cloroplastos y poseen estructura sencilla o complicada. Las formas de vida libre son de nutrición holozoica y las numerosas especies parásitas son saprozoicas. El orden CINETOPLÁSTIDOS comprende ambos tipos. *Bodo* (figura 15-15) y *Oikomonas* son pequeñas formas solitarias comunes en el agua dulce y en el suelo. El orden COANOFLAGÉLIDOS contiene flagelados dulceacuícolas como *Codosiga, Proterospongia* y algunas otras formas acuáticas coloniales que tienen todas un flagelo rodeado por un collar, como los coanocitos de las esponjas.

La mayoría o todos los componentes de la familia TRIPANOSOMÁTIDOS son parásitos. *Phytomonas* vive en el látex de las especies del género *Asclepias* y pasa de una planta a otra mediante la chinche *Oncopeltus. Crithidia* y *Herpetomonas* son parásitos del tubo digestivo de los insectos y se propagan por quistes. El género *Trypanosoma* (figura 15-16) comprende flagelados alargados en forma de hoja, que habitan en la sangre de los vertebrados, no forman quistes y son transportados de un huésped a otro por invertebrados chupadores de sangre. Las especies que parasitan peces, salamandras, ranas y reptiles son transmitidas por las sanguijuelas. *T. lewisi,* de la rata, se propaga mediante las pulgas de la rata (fig. 15-17) y de ordinario no perjudica a su huésped, pero muchas otras especies son productoras de enfermedades. *T. evansi* produce la surra de los animales domésticos, en el norte de África, Oriente Medio y en Oriente, y lo transmite *Tabanus.* En África, *T. brucei, T. congolense* y *T. vivax* se presentan en el antílope y otros mamíferos de caza. Cuando la mosca tsetsé *(Glossina)* los transmite al ganado doméstico producen la enfermedad letal llamada nagana (tripanosomiasis). Los animales nativos están inmunizados contra esta enfermedad. *T. gambiense* y *T. rhodesiense* son los agentes causantes de dos tipos de enfermedad del sueño en África[1], pero la enfermedad del sueño de Gambia da como resultado una muerte lenta, mientras que la de Rodesia mata en pocas semanas. Ambas son transmitidas por la mosca tsetsé, la de Gambia directamente de persona a persona y la de Rodesia a través de un tercer huésped: el antílope nativo. *H. cruzi* produce la enfermedad de Chagas en América Central y Meridional, siendo transmi-

---

[1] La encefalitis o «enfermedad del sueño», en los Estados Unidos, es producida por un virus.

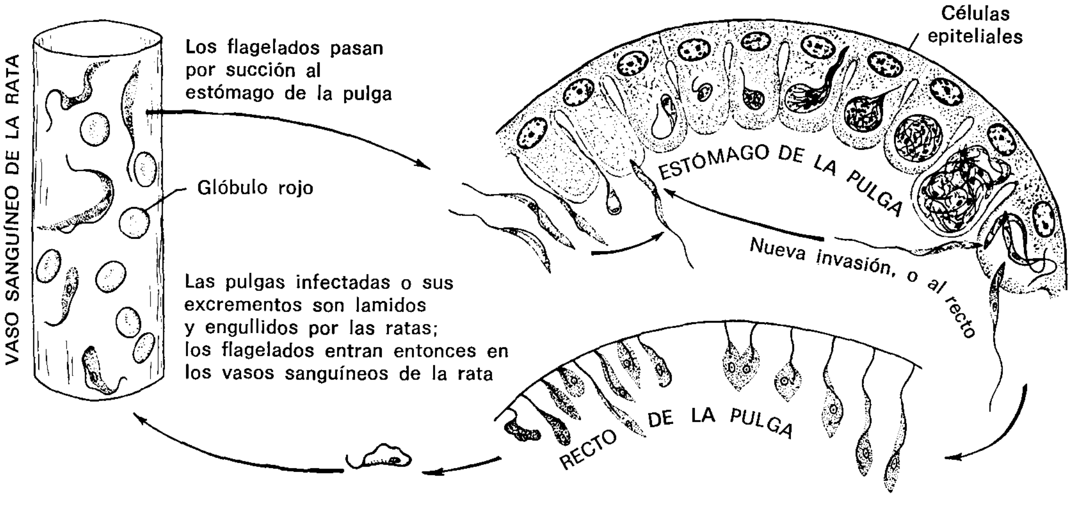

VASO SANGUÍNEO DE LA RATA
Los flagelados pasan por succión al estómago de la pulga
Glóbulo rojo
Las pulgas infectadas o sus excrementos son lamidos y engullidos por las ratas; los flagelados entran entonces en los vasos sanguíneos de la rata
Células epiteliales
ESTÓMAGO DE LA PULGA
Nueva invasión, o al recto
RECTO DE LA PULGA

Fig. 15-17 Clase MASTIGÓFOROS. Ciclo biológico del tripanosoma de la rata, *Trypanosoma lewisi;* tamaño natural, 25 μm de longitud. (*Adaptado de Minchin y Thompson,* 1915.)

tido por chinches *(Triatoma, Rhodnius)*. El parásito se halla en estos insectos, en una especie de ratas *(Neotoma)* y en otros mamíferos del sudoeste de los Estados Unidos, donde sólo se conoce un caso de ataque al hombre. Los flagelados del género *Leishmania* atacan las células endoteliales de los vasos sanguíneos del hombre. *L. donovani* produce el kala-azar y *L. tropica* la enfermedad de la piel llamada *botón de Oriente*; ambas se hallan en Asia, el Mediterráneo y en ciertas regiones de América del Sur. La especie próxima, *L. brasiliensis,* de México, América Central y Meridional, también produce una enfermedad de la piel y es más grave que la producida por *L. tropica.* La transmisión de *Leishmania* es variada; pueden transmitirla roedores, a través de moscas chupadoras de sangre *(Phlebotomus),* por contacto directo entre personas y por perros.

El orden HIPERMASTÍGIDOS comprende especies con numerosos flagelos y compleja estructura interna. Abundan en el tubo digestivo de una cucaracha *(Cryptocercus)* y aproximadamente en una cuarta parte de las especies de termes, donde constituyen un notable ejemplo de mutualismo (figura 15-18). Los termes (cap. 25) comen madera, pero muchos de ellos son incapaces de digerir la celulosa que ésta contiene. Los flagelados que reciben alojamiento y comida son capaces de digerir la celulosa para sí mismos y para sus huéspedes. Los termes esterilizados experimentalmente (exponiéndolos a una atmósfera de oxígeno o manteniéndolos a una temperatura de 36° C durante 24 horas, para matar a los flagelados) mueren de hambre a los diez o más días, aunque coman madera. En cambio, si se les vuelve a infectar con los flagelados, pueden utilizar de nuevo la madera y sobrevivir. Los flagelados forman pseudópodos para ingerir los fragmentos de madera del intestino del terme, digieren la celulosa y los productos solubles quedan a disposición de los termes para ser absorbidos. En los termes se hallan otros protozoos que no son simbióticos.

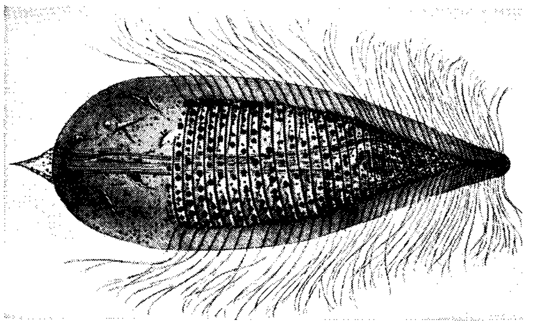


Fig. 15-18 Clase MASTIGÓFOROS. *Spirotrichonympha bispira,* un flagelado complicado que vive solamente en el tubo digestivo de los termes. [*Según Cleveland,* 1928.]

Clase Opalinos

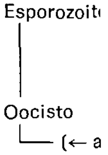
Los OPALINOS (*Opalina,* etc.) habitan principalmente en el intestino de ranas y sapos (fig. 15-1). Poseen de dos a cientos de núcleos, todos iguales, y no tienen citostoma; en la «reproducción sexual» sus gametos se funden permanentemente. Los opalinos se asemejan a los ciliados en que tienen numerosos orgánulos parecidos a cilios, dispuestos en hileras oblicuas sobre la superficie del cuerpo y en que tienen más de un núcleo. Se parecen a los flagelados en que tienen un plano de división similar en la reproducción asexual.

Subtipo Esporozoos[1]

Los ESPOROZOOS (Gr. *espora,* semilla + *zôon,* animal) son prácticamente todos parásitos. Su sencillo cuerpo celular es redondeado o alargado, con un núcleo y sin orgánulos locomotores excepto en los microgametos de los coccidios y del parásito productor de la malaria), ni vacuola contráctil. Algunos se mueven por cambios de forma del cuerpo. Absorben directamente el alimento del huésped (alimentación saprozoica); la respiración y la excreción se hacen por simple difusión. La mayor parte de los esporozoos tienen ciclos biológicos complejos en los que se alternan generaciones sexuales y asexuales. En la fase asexual se multiplican rápidamente por escisión múltiple o esquizogonia; la célula se convierte en plurinuclear mediante repetidas mitosis y luego el citoplasma se divide. Los **merozoitos** resultantes continúan extendiendo al esporozoo por el tejido huésped. Tras la fase de maduración, los merozoitos, mediante un proceso de gametogonia, producen **macrogametos** y **microgametos** sexuales; éstos se unen por pares de clase opuesta para formar **zigotos.** Los zigotos, en muchas especies, forman **esporozoitos** por **esporogonia** y en esta fase pasan de un huésped a otro. El ciclo típico de los coccidios es el siguiente:

---

[1] En un tiempo todos los ESPOROZOOS se clasificaban en una sola clase, pero ahora que se conocen mejor los ciclos biológicos de muchos de ellos, se comprueba que son tan diversos que es aconsejable crear dos subtipos y varias clases.



Posiblemente
rásitos más di
en diferentes
los mamíferos
del huésped, y
en los líquid
digestivo, en
y otros órgan
cidiosis en las
bres del gana
pebrina del g
de serias enf

Clase Telc

15-15 Subcla

Estos organis
los esporozoos
intracelulares
el cuerpo está
y en un **deu**
ejemplo comú
sícula semina
minuta **espora**
ocho **esporozo**
porozoito ent
cas todavía n
fozoito, que c
fozoitos se a
tocitos, cada
un **quiste.** A
ción; cada n
también el c
numerosos **ga**
igual. Un pa
de una célul
mando un **zi**
tente pero del
todavía está
se divide suc
cada uno de
citoplasma pa

losa y los produc-
n de los termes pa-
ıes se hallan otros
os.

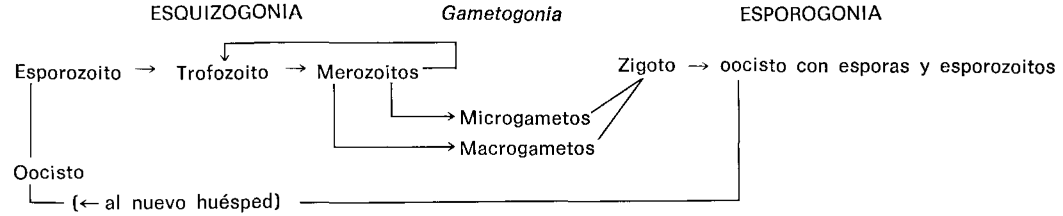
Clase Opalinos

habitan principal-
y sapos (fig. 15-1).
leos, todos iguales,
producción sexual»
ntemente. Los opa-
en que tienen nu-
ilios, dispuestos en
cie del cuerpo y en
Se parecen a los
ano de división si-
ıal.

ipo Esporozoos [1]

emilla + *zôon,* ani-
ırásitos. Su sencillo
alargado, con un
ores excepto en los
y del parásito pro-
la contráctil. Algu-
forma del cuerpo.
nento del huésped
espiración y la ex-
difusión. La mayor
n ciclos biológicos
an generaciones se-
asexual se multipli-
últiple o esquizogo-
urinuclear mediante
toplasma se divide.
tinúan extendiendo
ésped. Tras la fase
, mediante un pro-
n **macrogametos** y
se unen por pares
igotos. Los zigotos,
sporozoitos por **es-**
n de un huésped a
dios es el siguiente:

ozoos se clasificaban
se conocen mejor los
os, se comprueba que
le crear dos subtipos



Posiblemente los Esporozoos son los animales parásitos más difundidos. Se hallan diversas especies en diferentes animales, desde los protozoos hasta los mamíferos. Algunos viven dentro de las células del huésped, y otros en las cavidades del cuerpo o en los líquidos del cuerpo. Habitan en el tubo digestivo, en los músculos, la sangre, los riñones y otros órganos. La malaria en el hombre, la coccidiosis en las gallinas y en los conejos, ciertas fiebres del ganado vacuno y la enfermedad llamada pebrina del gusano de seda constituyen ejemplos de serias enfermedades causadas por esporozoos.

Clase Telospóreos (Gregarinas, Coccidios y Hemosporoínos)

15-15 Subclase Gregarinas

Estos organismos, entre los cuales se encuentran los esporozoos más grandes, son parásitos extra o intracelulares de los invertebrados. Normalmente, el cuerpo está dividido en un **protomerito** anterior y en un **deuteromerito** posterior (fig. 15-19). Un ejemplo común es *Monocystis,* que vive en la vesícula seminal de las lombrices de tierra. La diminuta **espora** es una caja fusiforme que contiene ocho **esporozoitos.** Al salir de la espora, cada esporozoito entra en una masa de células espermáticas todavía no maduras y se transforma en un **trofozoito,** que consume las células. Entonces los trofozoitos se agrupan por parejas, formando **gametocitos,** cada uno de los cuales queda encerrado en un **quiste.** A continuación se produce la esporulación; cada núcleo se divide varias veces y luego también el citoplasma, de manera que resultan numerosos **gametos** de tamaño aproximadamente igual. Un par de gametos, cada uno procedente de una célula progenitora distinta, se unen formando un **zigoto;** éste secreta una cápsula resistente pero delgada, el **oocisto,** que le rodea cuando todavía está dentro del quiste. El núcleo zigótico se divide sucesivamente en 2, 4 y 8 núcleos hijos, cada uno de los cuales se combina con parte del citoplasma para formar un esporozoito. Se desconoce el medio de transmisión de las esporas de un gusano a otro.

15-16 Subclase Coccidios

Estos parásitos viven en las células epiteliales de muchos vertebrados, algunos miriápodos y otros pocos invertebrados. Se hallan principalmente en el epitelio que tapiza por dentro el intestino, pero también en los conductos biliares, los riñones, los testículos, los vasos sanguíneos y el celoma. En su ciclo biológico alterna la esquizogonia, la gametogonia y la esporogonia, y algunas especies cambian de huésped. Los coccidios producen una enfermedad llamada coccidiosis, que puede ser grave e incluso mortal. Las especies de importancia económica atacadas son las aves de corral, los mamíferos domésticos y numerosas clases de animales salvajes. *Eimeria stiedae* (fig. 15-20) es común tanto en los conejos salvajes como en los domésticos. Cuando es ingerido alimento que contiene oocistos, los jugos digestivos del huésped disuelven los quistes y quedan libres los esporozoitos. Éstos entran en las células epiteliales de los conductos biliares y aumentan de tamaño, transformándose en trofozoitos que experimentan una rápida esquizogonia para producir numerosos merozoitos. Estos, a su vez, invaden otras células para repetir el ciclo. La consecuencia puede ser una considerable destruc-

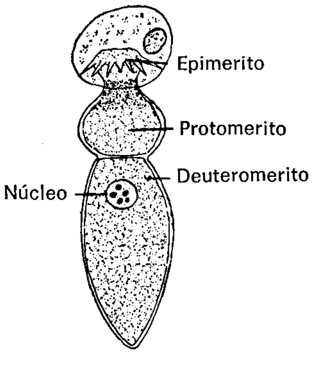


Fig. 15-19 Clase TELOSPÓREOS. Una gregarina de un gusano de la harina. Muy aumentada. *(De Hyman.)*

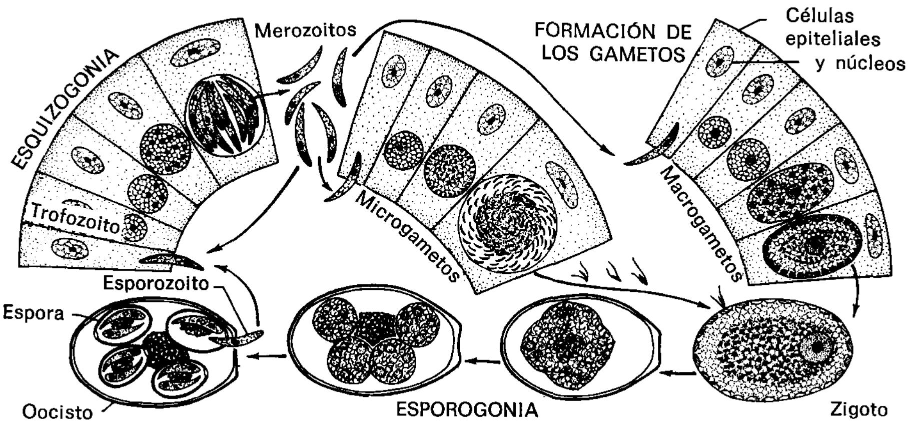


Fig. 15-20 Clase TELOSPÓREOS. Ciclo biológico de *Eimeria stiedae*, coccidio del hígado del conejo. (*Adaptado de Wasielewski*, 1924.)

ción de tejido epitelial en los conductos biliares y en el hígado, con el consiguiente perjuicio para el huésped. Luego, algunos merozoitos se desarrollan en gametocitos, también dentro de las células epiteliales; algunos se convierten en grandes macrogametos y otros se dividen para producir numerosos microgametos. La unión de un macrogameto con un microgameto forma un zigoto que secreta una cubierta elíptica y se convierte en un oocisto. En esta fase el coccidio sale del conejo con las heces. Posteriormente el zigoto se divide en cuatro esporas, cada una formada por dos esporozoitos, que constituyen la fase que infecta a nuevos huéspedes. En el conejo doméstico este parásito causa a menudo graves epidemias que matan a muchos individuos, especialmente jóvenes. La práctica corriente de criar a los conejos en jaulas separadas, de conservar su alimento apartado del suelo y de limpiar frecuentemente las jaulas es esencial para mantener a un nivel bajo las pérdidas por coccidiosis.

Desde el punto de vista médico, *Toxoplasma* es el género más importante del suborden EIMERIÍNOS. Estos organismos residen en las células de los tejidos de muchas aves y mamíferos y atacan a toda una variedad de tejidos del hombre, provocando la **toxoplasmosis;** en el hombre, la gravedad de la enfermedad varía según los tejidos afectados. Se cree que es elevada la incidencia de esta infección en el hombre.

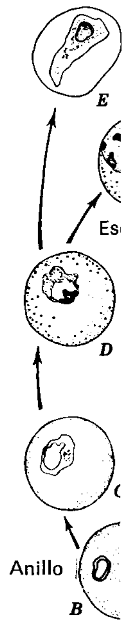
15-17 Suborden Hemosporiínos

Estos TELOSPÓREOS son parásitos de las células sanguíneas y de los tejidos de los vertebrados; forman esporas no resistentes y los transmiten artrópodos chupadores de sangre, que son huéspedes intermediarios. El ejemplo más conocido es el *Plasmodium*, que causa la malaria (fig. 15-21). Esta enfermedad, una plaga que aflige al hombre desde los tiempos más antiguos, ha producido numerosas muertes, especialmente en las regiones tropicales y subtropicales. Posiblemente es la más importante de todas las enfermedades. El parásito es transmitido al hombre por las hembras de ciertas especies de mosquitos del género *Anopheles* (figura 25-40). Cuando las piezas bucales del mosquito atraviesan la piel para obtener sangre, los esporozoitos infectantes pasan de las glándulas salivales a la herida. Penetran en las células del parénquima del hígado y se multiplican. Entonces la infección se extiende a los glóbulos rojos, donde se desarrollan los **trofozoitos** ameboides. Cada trofozoito existente en un glóbulo rojo se transforma en un esquizonte que, por escisión múltiple (esquizogonia), se divide en 6 a 26 **merozoitos** hijos, según la especie. Por rotura del glóbulo éstos se esparcen por el plasma sanguíneo, invaden otros glóbulos rojos y se inicia de nuevo el ciclo. Después de unos diez días los parásitos son tan numerosos que el shock producido por su liberación casi simultánea produce tiritamiento, seguido de una elevada fiebre en respuesta a las toxinas de los parásitos liberados. El ciclo del tiritamiento y fiebre depende de la especie a que pertenece el parásito: cada 48 horas en la benigna malaria terciana producida por *P. vivax*; cada 72 horas en la malaria cuartana (cuarto día) producida por *P. malariae*. En la malaria estivo-otoñal (terciana maligna) causada por *P. falciparum*, no existe ciclo o es irregular. *P. ovale*, con un ciclo de 48 horas, pro-

---

duce una infec
15 días.

Después de
merozoitos se
experimentan n
la sangre pasar
de *Anopheles,*
convierte en un
culino se divid
tes a espermato
to se fusionan
forma en un **o**
la pared del in
brana que rode
be alimentos d
convierte en un
puede contener
días el conteni
rogonia) en mil
quistes revient



ESQUIZOGO

Fig. 1
el pa
zoitos
reticu
zogor
ducié
quito
enqui
asexu
livale

duce una infección benigna que termina en unos 15 días.

Después de un período de esquizogonia algunos merozoitos se convierten en **gametocitos,** pero no experimentan nuevos cambios en el hombre. Si con la sangre pasan al tubo digestivo de una hembra de *Anopheles,* el gametocito femenino pronto se convierte en un **macrogameto** y el **gametocito** masculino se divide en 6 a 8 **microgametos** semejantes a espermatozoides. Dos gametos de sexo opuesto se fusionan y forman un zigoto. Este se transforma en un **oocineto** vermiforme que penetra en la pared del intestino y queda dentro de la membrana que rodea el tubo digestivo. Entonces absorbe alimentos del insecto, aumenta de tamaño y se convierte en un **oocisto** redondeado. Cada mosquito puede contener de 50 a 500 oocistos. En 6 ó 7 días el contenido de cada quiste se divide (esporogonia) en millares de esporozoitos alargados. Los quistes revientan, los esporozoitos emigran a través de las cavidades del cuerpo y muchos entran en las glándulas salivales en espera de penetrar en el hombre. El ciclo sexual del mosquito requiere de 7 a 21 días para que el insecto sea infeccioso.

Los síntomas agudos de la malaria suelen persistir en el hombre durante algunos días o semanas, y luego suelen disminuir porque el cuerpo desarrolla **inmunidad** a la enfermedad, pero pueden presentarse rebrotes a intervalos irregulares. Según los casos, la infección puede desaparecer con el tiempo, puede prolongarse y perjudicar a otros órganos o puede dar lugar a la muerte. Los enfermos de malaria son tratados con cloroquina. Las personas sanas que viven en regiones donde hay malaria es frecuente que tomen pequeñas dosis de pirimetamina o cloroquina como medida profiláctica. La eliminación de la malaria de una región requiere: 1) el tratamiento de los enfermos; 2) la protección de las viviendas de manera apropiada, para impedir la entrada de los mosquitos, y 3) la desecación,

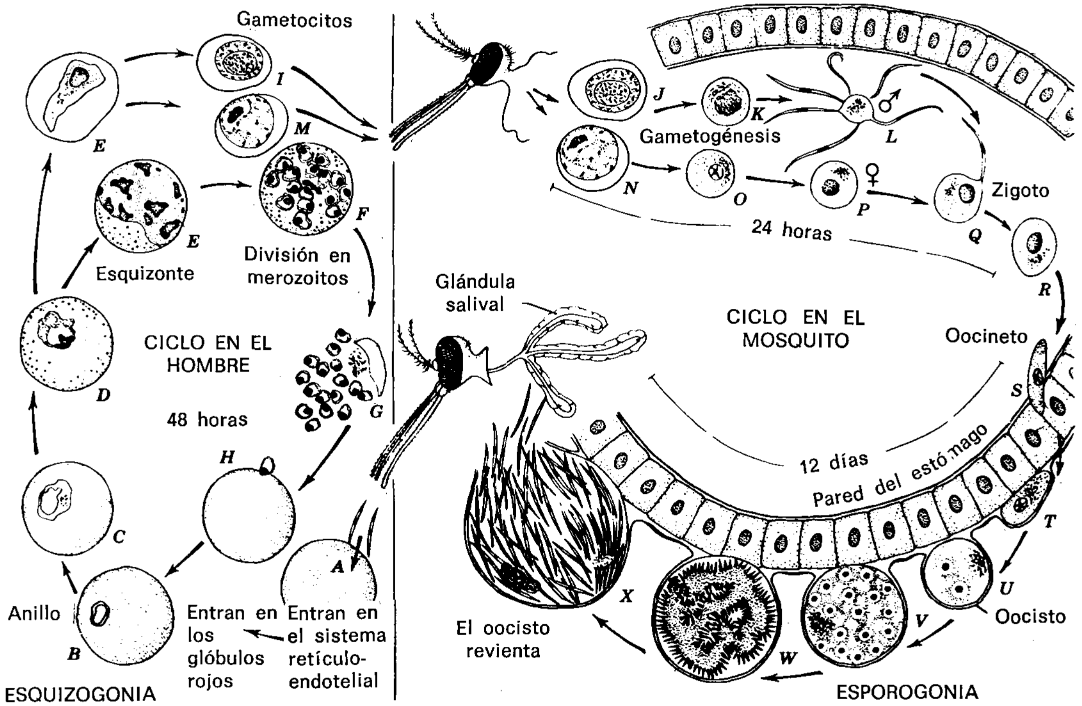

Gametocitos
I
M
E
E
F
Esquizonte
División en merozoitos
CICLO EN EL HOMBRE
48 horas
G
D
H
C
A
Anillo
B
Entran en los glóbulos rojos
Entran en el sistema retículo-endotelial
ESQUIZOGONIA
Glándula salival
J
K
Gametogénesis
♂
L
N
O
P
♀
Zigoto
Q
24 horas
R
CICLO EN EL MOSQUITO
Oocineto
S
12 días
Pared del estómago
T
U
Oocisto
V
W
X
El oocisto revienta
ESPOROGONIA

Fig. 15-21 Clase TELOSPÓREOS. Suborden HEMOSPORIINOS. Ciclo biológico de *Plasmodium vivax,* el parásito que produce la malaria terciana en el hombre y en el mosquito *Anopheles.* Los esporozoitos inyectados durante la picadura del mosquito invaden las células parenquimáticas (sistema reticuloendotelial) del hígado (no representado en la figura) y se multiplican asexualmente (esquizogonia); entonces los parásitos resultantes *(A)* penetran en los glóbulos rojos y continúan reproduciéndose *(B-H).* Más adelante se producen los gametocitos *(I, M);* si son ingeridos por un mosquito al picar, se transforman en gametos en el estómago del insecto *(J-L, N-P).* Los zigotos se enquistan externamente en la pared del intestino y forman grandes oocistos. Por multiplicación asexual (esporogonia; *U-W*) se producen muchos esporozoitos *(X)* que invaden las glándulas salivales.

el recubrimiento del agua con capas de aceite o el envenenamiento de la misma para eliminar los mosquitos matando sus larvas. El DDT y otros insecticidas modernos son muy eficaces para matar a los mosquitos adultos gracias al residuo tóxico que dejan en los techos y paredes donde éstos descansan. Se echan gambusias *(Gambusia affinis)* al agua para que se coman las larvas y pupas de mosquito.

En los mamíferos, aves y reptiles se presentan otras especies de *Plasmodium*; algunos de los que parasitan a los primates se parecen mucho a los del hombre.

15-18 Otros Esporozoos

El subtipo Cnidosporidios está constituido por esporozoos que, en gran parte, son parásitos de los peces (Mixosporidios) o de los artrópodos (Microsporidios). Los mixosporidios se encuentran a menudo en las cavidades de los órganos internos, pero los microsporidios son parásitos intracelulares. Los parásitos microsporidios del género *Nosema* tienen una considerable importancia económica y son responsables de enfermedades graves entre las abejas melíferas y los gusanos de seda.

Los Piroplásmeos comprenden un grupo de pequeños parásitos que normalmente se incluyen entre los Esporozoos. *Babesia bigemina,* un diminuto parásito de los glóbulos rojos del ganado vacuno, produce la fiebre de Texas. El huésped intermediario es la garrapata *Boöphilus annulatus* (fig. 23-10*A*). Tras las fases asexuales en el ganado, los merozoitos son absorbidos por las garrapatas al alimentarse. Las fases sexuales tienen lugar en el intestino ciego de la garrapata, y los zigotos penetran en los ovarios y en los óvulos. Más adelante se multiplican en las glándulas salivales en desarrollo del embrión de la garrapata. Cuando éste eclosiona y se alimenta de un bovino, los esporozoitos son inyectados en el nuevo huésped. Se consigue controlar esta enfermedad, que antes hacía estragos en los rebaños de muchos de los estados del sur de los Estados Unidos, bañando al ganado para limpiarlo de garrapatas y cambiándolo de lugar para que no tenga ocasión de adquirir nuevas garrapatas infectadas.

Subtipo Cilióforos

Clase Ciliados (Ciliados o «Infusorios»)

Los Ciliados (Latin *cilium,* párpado) poseen cilios durante parte de su vida, que les sirven para

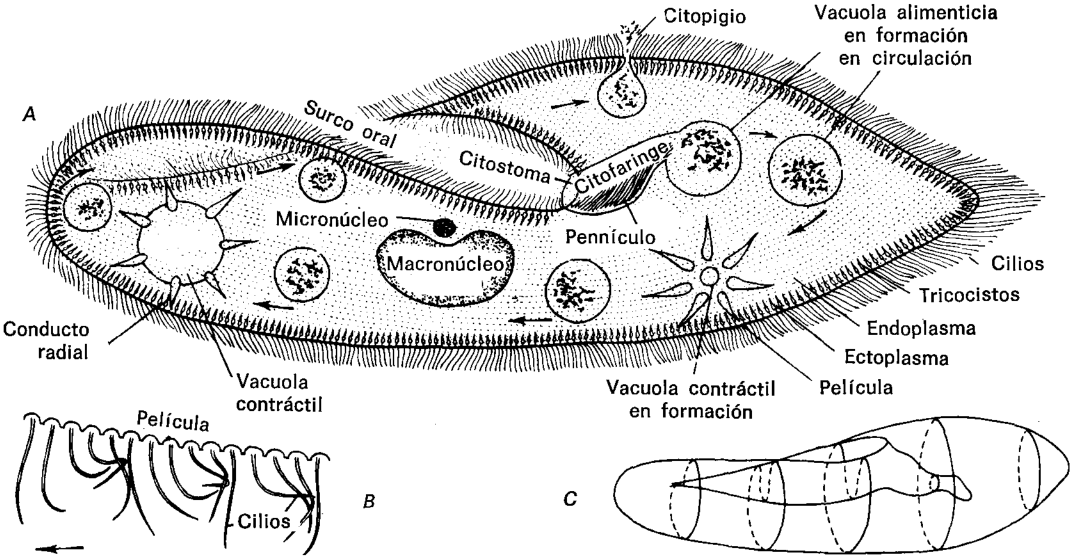


Fig. 15-22 Estructura de *Paramecium caudatum*, ciliado de agua dulce (clase CILIADOS.) *A.* El animal entero. Las líneas de puntos indican las hileras de cilios existentes en su superficie. Las flechas muestran el camino de las vacuolas alimenticias por el endoplasma. *B.* Esquema, aumentado, de algunos cilios, donde se ve cómo se mueven, según ondas coordinadas que impelen al paramecio hacia adelante (a la izquierda). *C.* Contorno de la forma del cuerpo (secciones transversales) en distintas posiciones a lo largo del mismo.

la locomoción y
todos existe, baj
complejo de fibri
para el funciona
ficie. Cada especi
terística y suele
más de uno) que
uno o varios pe
para la reproduc
zoos más especia
nulos para realiz
Esto tiene por c
bajo entre las di
loga a la que exi
pluricelular. En
a los animales d
yen el grupo m
pecies, y abunda
Muchos son de
les o parásitos
son fijos. Se emp
tales debido a s
a la facilidad co
plo, *Tetrahymen*
mente (esto es, e
nismo vivo) y h
tigación bioquím

Paramecium (
en las aguas du
en putrefacción.
pidamente en u
poco de paja o
Sus 3 especies c
tura. *P. aurelia*
y *P. caudatum*
siguiente se refi

15-19 Estructu

El cuerpo celul
anterior, más a
en el **extremo**
recubierta por
o **película,** con
longitudinales
mechón caudal
tro de la pelíc
Amoeba) está
terna de dens
mayor y más g
ectoplasma co
mes, que alte

te se incluyen en-
mina, un diminu-
lel ganado vacuno,
huésped interme-
annulatus (fig. 23-
en el ganado, los
las garrapatas al
tienen lugar en el
los zigotos pene-
ılos. Más adelante
ılivales en desarro-
Cuando éste eclo-
o, los esporozoitos
ésped. Se consigue
antes hacía estra-
de los estados del
ıdo al ganado para
biándolo de lugar
ıdquirir nuevas ga-

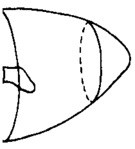
ıbtipo Cilióforos

o «Infusorios»)

árpado) poseen ci-
que les sirven para

ɜnticia
ión
ción

Cilios
icocistos
sma
a



A. El ani-
ırficie. Las
na, aumen-
impelen al
s transver-

la locomoción y para la captura de alimento. En todos existe, bajo la película externa, un sistema complejo de fibrillas y gránulos basales necesarios para el funcionamiento de los cilios de la superficie. Cada especie es de forma constante y característica y suelen tener un gran macronúcleo (o más de uno) que rige las funciones vegetativas y uno o varios pequeños micronúcleos importantes para la reproducción. Los ciliados son los PROTOZOOS más especializados, pues poseen varios orgánulos para realizar las distintas funciones vitales. Esto tiene por consecuencia una división del trabajo entre las distintas partes del organismo, análoga a la que existe entre los sistemas de un animal pluricelular. En conjunto, son los más parecidos a los animales de todos los PROTOZOOS. Constituyen el grupo más grande, con cerca de 6000 especies, y abundan en las aguas dulces y saladas. Muchos son de vida libre, algunos son comensales o parásitos de otros animales, y unos pocos son fijos. Se emplean mucho en trabajos experimentales debido a su tamaño relativamente grande y a la facilidad con que pueden cultivarse. Por ejemplo, *Tetrahymena* puede incluso crecer axénicamente (esto es, en ausencia de cualquier otro organismo vivo) y ha sido objeto de una extensa investigación bioquímica.

Paramecium (fig. 15-22) es un ciliado común en las aguas dulces que contienen restos vegetales en putrefacción. En el laboratorio se multiplica rápidamente en una infusión preparada hirviendo un poco de paja o algunos granos de trigo en agua. Sus 3 especies difieren en tamaño, forma y estructura. *P. aurelia* tiene de 0,1 a 0,2 mm de longitud y *P. caudatum* de 0,15 a 0,3 mm. La descripción siguiente se refiere a *P. caudatum.*

15-19 Estructura

El cuerpo celular es alargado, romo en su **extremo anterior,** más ancho por detrás del centro y cónico en el **extremo posterior.** La superficie externa está recubierta por una membrana elástica diferenciada, o **película,** con finos **cilios** dispuestos en hileras longitudinales y de longitud uniforme, excepto un **mechón caudal** posterior de cilios más largos. Dentro de la película, el contenido celular (como en *Amoeba*) está formado por una delgada capa externa de denso **ectoplasma** que rodea a la masa mayor y más granulosa de **endoplasma** líquido. El ectoplasma contiene numerosos **tricocistos** fusiformes, que alternan entre las bases de los cilios y pueden descargar largos filamentos útiles para la fijación o la defensa. Desde el extremo anterior, diagonalmente hacia atrás, se extiende un surco poco profundo, el **surco oral,** que llega hasta la mitad de la **superficie oral** o inferior y que tiene el **citostoma** (boca celular) en su extremo posterior. El citostoma se abre en un corto conducto tubular o **citofaringe,** que termina en el endoplasma. En la citofaringe los cilios se hallan fusionados para formar dos densas bandas longitudinales (el penníciulo). En un lado, inmediatamente detrás de la citofaringe, se halla el ano de la célula o **citopigio** o **citoprocto** sólo visible cuando salen partículas por él. En el endoplasma se encuentran las **vacuolas digestivas,** de varios tamaños, que contienen materiales en digestión, y hacia cada extremo del cuerpo celular hay una gran **vacuola contráctil** clara (vacuola para la expulsión del agua). El pequeño **micronúcleo** redondeado está rodeado parcialmente por un gran **macronúcleo.** *P. aurelia* tiene dos micronúcleos.

Paramecium y otros ciliados semejantes poseen un sistema complejo de orgánulos asociados con la película y los cilios. Los cilios brotan individualmente o en grupos de unas depresiones en forma de copas que están circundadas por zonas hinchadas de película denominadas **alvéolos.** Bajo los alvéolos, y alternando con ellos, se encuentran los tricocistos, que, en *Paramecium,* pueden descargarse para la defensa (fig. 15-23). También, cada cilio comunica por debajo de la capa alveolar con un gránulo basal o **cinetosoma.** Todos los cinetosomas de una fila se comunican entre sí a través de unas fibrillas longitudinales denominadas **cinetodesmas.** Un fila de cinetosomas y los cinetodesmas que los unen constituyen una **cinetia.** Parece que este sistema es común a todos los ciliados, incluso a aquéllos que carecen de cilios durante alguna fase de su ciclo biológico. Algunos creen que este sistema está destinado a coordinar la acción de los cilios, pero esto no se ha demostrado de modo convincente. En ciliados como *Stentor* y *Vorticella* aparecen unas fibrillas contráctiles (mionemas) que no se encuentran en *Paramecium.*

15-20 Locomoción

Los cilios se mueven hacia atrás para determinar la progresión del paramecio hacia adelante en el agua, y, cuando baten oblicuamente, el animal experimenta un movimiento de rotación sobre su eje longitudinal. Los cilios del surco oral baten

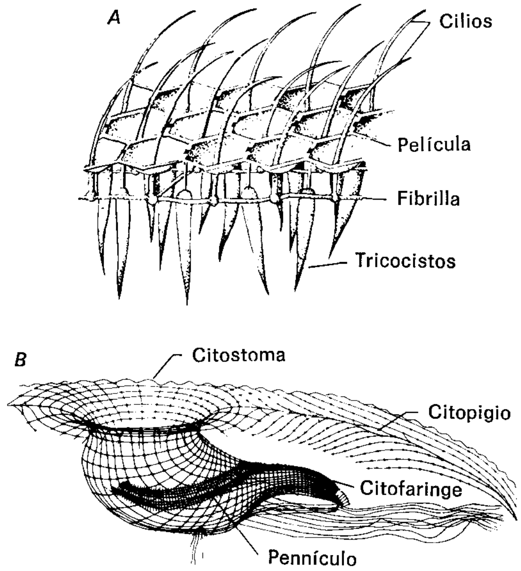


Fig. 15-23 *Paramecium multimicronucleatum. A.* Estructura de la película y orgánulos asociados. *B.* El sistema fibrilar en una porción del cuerpo celular. (*Según Lund,* 1935.)

más vigorosamente que los otros, de manera que el extremo anterior se desvía en dirección aboral. El efecto combinado es un movimiento hacia adelante de trayectoria espiral que, visto desde detrás, aparenta un balanceo de campana (fig. 15-24). De esta manera el animal, asimétrico, puede avanzar en línea recta. Para nadar hacia atrás se invierte el movimiento de los cilios, lo mismo que el sentido de la rotación. Si, al avanzar, el paramecio se encuentra con un estímulo químico desfavorable, verifica una **fugilreacción** (fig. 15-25): el movimiento de los cilios se invierte, el animal se mueve hacia atrás en una corta distancia y luego gira según una trayectoria cónica desviando el extremo anterior en dirección aboral, mientras que el extremo posterior actúa como pivote. Entre tanto, los cilios del surco oral toman «muestras» del agua que hay delante; cuando ésta ya no contiene el estímulo indeseable, el animal vuelve a avanzar. La reacción es semejante cuando se encuentra un objeto sólido: retrocede, gira y avanza de nuevo, repitiendo la operación si es necesario, hasta que halla paso libre.

15-21 Alimentación y digestión

Paramecium se alimenta de bacterias, pequeños protozoos, algas y levaduras. El constante batir de los cilios del surco oral produce una corriente de agua hacia el citostoma, en la cual hay partículas alimenticias, y los movimientos del penníc ulo reúnen el alimento en el extremo posterior de la citofaringe, dentro de una vacuola acuosa. La vacuola alcanza un cierto tamaño, se contrae y empieza a desplazarse por el citoplasma, convertida en **vacuola digestiva;** a continuación se inicia la formación de otra vacuola en su lugar. Debido a corrientes endoplasmáticas (ciclosis), las vacuolas se desplazan según un camino definido, primero hacia atrás, luego hacia adelante y en sentido aboral, y de nuevo hacia atrás hasta cerca del surco oral. Al principio el contenido de las vacuolas es ácido, pero gradualmente se convierte en alcalino, como se demuestra con el empleo del rojo congo y de otros colorantes indicadores. Como en *Amoeba,* el alimento es digerido por la acción de enzimas secretados por el endoplasma. Este proceso continúa hasta que los materiales digeridos son absorbidos por el protoplasma circundante, y son almacenados o empleados para la actividad vital y el crecimiento. Las vacuolas van disminuyendo progresivamente de tamaño y los residuos indigeribles son expulsados por el ano celular.

P. caudatum vive y se multiplica en una suspensión de extracto de hígado, levadura muerta y tejido de riñón, libre de bacterias, que le suministran los materiales orgánicos necesarios. *P. aurelia* requiere ciertas sales y bacterias, pero ciertas cepas pueden crecer axénicamente. *P. bursaria,* que contiene algas verdes esféricas (zooclorelas) en su endoplasma, se multiplica en una solución salina simplemente, si se le mantiene a la luz. Ello constituye un caso de mutualismo, en que dos organismos son interdependientes. El anhídrido carbónico producido por el protozoo en su respiración sirve al alga, que posee clorofila, para sintetizar substancias orgánicas y producir oxígeno, ambos necesarios para el paramecio.

15-22 Respiración y excreción

Como en *Amoeba,* la respiración de *Paramecium* corresponde a la respiración interna de las células de los animales pluricelulares. El oxígeno disuelto en el agua circundante difunde a través de la película y luego por todo el organismo; el anhídrido carbónico y las substancias orgánicas de desecho resultantes del metabolismo son probablemente excretadas por difusión en sentido contrario.

Las vacuolas contráctiles regulan el contenido

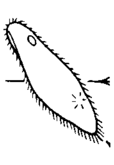


Fig. 1
que el
organi

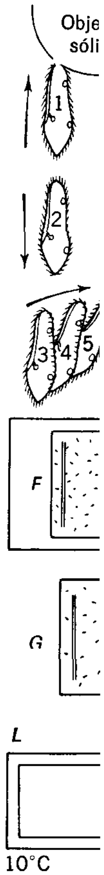


Fig. 1
ciones
cribe
reposo
los cil
tiva:
todaví
en el
acétic
y otro
débil).
el CO
TEMPE
Behavi

una corriente de
ıal hay partículas
lel penniculo reú-
ɔosterior de la ci-
acuosa. La vacuo-
:ontrae y empieza
convertida en **va-**
:e inicia la forma-
Debido a corrien-
s vacuolas se des-
lo, primero hacia
:n sentido aboral,
:ca del surco oral.
vacuolas es ácido,
en alcalino, como
l rojo congo y de
omo en *Amoeba,*
acción de enzimas
Este proceso conti-
geridos son absor-
dante, y son alma-
actividad vital y
van disminuyendo
os residuos indige-
ɔ celular.
iplica en una sus-
, levadura muerta
:erias, que le sumi-
; necesarios. *P. au-*
:terias, pero ciertas
ıente. *P. bursaria,*
cas (zooclorelas) en
n una solución sa-
tiene a la luz. Ello
mo, en que dos or-
. El anhídrido car-
ɔzoo en su respira-
orofila, para sinteti-
ɔducir oxígeno, am-
io.

n

ión de *Paramecium*
nterna de las célu-
ıres. El oxígeno di-
difunde a través de
l organismo; el an-
ancias orgánicas de
lismo son probable-
en sentido contra-

:gulan el contenido

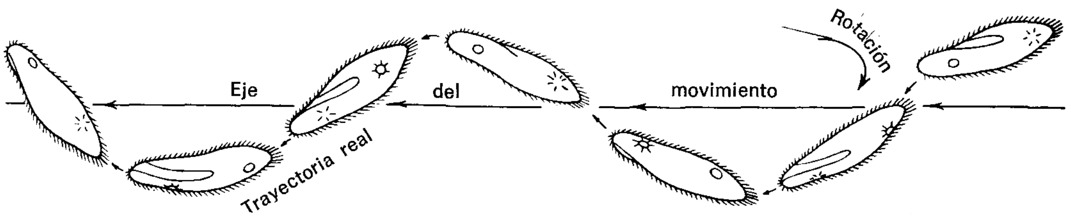


Fig. 15-24 *Paramecium:* **locomoción.** El animal nada según una trayectoria espiral, de manera que el cuerpo, asimétrico, progresa en línea recta. *(Adaptado de Jennings, Behavior of the lower organisms, Columbia University Press.)*

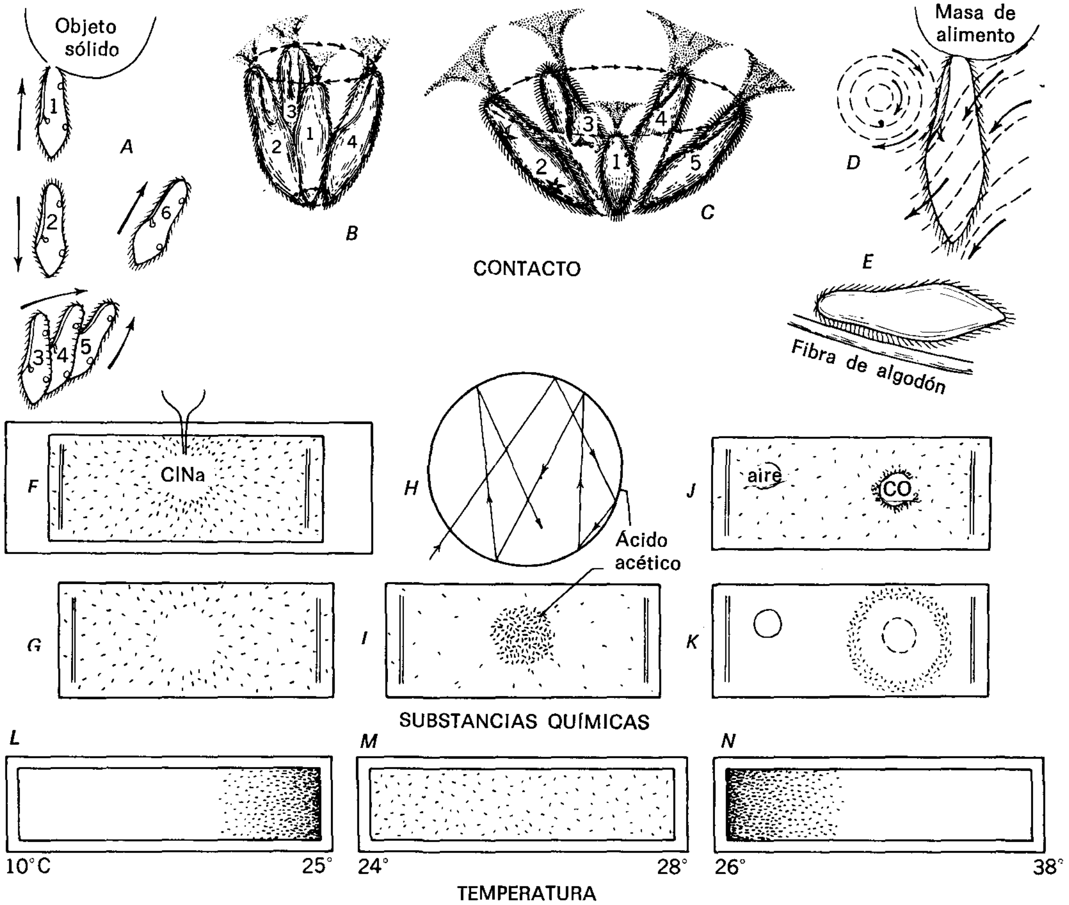


Fig. 15-25 Reacciones de *Paramecium.* CONTACTO. *A.* Reacción negativa o fugilreacción. Posiciones sucesivas (1-6) para evitar un cuerpo sólido. *B.* Reacción débil. El extremo anterior describe un pequeño círculo. *C.* Reacción fuerte, describe un amplio círculo. Reacción positiva: *D.* En reposo junto a una masa de alimento; las flechas indican las corrientes de agua producidas por los cilios. *E.* Descansando sobre una fibra de algodón. SUBSTANCIAS QUÍMICAS. Reacción negativa: *F. Gota de solución de* ClNa *al 0,5 % introducida en un cultivo de paramecios. G.* Una gota todavía vacía cuatro minutos más tarde. Reacción positiva: *H.* Curso seguido por un individuo en el interior de una gota de ácido. *I.* Los individuos se reúnen alrededor de una gota de ácido acético al 0,02 %. *J.* El cultivo dos minutos después de haber introducido una burbuja de aire y otro de anhídrido carbónico; los individuos se reúnen apretadamente alrededor del CO$_2$ (ácido débil). *K.* Veinte minutos después; los paramecios se separan formando un anillo, a medida que el CO$_2$ se difunde.
TEMPERATURA: *L, M, N.* Los paramecios evitan los extremos de calor y de frío. *(Según Jennings, Behavior of the lower organisms, Columbia University Press.)*

en agua del cuerpo y también pueden servir para la excreción de substancias nitrogenadas como urea y amoniaco. El líquido del citoplasma es recogido por una serie de 6 a 11 **conductos radiales** que convergen y descargan en cada vacuola. Los conductos son más patentes cuando se está formando la vacuola. Cuando ésta alcanza un cierto tamaño se contrae y descarga al exterior, probablemente mediante un poro. Las vacuolas descargan alternativamente, a intervalos de 10 a 20 segundos. Si el agua donde hay paramecios contiene partículas de carbón o carmín abundantes, el contenido descargado por las vacuolas será visible durante unos momentos dentro del líquido, en forma de una mancha clara, hasta que es dispersado por la acción de los cilios.

El ritmo de descarga de las vacuolas varía con la temperatura, es más intenso en un animal en reposo que en otro que nade y también es superior en agua que contenga pocas sales disueltas que en soluciones más concentradas. Puesto que el cuerpo de *Paramecium* contiene substancias disueltas, el agua tiende a entrar a través de la membrana, que funciona como una membrana semipermeable. La función de las vacuolas contráctiles consiste en regular dicha tendencia y mantener una concentración de agua óptima en el protoplasma, eliminando su exceso.

15-23 Comportamiento

Las respuestas de *Paramecium* a las diferentes clases de estímulos pueden estudiarse analizando sus reacciones y el modo cómo se agrupan o separan los inviduos en el cultivo. La respuesta es **positiva** si el animal se mueve hacia el estímulo y **negativa** cuando huye de él. El animal persiste en responder con una fugilreacción a un estímulo adverso hasta que escapa. Las tentativas se hacen por el sistema de **prueba y error.** La intensidad de la reacción puede diferir según la clase e intensidad del estímulo. Experimentalmente se comprueba que el extremo anterior del animal es más sensible que el resto.

Las respuestas al **contacto** son variadas; si se toca ligeramente el extremo anterior con una punta fina, se produce una fuerte fugilreacción como cuando un paramecio que está nadando choca con algún objeto sumergido, pero si se le toca en otro lugar es posible que no se produzca respuesta. Los individuos que se mueven lentamente responden a veces positivamente al contacto con un objeto, fijándose sobre él; puesto que los organismos que les sirven de alimento abundan cerca de las masas de algas y de los tallos de las plantas, estas respuestas son ventajosas y a menudo se concentran numerosos individuos sobre tales materiales. *Paramecium* busca una **temperatura** óptima, entre 24 y 28° C; en un gradiente de temperatura los animales se concentran en los lugares situados dentro de dichos límites (fig. 15-25). El aumento de calor estimula el movimiento rápido y las fugilreacciones, hasta que los animales escapan o mueren; en agua helada también tratan de escapar, pero pueden quedar ateridos y hundirse. La respuesta a la **gravedad** suele ser negativa, como se comprueba en los cultivos profundos en que muchos individuos se apelotonan inmediatamente debajo de la película superficial, con sus extremos anteriores dirigidos hacia arriba. En una **corriente de agua** suave los paramecios se alinean, de ordinario, en la dirección de la corriente, con sus extremos anteriores dirigidos hacia el origen de la corriente. Del mismo modo, en una **corriente eléctrica** continua los animales dirigen la parte anterior hacia el polo negativo (cátodo), del cual se dirige una corriente de electrones hacia el polo positivo (ánodo). Ante la mayor parte de las **substancias químicas,** la respuesta es negativa. Si se introduce una gota de solución débil de sal (0,5%) en una población de paramecios situada en un portaobjetos, los animales responden con fugilreacción y ninguno entra en la gota. En cambio, la respuesta a los ácidos es positiva incluso si la concentración es suficientemente fuerte para matarlos. Este último fenómeno probablemente se relaciona con el hecho de que, aunque los paramecios viven a menudo en aguas alcalinas, las concentraciones locales producen suficiente anhídrido carbónico para convertir en ácido el ambiente inmediato y éste es el ambiente a que están más adaptados. Se ha pensado que los tricocistos de *Paramecium* (fig. 15-26) y de otros ciliados son orgánulos de defensa contra los enemigos, pero incluso cuando se descargan, raramente salvan al animal de sus depredadores.

Aunque *Paramecium* se presenta casi universalmente en las aguas dulces, su medio de dispersión se desconoce. Se ha descrito que forma quistes, pero esta observación carece de confirmación general.

15-24 Reproducción

Paramecium se reproduce por bipartición y también experimenta varios tipos de reorganización

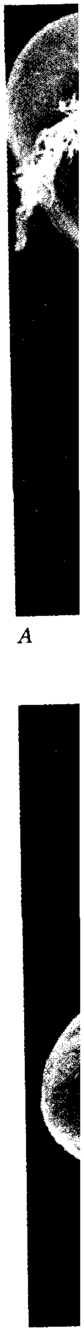


Fig. 1
x 450
Micro
tipa.

cerca de las masas
plantas, estas res-
udo se concentran
s materiales. *Para-*
óptima, entre 24
mperatura los ani-
res situados dentro
aumento de calor
y las fugilreaccio-
scapan o mueren;
de escapar, pero
rse. La respuesta a
omo se comprueba
ue muchos indivi-
ente debajo de la
emos anteriores di-
riente de agua sua-
le ordinario, en la
sus extremos ante-
le la corriente. Del
eléctrica continua
terior hacia el polo
lirige una corriente
itivo (ánodo). Ante
as químicas, la res-
ıce una gota de so-
una población de
objetos, los anima-
n y ninguno entra
esta a los ácidos es
ación es suficiente-
te último fenómeno
el hecho de que,
menudo en aguas
cales producen su-
ra convertir en áci-
e es el ambiente a
ia pensado que los
15-26) y de otros
nsa contra los ene-
se descargan, rara-
depredadores.
enta casi universal-
nedio de dispersión
que forma quistes,
le confirmación ge-

bipartición y tam-
de reorganización

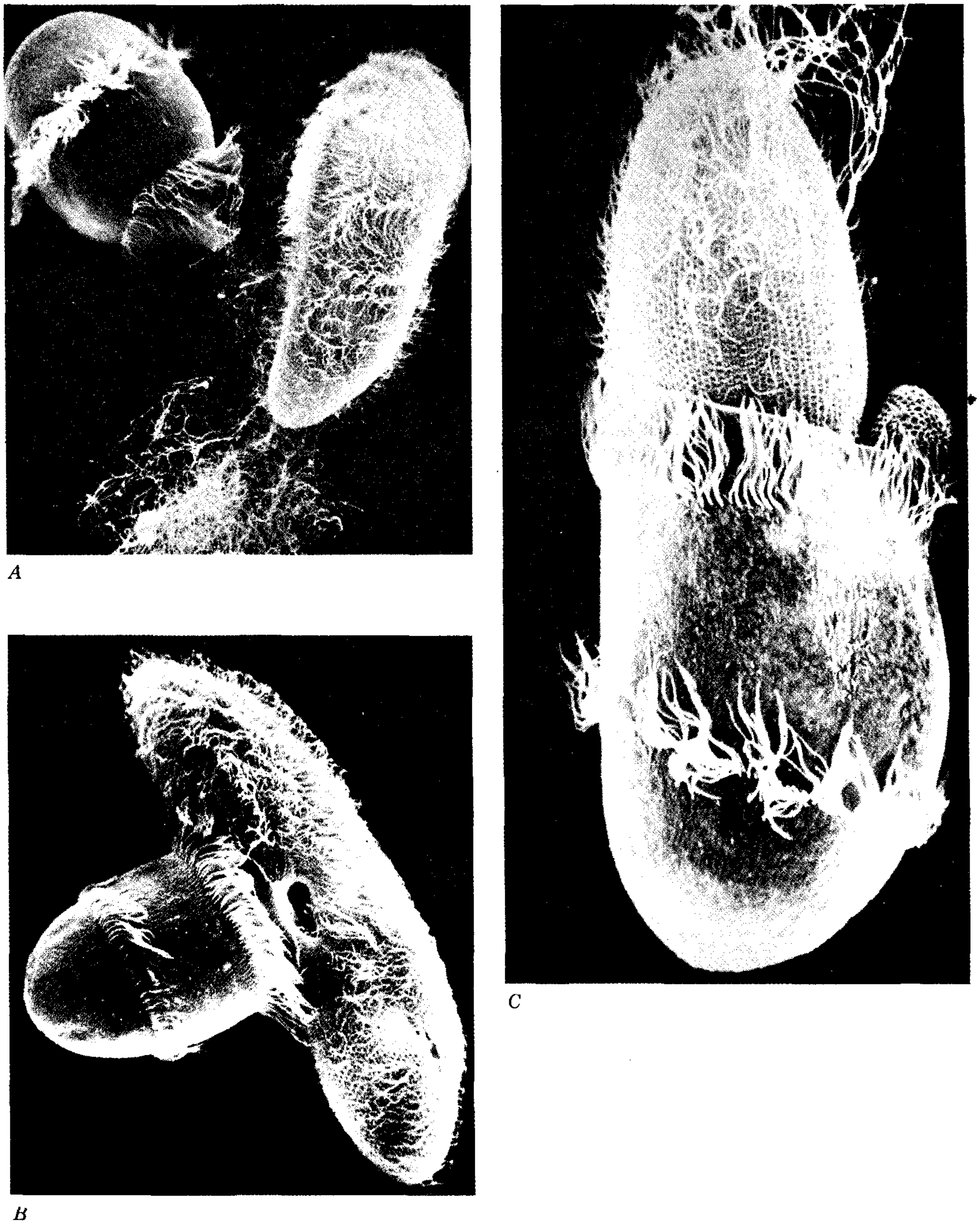


Fig. 15-26 *Paramecium* **atacado y consumido por** *Didinium. A. Paramecium* descargando tricocistos, x 450; *B. Didinium* agarrando a *Paramecium,* x 350; *C. Didinium* englobando a *Paramecium,* x 850. Micrografía con microscopio electrónico explorador. *(Cortesía de H. S. Wessenberg y G. A. Antipa. A, inédito; B y C, 1970, J. Protozool., vol. 16.)*

nuclear: conjugación, autogamia, etc. En la **bipartición** o **escisión binaria** (fig. 10-1) el micronúcleo se divide por mitosis en dos micronúcleos que se dirigen hacia polos opuestos de la célula, y el macronúcleo se divide transversalmente por amitosis; se forma otra citofaringe y aparecen dos nuevas vacuolas contráctiles y luego un surco transversal que divide el citoplasma en dos partes. Los dos paramecios hijos resultantes son de igual tamaño, conteniendo cada uno una dotación de orgánulos celulares. Crecen hasta su tamaño definitivo antes de que se verifique otra división. La bipartición requiere unas dos horas para completarse y puede ocurrir de una a cuatro veces cada día, produciéndose de 2 a 16 individuos. De esta manera, cada paramecio da lugar a 2, 4, 8, 16 ... 2^n individuos; todos los producidos por bipartición (reproducción uniparental) a partir de un mismo individuo reciben la denominación colectiva de **clon.** Pueden producirse más de 600 «generaciones» por año. El ritmo de reproducción depende de las condiciones externas de alimento, temperatura, edad del cultivo y densidad de la población, y también de factores internos como la herencia y la fisiología. Si sobrevivieran todos los descendientes de un individuo, pronto alcanzarían el volumen de la Tierra. Se han mantenido cepas de *P. aurelia* artificialmente durante 25 años, sucediéndose 15 300 generaciones de bipartición sin conjugación mediante el aislamiento continuado de los individuos hijos en cultivos frescos. En los cultivos ordinarios de laboratorio que contienen muchos individuos, el ritmo de la bipartición declina gradualmente y termina produciéndose algún tipo de reorganización nuclear.

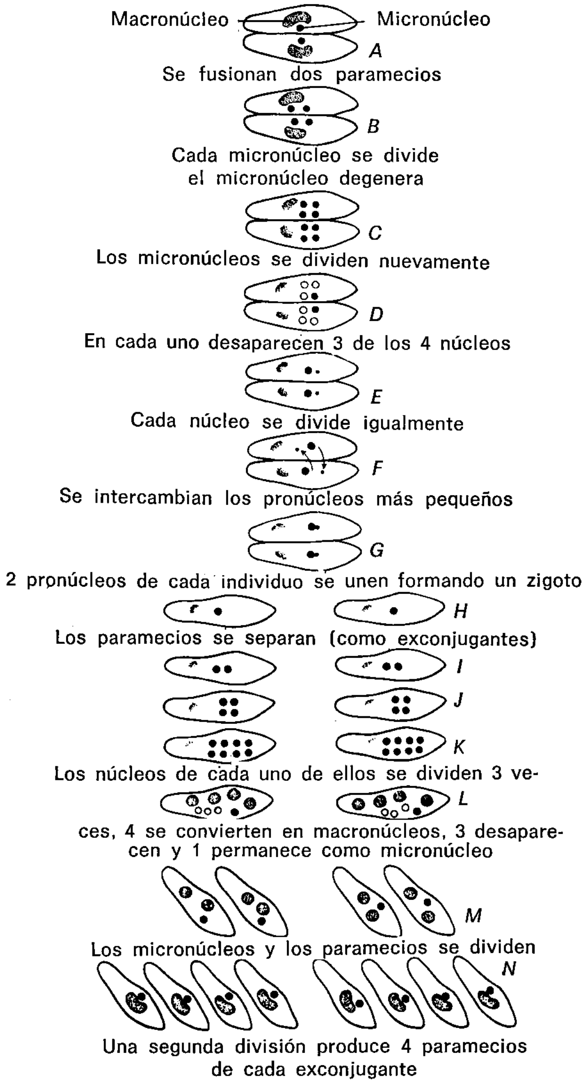

Macronúcleo
Micronúcleo
A
Se fusionan dos paramecios
B
Cada micronúcleo se divide
el micronúcleo degenera
C
Los micronúcleos se dividen nuevamente
D
En cada uno desaparecen 3 de los 4 núcleos
E
Cada núcleo se divide igualmente
F
Se intercambian los pronúcleos más pequeños
G
2 pronúcleos de cada individuo se unen formando un zigoto
H
Los paramecios se separan (como exconjugantes)
I
J
K
Los núcleos de cada uno de ellos se dividen 3 veces, 4 se convierten en macronúcleos, 3 desaparecen y 1 permanece como micronúcleo
L
M
Los micronúcleos y los paramecios se dividen
N
Una segunda división produce 4 paramecios de cada exconjugante

Fig. 15-27 *Paramecium caudatum.* **Esquema de la conjugación.**

15-25 Conjugación

En *Paramecium* y en otros ciliados se produce a ciertos intervalos una unión temporal de individuos por parejas, con intercambio de materiales del micronúcleo, fenómeno que recibe el nombre de **conjugación** (fig. 15-27). Los animales se hacen «pegajosos», adhiriéndose uno a otro por sus superficiales orales y formándose un puente protoplasmático entre ellos. Durante este proceso las parejas continúan nadando. Entonces ocurren en cada animal una serie de cambios nucleares. El macronúcleo empieza a desintegrarse y, finalmente, desaparece en el citoplasma. El micronúcleo aumenta de tamaño, su cromatina forma largos filamentos, aparece un huso acromático y el micronúcleo se divide por meiosis; sigue una segunda división meiótica de cada uno de los dos núcleos hijos, formándose cuatro micronúcleos. Tres de los cuatro micronúcleos degeneran y el restante se divide por mitosis para formar dos «pronúcleos» en cada animal. Entonces uno de ellos emigra por el puente protoplasmático hacia el otro individuo, para unirse allí con el pronúcleo que ha permanecido en su lugar. Poco después los dos paramecios se separan como exconjugantes. En cada uno de ellos los micronúcleos fusionados o «zigotos» se

n. La bipartición
npletarse y puede
a día, producién-
sta manera, cada
... 2^n individuos;
ión (reproducción
o individuo reci-
clon. Pueden pro-
es» por año. El
de las condicio-
ratura, edad del
ón, y también de
ia y la fisiología.
dientes de un in-
olumen de la Tie-
P. aurelia artifi-
ediéndose 15 300
conjugación me-
de los individuos
ultivos ordinarios
uchos individuos,
a gradualmente y
po de reorganiza-

idos se produce a
mporal de indivi-
bio de materiales
recibe el nombre
animales se hacen
i otro por sus su-
un puente proto-
este proceso las
tonces ocurren en
s nucleares. El ma-
rse y, finalmente,
1 micronúcleo au-
forma largos fila-
nático y el micro-
sigue una segunda
le los dos núcleos
úcleos. Tres de los
el restante se di-
dos «pronúcleos»
e ellos emigra por
el otro individuo,
que ha permane-
los dos paramecios
. En cada uno de
os o «zigotos» se

---

dividen sucesivamente en dos, cuatro y ocho micronúcleos. Cuatro de éstos aumentan hasta convertirse en macronúcleos y otros tres degeneran. Entonces los micronúcleos y los animales se dividen dos veces, de manera que de cada exconjugante se formarán cuatro paramecios, cada uno con un macronúcleo y un micronúcleo. Después se inicia de nuevo la bipartición antes descrita.

La conjugación difiere de la unión sexual de gametos de otros PROTOZOOS y de los METAZOOS en que la descendencia no es un producto directo de la fusión; después de la conjugación cada individuo continúa la bipartición asexual. No obstante, el resultado final es como el de la fusión de los gametos (singamia) en otros animales. La conjugación es un proceso que posibilita la transmisión hereditaria, ya que los dos exconjugantes quedan alterados genéticamente mediante el intercambio de materiales (cromosomas) de sus micronúcleos. Los cambios nucleares son comparables a los que ocurren en la meiosis y fecundación de los METAZOOS, con divisiones (reducción) de los micronúcleos, la fusión (fecundación) de un micronúcleo (pronúcleo femenino) con otro micronúcleo emigrante (pronúcleo masculino) para formar un micronúcleo de fusión (zigoto). El macronúcleo que rige los procesos vegetativos de Paramecium ha sido comparado al cuerpo (soma) de los animales pluricelulares, y su desintegración a la muerte del cuerpo. El micronúcleo de fusión (zigoto) produce luego otro macronúcleo (soma) y se conserva como elemento reproductor (plasma germen) del exconjugante.

15-26 Tipos de apareamiento

Durante muchos años no se descubrieron diferencias entre los dos paramecios que se reúnen en la conjugación. En 1937 Sonneborn dio a conocer cepas de *P. aurelia* que contenían dos clases («sexos») de individuos; solamente se conjugaban los individuos de distinto sexo. Estas dos categorías se denominaron **tipos de apareamiento** I y II. Aislando la descendencia de los exconjugantes que se multiplicaron por bipartición, algunos clones produjeron solamente el tipo I, otros solamente el tipo II y otros ambos tipos. Sonneborn demostró luego que los tipos de apareamiento estaban determinados por un solo factor mendeliano. Los clones de un solo tipo eran *aa* y los tipos dobles *Aa* o *AA*. Una investigación reciente ha demostrado que la determinación del tipo de apareamiento en los ciliados no es tan sólo asunto de la genética mendeliana. También pueden intervenir factores ambientales y citoplasmáticos.

15-27 Autogamia

Una reorganización nuclear parecida a la conjugación pero que ocurre dentro de un solo individuo (es decir, una generación celular) recibe el nombre de **autogamia** (Diller, 1936). En *Paramecium aurelia* (fig. 15-28), que posee dos micronúcleos, éstos se dividen dos veces (prezigóticos) para formar ocho. El macronúcleo adquiere el aspecto de una madeja y posteriormente se deshace. Uno de los ocho micronúcleos, que funciona como núcleo gamético, entra en un cono protoplasmático que se ensancha cerca de la boca celular (los otros siete núcleos se desintegran), donde tiene lugar otra di-

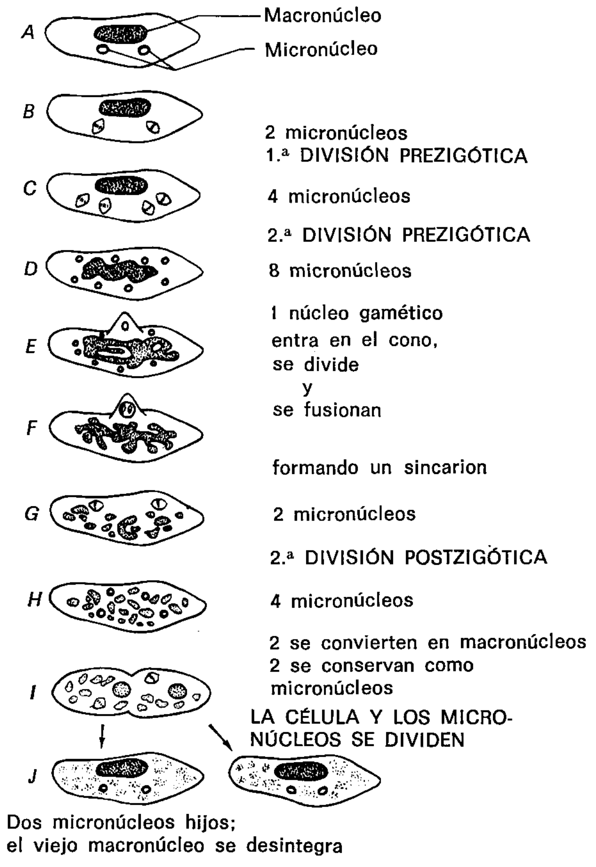

A
Macronúcleo
Micronúcleo
B
2 micronúcleos
1.ª DIVISIÓN PREZIGÓTICA
C
4 micronúcleos
2.ª DIVISIÓN PREZIGÓTICA
D
8 micronúcleos
E
1 núcleo gamético
entra en el cono,
se divide
y
se fusionan
F
formando un sincarion
G
2 micronúcleos
2.ª DIVISIÓN POSTZIGÓTICA
H
4 micronúcleos
2 se convierten en macronúcleos
2 se conservan como micronúcleos
I
LA CÉLULA Y LOS MICRONÚCLEOS SE DIVIDEN
J
Dos micronúcleos hijos;
el viejo macronúcleo se desintegra

Fig. 15-28 *Paramecium aurelia.* Esquema de la autogamia. (*Adaptado de Diller,* 1936.)

visión que produce dos núcleos gaméticos. Los dos se fusionan formando un sincario (zigoto), que entonces se divide dos veces (postzigóticos). De los cuatro núcleos resultantes, dos continúan como micronúcleos y los otros dos se convierten en macronúcleos. Luego la célula y los micronúcleos se dividen, formando dos paramecios hijos, cada uno con un (nuevo) macronúcleo y dos micronúcleos. A continuación se reanuda la bipartición.

La autogamia es un proceso rítmico mediante el cual se producen cambios hereditarios; pueden originarse líneas homozigóticas en lo que al tipo de apareamiento se refiere. Sólo se comprueba disminución de la vitalidad cuando, como resultado de un cruzamiento, los animales reciben genes letales.

Otras classe de reorganización nuclear son la **hemixis,** en la que sólo el macronúcleo se divide, y la **citogamia,** que es como la conjugación pero sin el intercambio mutuo de pronúcleos.

15-28 Variación y herencia

Las cepas salvajes de *Paramecium* contienen, en la Naturaleza, individuos que difieren por su longitud total y por otros rasgos. Tales variaciones son de tres clases: 1) variación debida a la edad del individuo; 2) variaciones casuales debidas a la influencia de los factores del ambiente, y 3) variaciones hereditarias debidas a factores genéticos. A partir de una cepa salvaje, Jennings aisló ocho «razas» o biotipos, que diferían por su tamaño medio. Dentro de cada raza las variaciones casuales e individuales produjeron individuos de diferentes longitudes, pero el promedio de éstas se mantuvo constante en generaciones sucesivas originadas por bipartición, debido a su constitución genética.

DeGaris consiguió la conjugación entre individuos de razas de tamaño muy diferente; una (de 198 μm de longitud) tenía veinte veces la masa de la otra (de 73 μm de longitud). Después de separados los exconjugantes, cada uno produjo una serie de generaciones por bipartición. Las del individuo mayor fueron disminuyendo progresivamente de tamaño y lo contrario ocurrió en los descendientes del animal menor; después de 24 días, la descendencia de ambas líneas era igual. Antes de la conjugación cada raza conservaba su tamaño característico; después de la conjugación, los dos individuos tenían el mismo contenido nuclear pero diferían en cuanto al citoplasma. Las divisiones siguientes demuestran que durante un período de días el tamaño de los descendientes estuvo influido tanto por el *citoplasma como por el núcleo,* pero finalmente sólo por la constitución nuclear. En otros cruzamientos el tamaño final de los descendientes de los dos conjugantes no resultó exactamente intermedio respecto al de los padres, sino que se parecía más al de uno o al de otro. Así, en estos PROTOZOOS, como en los METAZOOS, la recombinación de materiales cromosómicos produce combinaciones distintas en diferentes casos.

En resumen, *Paramecium* presenta: 1) orgánulos que muestran una especialización estructural; 2) división fisiológica del trabajo entre las distintas partes, para realizar distintas funciones; 3) fugilreacción estereotipada; 4) reproducción por bipartición; 5) reorganización nuclear por autogamia y otros medios; 6) conjugación como mecanismo que posibilita el intercambio de factores hereditarios; 7) segregación en numerosos tipos de apareamiento, mutuamente exclusivos en la conjugación; 8) líneas puras, genéticamente distintas en una población salvaje, y 9) influencia relativa de materiales nucleares y citoplasmáticos en la herencia.

15-29 Otros Ciliados

El examen de una gota de agua dulce, salobre o salada, revela de ordinario la presencia de una o más especies de ciliados, testimoniando la amplitud de la distribución de estos PROTOZOOS (fig. 15-29). Las especies nadadoras de vida libre suelen ser de forma esférica o elipsoidal, mientras que las formas que se arrastran a menudo son aplanadas. De ordinario son evidentes las relaciones anteroposterior y oral-aboral, tanto en la estructura como en la locomoción. Algunos tipos presentan una reducción en el número de cilios y éstos pueden agruparse para formar membránulas o cirros mediante los cuales los animales se desplazan. Algunos ciliados, tanto coloniales *(Zoothamnium)* como solitarios *(Vorticella, Stentor),* se fijan mediante pedúnculos o por otros medios. Los ciliados, como grupo, demuestran una gran variedad de configuración, disposición de los cilios, forma del macronúcleo y otros rasgos. La mayor parte son sobre todo organismos de vida libre.

La clase CILIADOS está dividida en cuatro subclases. Se distinguen fundamentalmente por la estructura y localización de los cilios.

Los miembros de la subclase HOLOTRICOS, como

Fig. 15
a la m

Paramecium, po
memente y carec
len enquistarse.
3500 especies d
mas variadas y
o son parásitos.
común, parásito
ramente se encu
humana provien
contacto de las
invade la pared
el único ciliado
La subclase P
una región oral
cilios, mientras
cilios o ninguno
posee una estruc
poral o permanc
el agua. Algunas
secretan una cáp
animal puede re
es el representar
Los adultos d
zoos sésiles que
toplasmáticos pe
29, *Acineta*). Lo

nte un período de
tes estuvo influido
or el núcleo, pero
ción nuclear. En
nal de los descen-
no resultó exacta-
e los padres, sino
al de otro. Así, en
METAZOOS, la re-
nosómicos produce
entes casos.
esenta: 1) orgánu-
zación estructural;
ajo entre las dis-
ntas funciones; 3)
reproducción por
uclear por autoga-
ación como meca-
ambio de factores
numerosos tipos de
sivos en la conju-
mente distintas en
luencia relativa de
áticos en la heren-

gua dulce, salobre
presencia de una
noniando la ampli-
PROTOZOOS (fig. 15-
vida libre suelen
l, mientras que las
do son aplanadas.
relaciones antero-
la estructura como
presentan una re-
éstos pueden agru-
o cirros mediante
zan. Algunos cilia-
ium) como solita-
n mediante pedún-
iados, como grupo,
de configuración,
del macronúcleo y
n sobre todo orga-

ida en cuatro sub-
almente por la es-
ios.
HOLOTRICOS, como

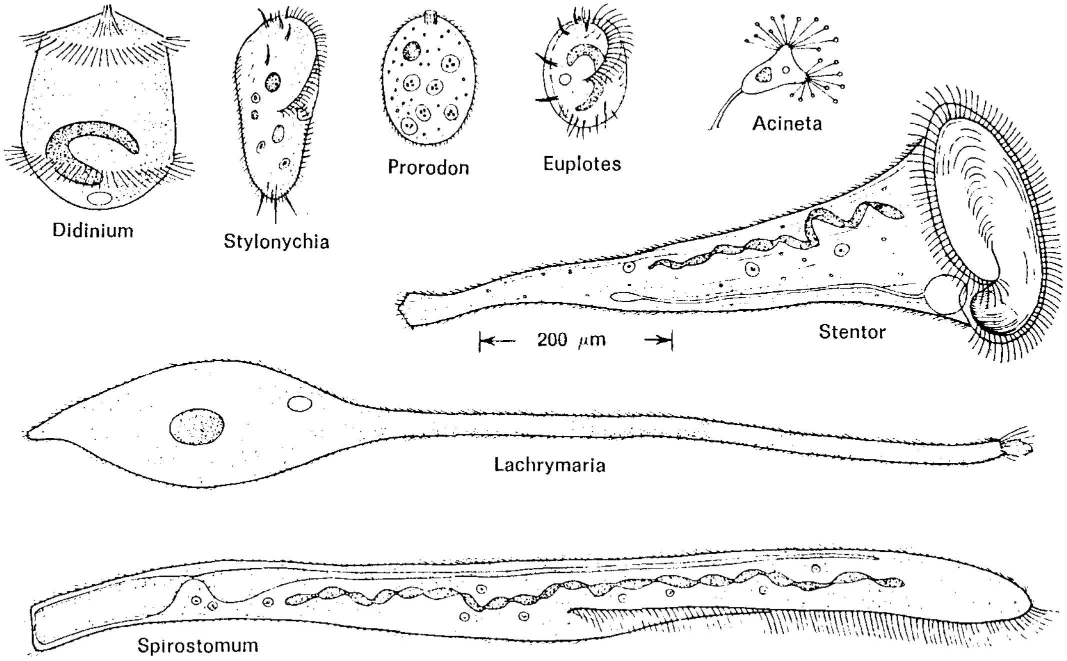


Fig. 15-29 Clase CILIADOS. Ciliados comunes de agua dulce; todos aumentados aproximadamente a la misma escala. Macronúcleo, punteado grueso; vacuola contráctil, en blanco.

Paramecium, poseen los cilios distribuidos uniformemente y carecen de membránulas adorales. Suelen enquistarse. Constituyen la subclase mayor, con 3500 especies descritas. Las especies poseen formas variadas y viven en agua de diversas clases o son parásitos. *Balantidium coli* es un ciliado común, parásito en el intestino del cerdo, que raramente se encuentra en el hombre. La infección humana proviene generalmente del alimento o del contacto de las manos con la boca. Algunas veces invade la pared intestinal y produce úlceras. Es el único ciliado patógeno del hombre.

La subclase PERITRICOS se distingue por poseer una región oral discoidal provista de abundantes cilios, mientras que en otras regiones hay pocos cilios o ninguno; el extremo opuesto de la célula posee una estructura para fijarse, de manera temporal o permanente, a los objetos sumergidos en el agua. Algunas especies son coloniales y algunas secretan una cápsula o loriga dentro de la cual el animal puede retraerse. *Vorticella,* de agua dulce, es el representante común.

Los adultos de la subclase SUCTORES son protozoos sésiles que poseen delicados «tentáculos» protoplasmáticos pero ni cilios ni citostoma (fig. 15-29, *Acineta*). Los jóvenes son ciliados y nadan libremente. El cuerpo celular de los suctores es esférico, alargado o ramificado según las especies, generalmente adherido a algún objeto mediante un pedúnculo o disco, y cubierto por una película. Algunos de los tentáculos terminan en botones redondeados que actúan como ventosas para capturar y sostener los pequeños ciliados que les sirven de alimento. Otros tentáculos son puntiagudos y horadan las presas para obtener sus partes blandas, las cuales pasan al cuerpo celular a través de dichos tentáculos. La reproducción es por escisión o por gemación; los jóvenes nadan durante un tiempo y luego se fijan, pierden los cilios y se transforman en adultos. Varias especies habitan en aguas dulces, salobres o saladas y se fijan sobre objetos inanimados, plantas y pequeños animales acuáticos; algunas son parásitas. *Podophrya* es un representante común de agua dulce y de vida libre; *Dendrosoma* es ramificado y tiene 2,5 mm de altura. *Sphaerophrya* es esférico y parásito de *Paramecium* y del ciliado *Stentor*; *Trichophrya micropteri* vive en las branquias de la lubina, y *Allantosoma* se fija en los ciliados del colon de los caballos.

La subclase ESPIROTRICOS se caracteriza por los cilios, muy desarrollados, que tiene en torno a la boca. Además de numerosas especies de vida libre, algunas de estructura peculiar habitan en partes del tubo digestivo de los mamíferos herbívoros (el ciego y el colon de los caballos y la panza y la redecilla (pár. 34-20) del cordero, el ganado vacuno, los ciervos y otros rumiantes) (fig. 15-30). Su número puede llegar a 500 000 ó 1000 000 por centímetro cúbico en el contenido intestinal, de forma que un buey adulto puede contener de 10 000 millones a 50 000 millones. Estos ciliados digieren los almidones, grasas y proteínas del alimento del huésped. Probablemente sólo son comensales, sin beneficio ni perjuicio para sus huéspedes.

Los ciliados son de una considerable utilidad para el hombre en el procesado de las aguas residuales, en las que funcionan clarificando el agua por floculación. También eliminan las partículas y bacterias de los efluentes, mejorando de este modo su calidad.

Clasificación

Tipo Protozoos (Protozoa).

Unicelulares o en colonias de células iguales (sin tejidos), con más orgánulos que los METAZOOS; simetría esférica, bilateral o ninguna; tamaño generalmente microscópico; Precámbrico a Reciente, 50 000 especies.

Subtipo A. Sarcomastigóforos (Sarcomastigophora).

Los órganos locomotores son pseudópodos o flagelos; núcleos de una sola clase.

Clase 1. Mastigóforos (Mastigophora) o Flagelados (Flagellata).

Con 1 a muchos flagelos para la locomoción; con o sin pseudópodos.

Subclase 1. Fitomastigofóreos (Phytomastigophorea). Generalmente con cromatóforos; en su mayor parte de vida libre.

Orden 1. Crisomonádidos (Chrysomonadida). Pequeños, solitarios o coloniales, a menudo ameboides; 1 o 2 (o 3) flagelos; cromatóforos amarillos, pardos o ninguno; sin citofaringe; nutrición holofítica u holozoica; producen quistes endógenos de sílice. *Chromulina; Synura uvella* y *Uroglena americana,* ambos coloniales, en aguas dulces, producen mal olor en el agua.

Orden 2. Silicoflagélidos (Silicoflagellida). Diminutos; esqueleto interno de material silíceo; un solo flagelo o ninguno; marinos. *Dictyocha, Distephanus.*

Orden 3. Cocolitofóridos (Coccolithophorida). Pequeños flagelados marinos con una cubierta externa de placas calcáreas; dos flagelos. *Coccolithus, Rhabdosphaera.*

Orden 4. Heteroclóridos (Heterochlorida). Las paredes de los quistes son silíceas; dos flagelos desiguales. *Heterochloris, Myxochloris.*

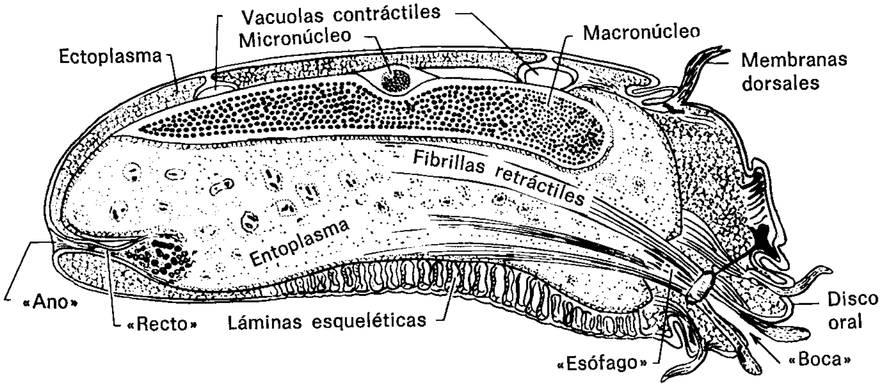


Fig. 15-30 Clase CILIADOS. *Epidinium (Diplodinium) ecaudatum,* un ciliado complicado de la panza del ganado vacuno, visto en sección media. (*Según Sharp,* 1914.)

Orden 5. Criptomonádidos (Cryptomonadida). Pequeños, ovales, generalmente aplanados, no ameboides; 2 flagelos; 1 o 2 cromatóforos pardo amarillentos, o ninguno; por lo general con citofaringe; en su mayoría holofíticos; algunos viven como zooxantelas en otros PROTOZOOS y en METAZOOS. *Chilomonas,* en aguas corrompidas, saprofítico.

Orden 6. Volvócidos (Volvocida) o Fitomonádidos (Phytomonadida). Pequeños, solitarios o en colonias nadadoras; algunos encerrados en una membrana celulósica; 2 o 4 (u 8) flagelos; sin citostoma ni citofaringe; cromatóforos verdes o ninguno; nutrición holofítica o saprofítica; alimento de reserva en forma de almidón; principalmente dulceacuícolas. Formas solitarias: *Chlamydomonas nivalis,* en la nieve; *Haematococcus pluvialis,* aparece de repente, provocando la «lluvia roja» en las charcas. Formas coloniales (Volvócidos), en las aguas dulces: *Gonium,* en rectángulos de 4 a 16 células; *Pandorina,* globular, 16 células; *Eudorina,* 32 células cerca de la superficie de una esfera gelatinosa; *Pleodorina,* 32, 64 o 128 células en una esfera gelatinosa maciza; *Volvox,* hasta 15 000 células en una esfera gelatinosa hueca de hasta 2 mm de diámetro.

Orden 7. Ebriidos (Ebriida). Esqueleto interno, silíceo; dos flagelos; no hay cromoplastos; casi todos fósiles. *Ebria.*

Orden 8. Euglénidos (Euglenida). Forma alargada y generalmente definida; película rígida o blanda; por lo común 1 o 2 flagelos en la citofaringe anterior, cerca de la vacuola contráctil; cromatóforos verdes o ninguno; nutrición holofítica, holozoica o saprofítica; substancias paramiláceas como alimento de reserva; mayormente dulceacuícolas. *Euglena,* algunos hasta 0,5 mm de longitud; *Astasia,* incoloro; *Trachelomonas,* dentro de una concha; *Copromonas,* en las heces de ranas y sapos.

Orden 9. Cloromonádidos (Chloromonadida). 2 flagelos; numerosos cromatóforos, si los hay; sin estigma; el alimento es almacenado en forma de grasa. *Gonyostomum.*

Orden 10. Dinoflagélidos (Dinoflagellida). Generalmente 2 flagelos, en 2 surcos: uno en la cintura alrededor del cuerpo y uno colgando; cuerpo a menudo de forma fija, dentro de una armadura celulósica constituida por 2 o muchas placas; numerosos cromatóforos, pardos, amarillos o verdes; muchas especies son importantes en el plancton marino, hay algunas en aguas dulces y algunas son parásitas. *Gymnodinium,* sin armadura; *Peridinium* y *Ceratium,* ambos «armados», en aguas saladas o dulces; *Noctiluca,* esférico, hasta 2 mm de diámetro, marino, luminiscente; *Gonyaulax,* en el océano; *Blastodinium,* en el intestino y en los huevos de los copépodos.

Subclase 2. Zoomastigofóreos (Zoomastigophorea). Sin cromatóforos; en su mayoría parásitos.

Orden 1. Coanoflagélidos (Choanoflagellida). Un flagelo anterior rodeado basalmente por un delicado collar; de vida libre. *Codosiga,* sobre un pedúnculo, y *Proterospongia,* en una matriz gelatinosa, posiblemente relacionado con las esponjas.

Orden 2. Bicosoécidos (Bicosoecida). Dos flagelos: uno sujeta la parte posterior del animal a un caparazón y el otro está libre. *Salpingoeca, Poteriodendron.*

Orden 3. Rizomastígidos (Rhizomastigida). 1 flagelo o más; pseudópodos en número variable. *Mastigamoeba hylae,* en el intestino de sapos y ranas; *Histomonas meleagris,* produce la cabeza negra en los pavos y otras aves y es transmitido por contacto o por un nematodo *(Heterakis gallinae).*

Orden 4. Cinetoplástidos (Kinetoplastida) o Protomonádidos (Protomonadida). 1 o 2 flagelos; cuerpo flexible o ameboide pero sin pseudópodos; DNA conspicuo que contiene cinetoplastos mitocondriales cerca de la base del flagelo en aguas dulces o pútridas, parásitos o de vida libre, holozoicos: *Bodo,* solitario. Parásitos o saprozoicos: *Herpetomonas,* en el intestino de las moscas; *Proteromonas,* en el intestino de los anfibios y reptiles; *Phytomonas,* en los jugos lechosos de las euforbiáceas, asclepiadáceas, etc., transmitidos por hemípteros chupadores de plantas; *Trypanoplasma,* en la sangre de los peces, transmitido por sanguijuelas; *Trypanosoma,* en forma de hoja estrecha, en la sangre de los vertebrados, transmitido principalmente por artrópodos (en África la enfermedad del sueño, transmitida por la mosca tsetsé, y en Sudamérica la enfermedad de Chagas, transmitida por chinches del género *Triatomas*) *Crithidia,* en el intestino de los mosquitos.

Orden 5. Retortamonádidos (Retortamonadida). 1 o 4 flagelos, uno de ellos cerca del área citostómica ventral, vuelto hacia atrás; parásito. *Chilomastix,* principalmente en el intestino de los vertebrados.

Orden 6. Diplomonádidos (Doplomonadida). Simetría bilateral, 4 pares de flagelos; en su mayoría parásitos. *Giardia,* en los intestinos de los vertebrados, común en el hombre, transmitido por quistes en las heces.

Orden 7. Oximonádidos (Oxymonadida). 4 flagelos o más, típicamente en 2 pares, uno de ellos más vuelto hacia atrás; todos parásitos. *Oxymonas, Pyrsonympha,* comensal en el intestino de los termes.

Orden 8. Tricomonádidos (Trichomonadida). Típicamente de 4 a 6 flagelos, uno vuelto hacia atrás y a menudo asociado con la membrana ondulante; todos parásitos. *Trichomonas,* en los conductos digestivo y reproductor del hombre y otros animales. *T. foetus,* causa el aborto en las vacas; *Devescovina,* en el intestino de los termes.

Orden 9. Hipermastígidos (Hypermastigida). Estructura compleja, muchos flagelos y cuerpos parabasales; holozoicos, ingieren principalmente madera; simbiontes en el intestino de los termes y de las cucarachas y, en estos insectos, son necesarios para la digestión de la celulosa. *Trichonympha,* en los termes y cucarachas; *Laphomonas,* en las cucarachas; *Staurojoenina,* en los termes.

Clase 2. Opalinos (Opalinata) o Protociliados (Protociliata).

Orden Opalínidos (Opalinida). Muchos cilios como orgánulos en hileras oblicuas sobre la superficie del cuerpo; no hay citostoma; de 2 a muchos núcleos, sin conjugación; parásitos. *Opalina, Cepedia,* en el intestino de los anfibios.

Clase 3. Sarcodinos (Sarcodina) o Rizópodos (Rhizopoda).

Con pseudópodos para la locomoción y la captura del alimento; a menudo con esqueletos internos o externos; en su mayoría de vida libre.

Subclase 1. Rizópodos (Rhizopoda). Prolongaciones protoplasmáticas diversas, pero sin filamento central.

Orden 1. Amébidos (Amoebida). Lobulados. Pseudópodos cortos, lobulados, cambiantes; desnudos, dentro de una fina membrana; en aguas dulces y en otras aguas, o parásitos. *Amoeba; Chaos (Pelomyxa),* hasta 5 mm de longitud; *Naegleria,* con fase flagelada; *Hartmannella,* en aguas pútridas, se alimenta de bacterias; *Entamoeba histolytica,* parásito en el intestino y tejidos del hombre, causa la disentería amebiana; *E. gingivalis,* en la boca del hombre, y *E. coli,* en el intestino del hombre, de los antropomorfos y de los monos, ambos inofensivos; otros en las ranas y cucarachas, etcétera.

Orden 2. Arcelínidos (Arcellinida) o Testáceos (Testacea). Pseudópodos lobulados que salen al exterior a través de una abertura definida en un caparazón de sílice o $CaCO_3$, de una sola cámara; principalmente en aguas dulces. *Arcella,* con un caparazón en forma de cuenco constituido por prismas silíceos incluidos en tectina; *Difflugia,* caparazón formado por granos de arena sobre una base orgánica.

Orden 3. Aconculínidos (Aconchulinida). Filópodos puntiagudos, ramificados; desnudos. *Penardia.*

Orden 4. Gromíidos (Gromida). Prolongaciones protoplasmáticas puntiagudas y ramificadas; caparazón con una abertura distinta. *Euglypha,* caparazón de escamas y espinas silíceas.

Orden 5. Atalámidos (Athalamida). Reticulópodos que surgen de cualquier lugar, delicados. *Biomyxa.*

Orden 6. Foraminiféridos (Foraminiferida). Foraminíferos. Prolongaciones protoplasmáticas alargadas, ramificadas, pegajosas; caparazón formado por una sola cámara o por varias, constituido por material calcáreo o quitinoso, o de otro material, con 1 o muchas aberturas; caparazón de 0,01 a 5 mm de diámetro (algunos 190 mm); se reproducen asexualmente por escisión múltiple y también sexualmente; en su mayoría son marinos y habitantes del fondo, algunos pelágicos. Cámbrico a Reciente, 18 000 especies vivientes y fósiles. *Allogromia,* sin caparazón, en aguas dulces; *Elphidium; Globigerina,* pelágico, sus caparazones vacíos (que forman el «barro de Globigerinas») cubren aproximadamente una tercera parte del fondo del océano a profundidades de 2500 a 4500 m; *†Camerina*

(†Nummulites), a
europea.

Orden 7. Micet
La fase adulta es
plasma plurinucl
tes; se alimentan
facción, o de ho
la madera, masas
Badhamia, sobre

Orden 8. Labi
pseudópodos no s
lizándose por un
retículo; cuerpo f
plantas marinas.

Subclase 2. Actin
dos delicados y
mento central.

Orden 1. Radi
dividido en una
una cápsula esfér
3 o muchos poros
diámetro, de mic
marinos, pelágico
fundidades de 4
Aulacantha, solit

Orden 2. Acan
tral con una delg
rosos poros; esq
diantes de sulfat

Orden 3. Helio
Sin cápsula cent
mas y espinas s
dulces. *Actinoph*
esfera de sílice, e

Orden 4. Prot
razón; prolongac
ramificadas, con
rella, perfora las
contenido.

Subtipo B. Espor

Sin órganos loco
reproducción por

). Lobulados.
ıbiantes; des-
na; en aguas
tos. *Amoeba;*
ongitud; *Nae-*
ella, en aguas
'ntamoeba his-
jidos del hom-
E. gingivalis,
en el intestino
de los monos,
y cucarachas,

ı) o Testáceos
ue salen al ex-
nida en un ca-
sola cámara;
rcella, con un
ituido por pris-
Difflugia, capa-
sobre una ba-

ılinida). Filópo-
udos. *Penardia.*

Prolongaciones
amificadas; ca-
. *Euglypha,* ca-
as.

la). Reticulópo-
delicados. *Bio-*

miniferida). Fo-
lasmáticas alar-
arazón formado
constituido por
e otro material,
azón de 0,01 a
m); se reprodu-
ltiple y también
arinos y habitan-
Cámbrico a Re-
fósiles. *Allogro-*
ces; *Elphidium;*
ones vacíos (que
») cubren apro-
fondo del océa-
0 m; *†Camerina*

(†Nummulites), a principios del Terciario, caliza europea.

Orden 7. Micetozoos (Mycetozoa). Mixomicetos. La fase adulta es una lámina o manto de protoplasma plurinucleado con movimientos ondulantes; se alimentan de madera o de hojas en putrefacción, o de hongos vivos. *Ceratiomyxia,* sobre la madera, masas de varios metros de longitud; *Badhamia,* sobre los hongos.

Orden 8. Labirintúlidos (Labyrinthulida). Los pseudópodos no son conspicuos; se desplazan deslizándose por una pista de mucus que forma un retículo; cuerpo fusiforme. *Labyrinthula,* sobre las plantas marinas.

Subclase 2. Actinópodos (Actinopoda). Pseudópodos delicados y radiantes, cada uno con un filamento central.

Orden 1. Radiolarios (Radiolaria). Protoplasma dividido en una parte interna y otra externa por una cápsula esférica de quitina, perforada por 1, 3 o muchos poros; esqueleto o espículas de sílice; diámetro, de microscópico hasta 6 cm (colonias); marinos, pelágicos, desde la superficie hasta profundidades de 4500 m. Precámbrico a Reciente. *Aulacantha,* solitario; *Sphaerozoum,* colonial.

Orden 2. Acantarios (Acantharia). Cápsula central con una delgada membrana provista de numerosos poros; esqueleto formado por espinas radiantes de sulfato de estroncio. *Acanthometra.*

Orden 3. Heliozoos (Heliozoa). Animálculos sol. Sin cápsula central: esqueleto formado por escamas y espinas silíceas; principalmente en aguas dulces. *Actinophrys*; *Clathrulina,* dentro de una esfera de sílice, enrejada.

Orden 4. Proteomixos (Proteomyxa). Sin caparazón; prolongaciones protoplasmáticas radiantes, ramificadas, con tendencia a fusionarse. *Vampyrella,* perfora las células de las algas y chupa su contenido.

Subtipo B. Esporozoos (Sporozoa).

Sin órganos locomotores ni vacuolas contráctiles; reproducción por escisión asexual múltiple y fases sexuales que generalmente producen esporas; todos parásitos internos, por lo común con fases intracelulares.

Clase 1. Telospóreos (Telosporea).

Esporozoitos alargados; sin cápsulas polares en las esporas.

Subclase 1. Gregarinas (Gregarinia). Trofozoito maduro vermiforme, de 10 µm a 16 mm de longitud, extracelular; el zigoto produce una espora que contiene 8 esporozoitos y que está provista de una cubierta; en las cavidades digestiva, celómica y otras de los invertebrados. *Ophryocystis,* en los tubos de Malpighi de los coleópteros; *Monocystis,* en las bolas de espermatozoides de las lombrices de tierra; *Gregarina,* en los saltamontes, gusanos de la harina, etc.

Subclase 2. Coccidios (Coccidia). Zigoto inmóvil; esporas; con una o muchas cubiertas; esquizogonia asexual alterna seguida de esporogonia; pequeños e intracelulares, principalmente en los tejidos epiteliales de los moluscos, anélidos, artrópodos y vertebrados.

Suborden 1. Eimeriínos (Eimeriina). Zigoto inmóvil, esporozoitos dentro del esporocisto; ciclo biológico completo en un solo huésped, en las células de sus tejidos. *Toxoplasma,* en los mamíferos, incluido el hombre; *Eimeria (Coccidium),* principalmente en el epitelio digestivo de los artrópodos y vertebrados, en especial en mamíferos y aves domésticas; *E. stiedae* causa la coccidiosis en los conejos domésticos.

Suborden 2. Hemosporiínos (Haemosporiina). Zigoto móvil, que produce esporozoitos desnudos; reproducción alternada entre esquizogonia, en los glóbulos rojos y en el sistema circulatorio de los vertebrados, y esporogonia, en el huésped artrópodo intermediario, chupador de sangre. *Plasmodium,* en los mosquitos *(Anopheles, Culex),* causa la malaria en las aves, los mamíferos y el hombre; *Haemoproteus,* en las moscas chupadoras de sangre (HIPOBÓSCIDOS), transmitido a las aves y reptiles; *Leucocytozoon,* en las moscas negras *(Simulium),* causa enfermedades en los patos; *Theileria parva,* produce la fiebre de la costa del Este en el ganado vacuno, en África.

Clase 2. Piroplásmeos (Piroplasmea).

Orden Piroplásmidos (Piroplasmida). Sin flagelos ni cilios; locomoción por deslizamiento o flexión del cuerpo. *Babesia bigemina,* parásita en los glóbulos rojos del ganado vacuno, transmitida por la garrapata *Boöphilus annulatus,* causa la fiebre de Texas.

Subtipo C. Cnidósporos (Cnidospora).

Esporas con 1 a 4 filamentos polares para adherirse al huésped.

Clase 1. Mixospóreos (Myxosporea).

Las esporas se originan de varios núcleos.

Orden 1. Mixospóridos (Myxosporida). Esporas grandes, bivalvas; 1 a 4 filamentos polares; parásitos en las cavidades y tejidos de los vertebrados inferiores, especialmente peces, en los que producen graves infecciones que causan grandes pérdidas. *Sphaeromyxa, Myxidium.*

Orden 2. Actinomíxidos (Actinomyxida). Esporas con 3 valvas, 3 filamentos polares. En el tubo digestivo o en el celoma de los anélidos acuáticos. *Triactinomyxon.*

Orden 3. Helicospóridos (Helicosporida). Esporas en forma de barril. 1 filamento arrollado. *Heliosporidium,* en las larvas de moscas y de ácaros.

Clase 2. Microspóreos (Microsporea).

Orden 1. Microspóridos (Microsporida). Esporas pequeñas, 1 o 2 filamentos polares. Intracelulares en los artrópodos y peces. *Nosema bombycis,* produce la pebrina en el gusano de seda; *N. apis,* produce la nosema en las abejas melíferas.

Orden 2. Haplospóridos (Haplosporida). Pocas esporas en un quiste, pequeñas. *Haplosporidium,* principalmente en los anélidos.

Subtipo D. Cilióforos (Ciliophora).

Clase 1. Ciliados (Ciliata).

Con cilios u orgánulos ciliados al menos en una fase del ciclo biológico; núcleos de dos clases.

Subclase 1. Holotricos (Holotrichia). Cilios simples sobre todo el cuerpo o parte de él; los cilios adorales suelen estar ausentes o son inconspicuos.

Orden 1. Gimnostomátidos (Gymnostomatida). Sin cilios adorales. *Didinium,* ataca a otros ciliados, especialmente *Paramecium.*

Orden 2. Tricostomátidos (Trichostomatida). Cilios vestibulares pero no bucales. *Balantidium,* en el intestino de diversos animales; *Isotricha,* comensal en el tubo digestivo del ganado.

Orden 3. Conotríquidos (Chonotrichida). Sin cilios en la superficie de las formas maduras; cuerpo vasiforme; marinos, adheridos a los crustáceos por el pedúnculo. *Spirochona,* en las branquias de los anfípodos.

Orden 4. Apostomátidos (Apostomatida). Una roseta cerca del pequeño citostoma; cilios dispuestos en espiral sobre el cuerpo. *Chromidina,* con ciclo biológico polimórfico en invertebrados marinos.

Orden 5. Astomátidos (Astomatida). Cilios repartidos uniformemente sobre el cuerpo; sin boca. *Anoplophrya,* en los invertebrados.

Orden 6. Himenostomátidos (Hymenostomatida). Cilios repartidos uniformemente sobre el cuerpo; boca ventral, cilios bucales en forma de membránulas. *Paramecium,* de vida libre; *Tetrahymena.*

Orden 7. Tigmotríquidos (Thigmotrichida). Con un penacho anterior de cilios. En la cavidad del manto de los moluscos bivalvos. *Ancistrum.*

Subclase 2. Suctores (Suctoria).

Orden Suctóridos (Suctorida). Cilios sólo en las fases jóvenes. Los adultos se fijan por el pedúnculo; los tentáculos sirven para la alimentación; sin citostoma; en su mayoría sésiles; en aguas saladas o dulces. *Acineta,* de vida libre; *Sphaerophrya,* esférico, parásito en *Paramecium* y *Stentor; Trichophrya micropteri,* en las branquias de la lubina.

Subclase 3. Peritricos (Peritrichia).

Orden Peritríquidos (Peritrichida). Hilera adoral de cilios que empiezan a la izquierda del pe-

---

ristoma y le rod
cilios o sin ellos;
vaso o de camp
coloniales. *Vorti*
lo; *Epistylis, Zo*
nias; *Trichodina,*

Subclase 4. Espir
ralmente dispers
conspicuos, con
a la derecha del
él hacia la izqui

Orden 1. Het
cilios del cuerpo,
formes. *Stentor,*
de pequeños cili
ta 3 mm de lon

Orden 2. Oli
del cuerpo escas
boca prominente

Orden 3. Tint
plumosas; cuerp
riga). *Tintinnidi*

Orden 4. Ent
da). No hay cili
las orales restri
Ophryoscolex, d
el tubo digestivo

Orden 5. Od
Cilios orales con
lisaprόbico.

Orden 6. Hi
del cuerpo comp
po aplanado do
dulce y marinas
rros restringidos
a una hilera ma
ginal.

Adam, K. M. G.,
and veterinary
Livingstone. V

ichia). Cilios simples
le él; los cilios ado-
ion inconspicuos.

(Gymnostomatida).
ataca a otros cilia-
n.

Trichostomatida). Ci-
ales. *Balantidium,* en
es; *Isotricha,* comen-
nado.

honotrichida). Sin ci-
rmas maduras; cuer-
idos a los crustáceos
, en las branquias de

(Apostomatida). Una
stoma; cilios dispues-
po. *Chromidina,* con
en invertebrados ma-

stomatida). Cilios re-
e el cuerpo; sin boca.
rados.

s (Hymenostomatida).
ente sobre el cuerpo;
en forma de membrá-
libre; *Tetrahymena.*

(Thigmotrichida). Con
os. En la cavidad del
alvos. *Ancistrum.*

ria).

ida). Cilios sólo en las
e fijan por el pedúncu-
ra la alimentación; sin
ésiles; en aguas saladas
ibre; *Sphaerophrya,* es-
ium y *Stentor; Tricho-*
anquias de la lubina.

itrichia).

ritrichida). Hilera ado-
. a la izquierda del pe-

ristoma y le rodean, pasando a la derecha; pocos cilios o sin ellos; cuerpo típicamente en forma de vaso o de campana; generalmente fijos, a veces coloniales. *Vorticella,* solitario sobre un pedúnculo; *Epistylis, Zoothamnium, Opercularia,* en colonias; *Trichodina,* sobre animales acuáticos.

Subclase 4. Espirotricos (Spirotrichia). Cilios generalmente dispersos y compuestos; cilios adorales conspicuos, con muchas membránulas, empezando a la derecha del peristoma y pasando alrededor de él hacia la izquierda.

Orden 1. Heterotríquidos (Heterotrichida). Los cilios del cuerpo, cuando los hay, son cortos y uniformes. *Stentor,* en forma de trompeta, se alimenta de pequeños ciliados; *Spirostomum,* alargado, hasta 3 mm de longitud.

Orden 2. Oligotríquidos (Oligotrichida). Cilios del cuerpo escasos o ausentes; membránulas de la boca prominentes. *Strobilidium,* marino.

Orden 3. Tintínidos (Tintinnida). Membranelas plumosas; cuerpo con caja en forma de vaso (loriga). *Tintinnidium,* marino y pelágico.

Orden 4. Entodiniomórfidos (Entodiniomorphida). No hay cilios del cuerpo simples; membránulas orales restringidas. *Epidinium (Diplodinium), Ophryoscolex,* de estructura compleja, comensal en el tubo digestivo de los rumiantes.

Orden 5. Odontostomátidos (Odontostomatida). Cilios orales con 8 membránulas. *Saprodinium,* polisapróbico.

Orden 6. Hipotríquidos (Hypotrichida). Cilios del cuerpo compuestos, con cirros ventrales; cuerpo aplanado dorsoventralmente; formas de agua dulce y marinas. *Stylonychia* y *Oxytricha,* con cirros restringidos a unos pocos grupos ventrales y a una hilera marginal; *Euplotes,* sin la hilera marginal.

Bibliografía

Adam, K. M. G., J. Paul y **V. Zaman.** 1971. Medical and veterinary protozoology. Edimburgo, Churchill Livingstone. VIII + 200 pp., 186 figs.

Baker, J. R. 1969. Parasitic Protozoa. Londres, Hutchinson & Co. (Publishers), Ltd. 176 pp., ilus.

Chandler, A. C., y **C. P. Read.** 1961. Introduction to parasitology. 10.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. Protozoa, pp. 37-212, figs. 1-45, especialmente parásitos humanos.

Chen, T. (dir.). 1967-1972. Research in protozoology. Nueva York, Pergamon Press. 1967. Vol. 1, VII + 428 pp., ilus. 1967. Vol. 2, VII + 399 pp., ilus. 1969. Vol. 3, VII + 744 pp., ilus. Vol. 4, 413 pp., ilus.

Corliss, J. O. 1978. The ciliated Protozoa: characterization, classification, and guide to the literature. 2.ª ed. Nueva York, Pergamon Press. 500 pp., 22 láminas.

Curtis, H. 1968. The marvelous animals: an introduction to the Protozoa. Garden City, N. Y., Natural History Press. XVI + 189 pp., 57 figs.

Cushman, J. A. 1948. Foraminifera, their classification and economic use. 4.ª ed. Cambridge, Mass., Harvard University Press. VIII + 605 pp., 55 láms.

Doflein, F., y **E. Reichenow.** 1949-1953. Lehrbuch der Protozoenkunde. 6.ª ed. Jena, Germany, Gustav Fischer Verlagsbuchhandlung. VIII + 1213 pp., 1151 figuras.

Dogiel, V. A. 1965. General protozoology. Nueva York, Oxford University Press. XIV + 747 pp., 316 figs.

Edmonson, W. T. (dir.). 1959. Fresh water biology. 2.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons. XIII + 1248 pp. *Claves de los protozoos de vida libre.*

Faust, E. C., P. F. Russell, y **R. C. Jung.** 1970. Craig and Faust's Clinical parasitology. 8.ª ed. Philadelphia, Lea & Febiger. Protozoa, pp. 75-311, figs. 2-87.

Grassé, Pierre-P. y otros. 1952-1953. Traité de zoologie. París, Masson & Cie. Vol. 1, Protozoaires (excepto ciliados), pt. 1, XII + 1071 pp., 829 figs.; pt. 2, 4 + 1060 pp., 833 figs.

Grell, K. G. 1973. Protozoology. Nueva York, Springer-Verlag. VIII + 554 pp., 437 figs.

Hadorn, E., y **R. Wehner.** 1977. Zoología general. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. XI + 560 pp., 285 figuras.

Hall, R. P. 1953. Protozoology. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, Inc. 6 + 682 pp., ilus.

———. 1964. Protozoa Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. 124 pp., ilus.

Honigberg, B. M. y otros. 1964. A revised classification of the Phylum Protozoa. *Journal of Protozoology,* Vol. 11, pp. 7-20. *Por un comité de la Sociedad de protozoólogos.*

Hutner, S. H., y **Andre Lwoff.** 1951-1964. Biochemistry and physiology of Protozoa. Nueva York, Academic Press, Inc. 3 vols.

Hyman, Libbie H. 1940. The invertebrates. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. Vol. 1, Protozoa through Ctenophora. pp. 44-232, figs. 6-67.

Jahn, T. L., y **F. F. Jahn.** 1949. How to know the Protozoa. Dubuque, Iowa, William C. Brown Co. 6 + 234 pp., 394 figs.

+ 642 pp., ilus.

e on invertebra-
·sity of Kansas
I + 510 pp., 399
Protista 3, 1954,

ecology of living
., Crane, Russak

pic structure of
Press. 269 pp.,

Protozoa. Nueva
g Company, Inc.

tor. Nueva York,

I. Protozoos. Bar-
III + 229 pp., 157

y of Paramecium.
Company. XVI +

16

Tipo Poríferos: Esponjas

Las esponjas son animales inferiores pluricelulares, incapaces de moverse, que tienen semejanza con diversas plantas (fig. 16-1 y 16-2). Algunas especies forman costras delgadas, otras tienen forma de vaso o son ramificadas, globulosas y de distintas formas; su tamaño oscila entre 1 mm y 2 m. Muchas son grises o parduscas, otras tienen un brillante color rojo, anaranjado, amarillo, azul, violeta o negro. La mayoría de las esponjas son marinas, y viven desde la línea de la marea baja hasta profundidades de 5,5 km; existen dos familias distribuidas en las aguas dulces. Todas viven fijas sobre las rocas, conchas u otros objetos sumergidos en el agua. El nombre PORÍFEROS (latín *porus,* poro + *ferre,* llevar) se refiere a la estructura porosa del cuerpo, con numerosas aberturas en la superficie.

16-1 Características

1. Simetría radial o ninguna; pluricelulares; células imperfectamente dispuestas en tejidos y con mesénquima.
2. Cuerpo con muchos poros, conductos o cámaras, por las cuales circula el agua.
3. Algunas o todas las superficies internas tapizadas por coanocitos (células de collarete flageladas).
4. Sin órganos, partes móviles o apéndices; digestión intracelular.
5. Usualmente con un esqueleto interno formado por espículas cristalinas separadas, fibras orgánicas irregulares o ambas.
6. Reproducción asexual por yemas o gémulas; tambien sexual, por óvulos y espermatozoides; larvas ciliadas que nadan libremente.
7. Desarrollo larvario único, con células flageladas externas que se desplazan en el interior y células internas que se desplazan hacia el exterior.

Las esponjas son animales enigmáticos en el sentido en que, siendo animales pluricelulares, carecen de verdaderos tejidos y de sistemas de órganos. Además, las células muestran un cierto grado de independencia, sin que exista una coordinación completa mediante un sistema nervioso; y ningún otro metazoo posee una abertura como la del ósculo de las esponjas. Por esta y otras razones, las esponjas han sido agrupadas aparte de la línea evolutiva principal de los invertebrados en el subreino o rama PARAZOOS.

Antiguamente se creía que las esponjas eran plantas. Su naturaleza animal se reconoció en 1765,

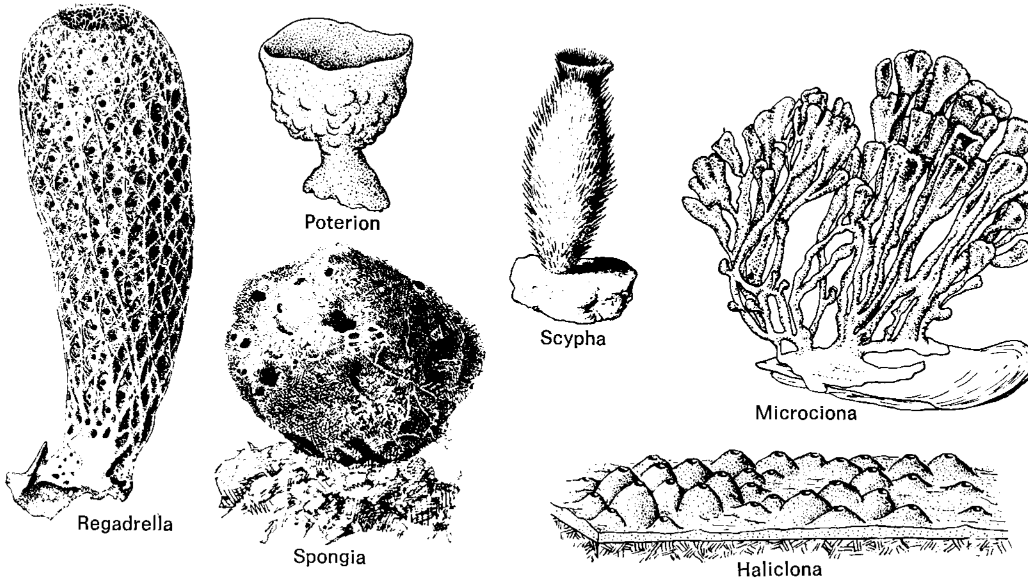


Fig. 16-1 Tipo PORÍFEROS. Clase CALCÁREOS: *Scypha* (antes denominada *Sycon*). Clase HEXACTINÉLIDOS: *Regadrella*, esponja vitrea. Clase DEMOSPONJAS: *Poterion*, Copa de Neptuno; *Spongia*, esponja de tocador; *Microciona; Haliclona*, esponja incrustante. *(Regadrella y Scypha según Lankester, Treatise on zoology, A. & C. Black, Ltd.)*

pero hasta 1857 no se estableció su posición exacta en el Reino Animal. Se parecen a algunos protozoos flagelados *(Proterospongia)* por poseer células flageladas de collarete y digestión intracelular, pero difieren porque poseen algunas células dispuestas en tejidos, una cierta división celular del trabajo y cuerpo provisto de numerosos poros.

16-2 Estructura de una esponja simple

Una de las esponjas simples es *Leucosolenia* (figura 16-2), que se fija sobre las rocas costeras inmediatamente por debajo de la línea de la marea baja. Está formada por un pequeño grupo de tubos en forma de copa, alargados, unidos por su base mediante tubos horizontales irregulares. Las porciones dirigidas hacia arriba consisten en un delgado saco que encierra una cavidad central, o **espongiocele,** con una ancha abertura, el **ósculo,** en la parte superior. La pared está formada por: 1) un **pinacodermo** externo de células delgadas y planas y 2) un revestimiento interno continuo de células en collarete flageladas, o **coanocitos,** en débil contacto unas con otras; y entre estas dos capas hay 3) un **mesénquima** gelatinoso, que contiene 4) células libres o **amebocitos** de varias clases y 5) numerosas **espículas** de aspecto cristalino, formadas por carbonato cálcico, que sostienen la blanda pared. Algunas espículas son bastones alargados (monoaxones) y otras poseen tres o cuatro radios (tri- o tetraxones). La pared está atravesada por numerosas aberturas de entrada o **poros** (ostíolos), que se extienden desde la superficie externa a la cavidad central, formando cada poro un conducto que atraviesa una célula tubular o **porocito** del pinacodermo.

Las esponjas no pueden moverse, cuando más se pueden contraer, pero los porocitos se pueden abrir o cerrar; en algunas esponjas el ósculo puede cerrarse lentamente. En vida los amebocitos se mueven libremente dentro del mesénquima, que es blando, coloidal o incluso de consistencia acuosa. Cada coanocito es una célula redondeada u oval que descansa sobre el mesénquima, con un collar transparente y que es contráctil en su extremo libre, que rodea la base de un flagelo en forma de látigo. Los flagelos se mueven hacia adelante y hacia atrás, produciendo un flujo continuo de agua que penetra en los ostíolos, pasa a través de la cavidad central y sale por el ósculo. El agua aporta oxígeno y alimento y elimina las substancias de desecho. Por una esponja de 10 centímetros de altura se estima que circulan 95 litros de agua diarios. El alimento

---

es plancton —a
y pequeños frag
coanocitos son
mento. El micr
mo capturan el
El «collarete»
más bien una

Fig.
PON

HEXACTI-
; *Spongia,*
según Lan-

le aspecto cristalino,
co, que sostienen la
as son bastones alar-
oseen tres o cuatro
ared está atravesada
trada o **poros** (ostío-
a superficie externa
cada poro un con-
a tubular o **porocito**

overse, cuando más
porocitos se pueden
onjas el ósculo pue-
da los amebocitos se
el mesénquima, que
de consistencia acuo-
la redondeada u oval
uima, con un collar
l en su extremo libre,
o en forma de látigo.
delante y hacia atrás,
de agua que pene-
és de la cavidad cen-
gua aporta oxígeno y
cias de desecho. Por
s de altura se estima
diarios. El alimento

---

es plancton —animales y plantas microscópicos— y pequeños fragmentos de substancia orgánica. Los coanocitos son los encargados de capturar el alimento. El microscopio electrónico ha mostrado cómo capturan el alimento las células de collarete. El «collarete» no es una estructura sólida, sino más bien una serie de varillas estrechamente esparcidas, muy semejante a una empalizada formada por estacas. Cuando los flagelos producen una corriente de agua, ésta pasa a través de la «empalizada», pero algunas partículas pequeñas, cuyo tamaño es mayor que el existente entre las «estacas», son atrapadas y caen en la base, donde son ingeridas por el coanocito. Las células en collarete

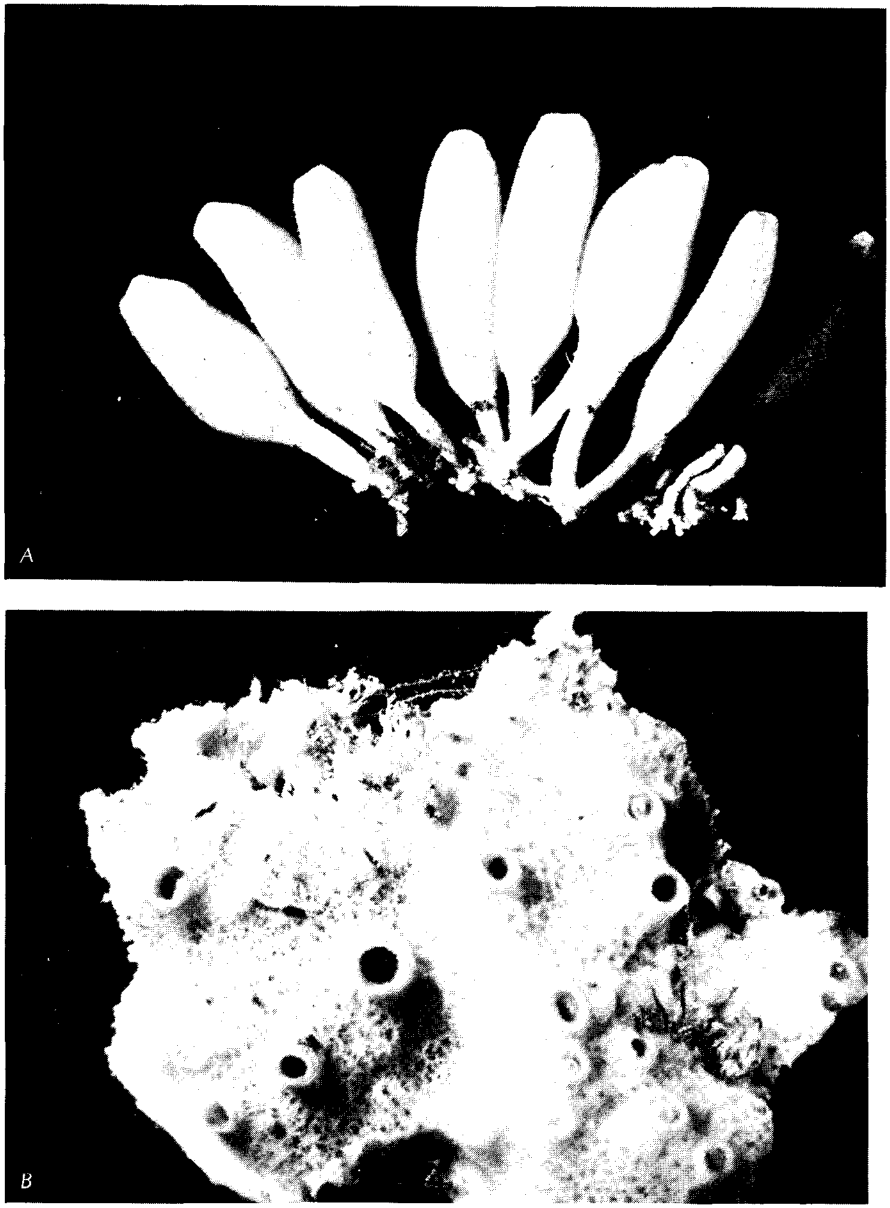


Fig. 16-2 Esponjas. *A. Leucilla nuttingi,* clase CALCÁREOS. *B. Adocia gellindra,* clase DEMOSPONJAS.

pueden pasar el alimento a los coanocitos para que sea transportado a otras zonas y para su digestión final. El material indigerible es pasado a la corriente de agua por los coanocitos. No existen células nerviosas o sensoriales especiales pero las esponjas reaccionan al tacto, especialmente alrededor del ósculo; y los estímulos se transmiten lentamente, probablemente de célula a célula.

16-3 Otras esponjas

Scypha presenta un tipo más complicado (antes se llamaba *Sycon* o *Grantia*), tiene forma alargada, raramente sobrepasa los 2,5 centímetros de altura y posee una cavidad central tubular y un solo ósculo (fig. 16-3 y 16-4). La pared del cuerpo es gruesa y plegada, formando numerosos conductos horizontales cortos. Los **conductos inhalantes** se inician en el exterior en pequeños poros pero terminan ciegos en la superficie interna, mientras que los **conductos radiales** empiezan ciegos cerca de la superficie externa y se abren mediante pequeños **apopilos** en el espongiocele. Otros conductos menores, los **prosopilos,** comunican los conductos inhalantes con los radiales. La superficie externa está cubierta por un fino **pinacodermo dérmico,** el espongiocele está tapizado por un delgado **epitelio gástrico,** y los conductos radiales están tapizados por **coanocitos.** Los sistemas de conductos aumentan enormemente la superficie expuesta al agua. La substancia que hay entre estas capas y rodeando a los conductos es un **mesénquima** gelatinoso que contiene células ameboides, como en *Leucosolenia.* Las espículas que sostienen el cuerpo son principalmente de tres clases: largas y rectas (monoaxones) alrededor del ósculo, cortas y rectas (monoaxones) rodeando a los ostíolos, y en forma de Y (triaxones) las que tapizan el espongiocele y la pared del cuerpo. Las próximas al ósculo y a los poros inhalantes sobresalen de la superficie del cuerpo, dándole un aspecto velloso.

16-4 Sistemas de conductos

La mayoría de las esponjas tienen una estructura complicada, con sistemas de conductos de diferentes clases (fig. 16-5). 1) El tipo simple o **asconoide** *(Leucosolenia)* tiene la pared del cuerpo delgada y perforada por cortos poros rectos que conducen, a través de los **porocitos,** directamente al espongiocele, que está tapizado de coanocitos. 2) El tipo **siconoide** *(Scypha)* contiene dos tipos de conductos, pero solamente los conductos radiales están tapizados por coanocitos. 3) El tipo **leuconoide** tiene el cuerpo formado por un espeso y denso mesénquima atravesado por un complejo sistema de conductos ramificados y los coanocitos están limitados a pequeñas cámaras esféricas flageladas.

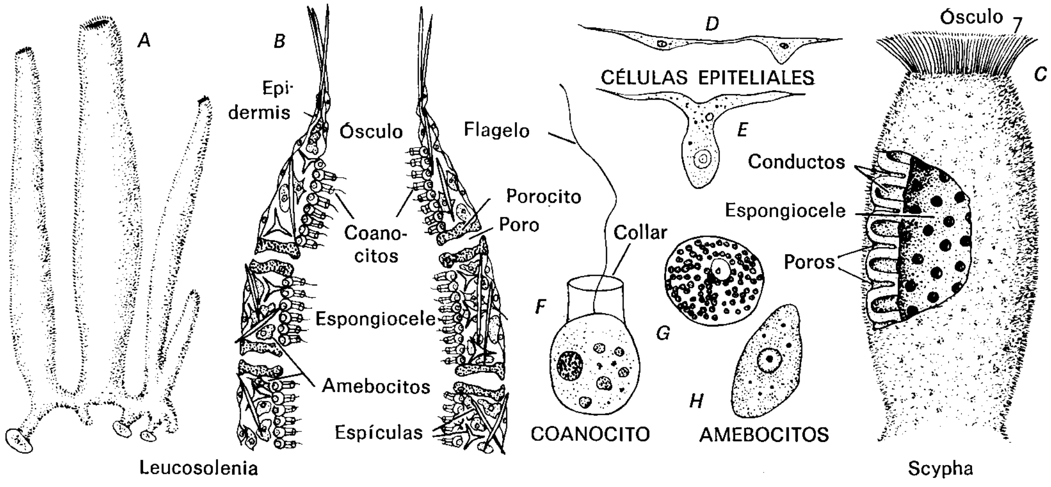
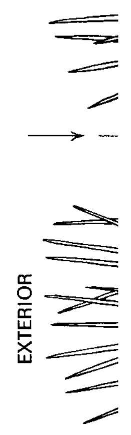


Fig. 16-3 Estructura de las esponjas simples. *A. Leucosolenia,* pequeña colonia. *B. Leucosolenia,* sección aumentada, de la parte superior del cuerpo. *C. Scypha,* individuo completo con parte de la pared del cuerpo cortada (comparar con la figura 16-4). *D-H.* Células de esponjas. *(Adaptado de Hyman.)*



Espículas
monoaxónica

Fig. 1
flecha

16-5 Esqueleto

El blando cuer
por numerosas
por fibras orgán
gura 16-6). En
cosolenia y *Scy*
de calcio (CaC
son silíceas (pri
pículas son de t
rentes; algunas
mencionadas, pe

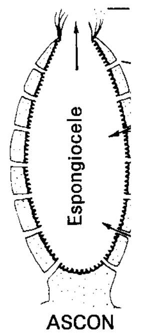
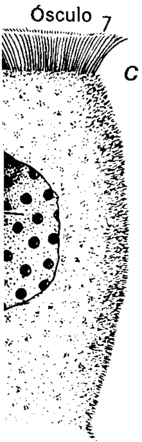


Fig. 16
mesén
agua.
agua d

expuesta al agua.
as capas y rodean-
énquima gelatinoso
como en *Leucoso-*
ıen el cuerpo son
ırgas y rectas (mo-
ortas y rectas (mo-
ɔs, y en forma de
espongiocele y la
al ósculo y a los
la superficie del
ɔso.

en una estructura
ductos de diferen-
imple o **asconoide**
el cuerpo delgada
tos que conducen,
nente al espongio-
ocitos. 2) El tipo
tipos de conduc-
radiales están ta-
o **leuconoide** tiene
o y denso mesén-
jo sistema de con-
ocitos están **limi-**
cas flageladas.


Ósculo
C
cypha

solenia,
e de la
ado de

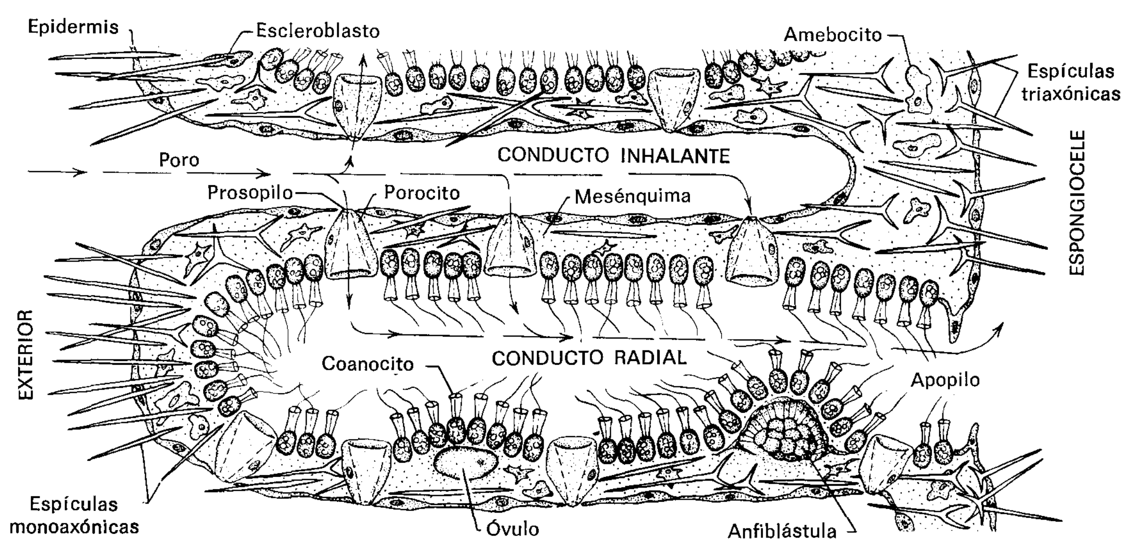

Epidermis
Escleroblasto
Amebocito
Espículas triaxónicas
Poro
CONDUCTO INHALANTE
Prosopilo
Porocito
Mesénquima
ESPONGIOCELE
EXTERIOR
Coanocito
CONDUCTO RADIAL
Apopilo
Espículas monoaxónicas
Óvulo
Anfiblástula

Fig. 16-4 Estructura de la pared del cuerpo de una esponja, ***Scypha;*** **sección esquemática.** Las flechas indican la dirección de los movimientos del agua.

16-5 Esqueleto

El blando cuerpo de las esponjas está sostenido por numerosas espículas cristalinas diminutas o por fibras orgánicas, formando un «esqueleto» (figura 16-6). En las esponjas calcáreas como *Leucosolenia* y *Scypha* las espículas son de carbonato de calcio ($CaCO_3$) y las de las esponjas «vítreas» son silíceas (principalmente de $H_2Si_3O_7$). Las espículas son de tipos, tamaños y formas muy diferentes; algunas de las formas simples ya han sido mencionadas, pero las hay más complicadas. En algunas esponjas vítreas que viven en el fondo del mar las espículas se fusionan formando una verdadera armazón. Las esponjas de tocador y otras esponjas córneas contienen finas fibras de espongina entrecruzadas e irregulares. Esta substancia, como los cabellos, uñas, plumas, etc., es una escleroproteína que contiene azufre, es insoluble, químicamente inerte, y resistente a los enzimas que digieren las proteínas. Las espículas son secretadas por células especiales del mesénquima (escleroblastos) y la espongina por otras (espongioblastos). Una espícula monoaxónica se inicia dentro de un es-

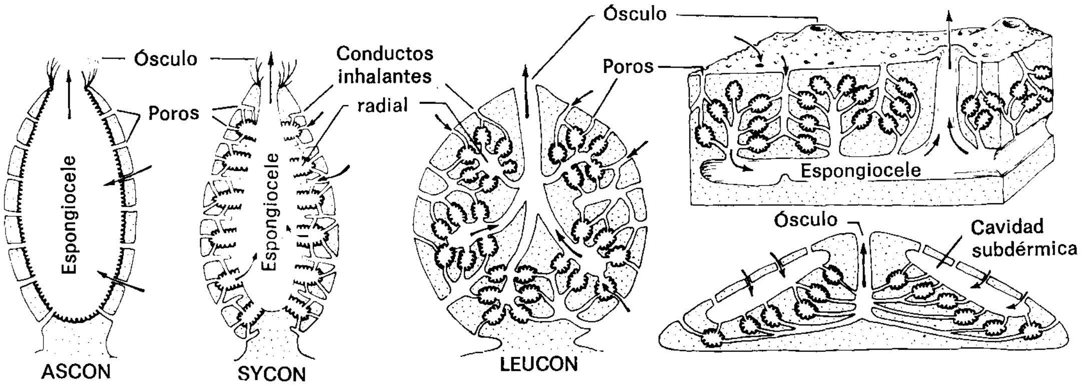

Ósculo
Poros
Espongiocele
ASCON
Conductos
inhalantes
radial
Espongiocele
SYCON
LEUCON
Ósculo
Poros
Espongiocele
Ósculo
Cavidad subdérmica

Fig. 16-5 Sistemas de conductos de las esponjas; secciones esquemáticas; epitelio, líneas finas; mesénquima, punteado; áreas con coanocitos, en negro; las flechas indican las corrientes de agua. *A la derecha, arriba:* porción de una esponja incrustante. *A la derecha, abajo:* esponja de agua dulce.

cleroblasto binucleado, en forma de un filamento orgánico axial alrededor del cual se deposita carbonato cálcico, y la célula se divide en dos cuando el proceso avanza (fig. 16-7). Una célula llamada **célula fundadora,** se desplaza, determinando así la longitud de la espícula; la otra célula, denominada **espesativa,** la sigue y deposita carbonato cálcico. Ambas emigran cuando la espícula ya está formada. Las espículas complejas están formadas por la cooperación de varias células. La clasificación de las esponjas se basa esencialmente en la clase y disposición de estos elementos esqueléticos.

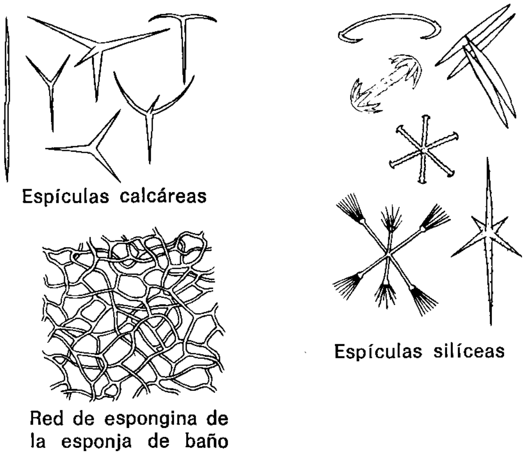


Fig. 16-6 Espículas y fibras de esponjas. *(Según Hyman, The invertebrates.)*

16-6 Histología

El pinacodermo externo y el revestimiento de la cavidad central de las esponjas complejas están constituidos por delgadas células planas **(pinacocitos).** Los coanocitos, dondequiera que se encuentren, forman una capa laxa de células. Estas son las capas celulares organizadas de las esponjas. Las células ameboides (amebocitos) del mesénquima ejercen muchas funciones. Sirven para almacenar y transportar el alimento, para eliminar los productos de excreción, para producir espículas y/o fibras de espongina y también son las que originan las células reproductoras (óvulos, espermatozoides, gémulas). Asimismo, están capacitadas para transformarse en pinacocitos (fig. 16-8). Por tanto, es posible producir todos los tipos celulares

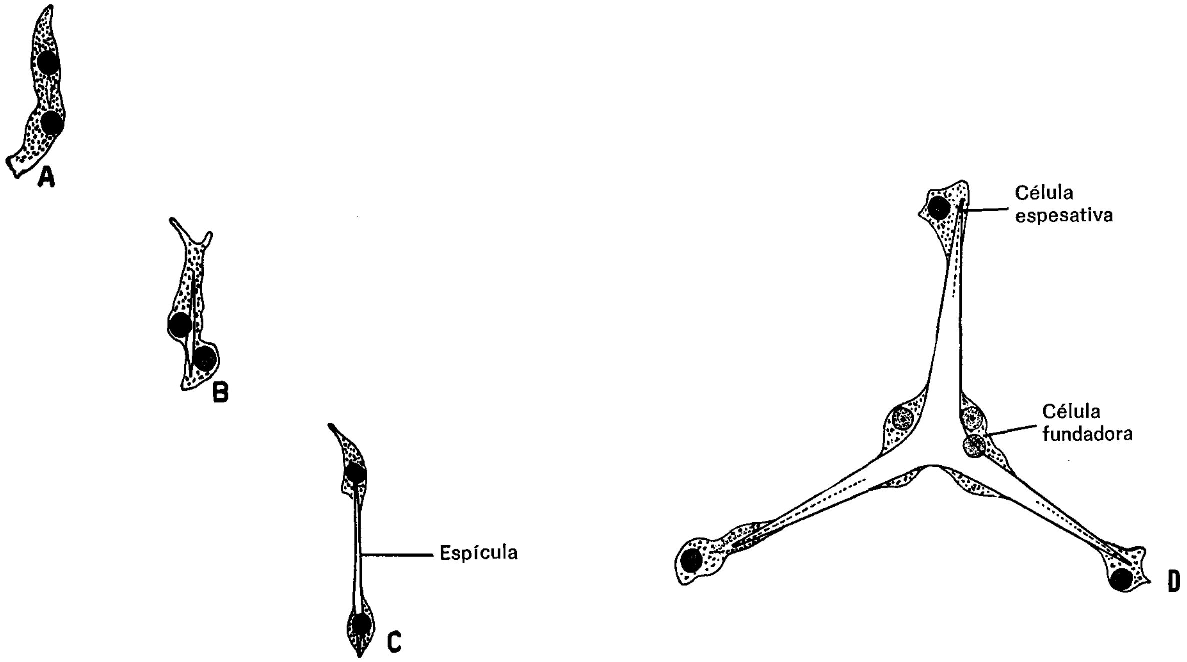


Fig. 16-7 Formación de las espículas en las esponjas. *A-C.* Primeras fases de la secreción de una espícula monoaxónica. *D.* Última fase de la secreción de una espícula triaxónica. *(Según Hyman, 1940.)*

Fig. 1
de lo:

de una esponja
bocitos. Las c
comprenden: 1
3) **colenocitos,**
trellada con ps
o células alarga
teres alrededor
queocitos ameb
últimos tienen
vestigaciones r
lular en las es
son también l
células ameboi
espongioblastos
gura 16-8). Par
servado una pl
no se encuentr
zoos después

16-7 Individua

Algunas de las
nizadas en cap
des vitales las
las esponjas s
y es difícil o i
duo». *Leucoso*
ósculo cada u
pero en las e
merosos sisten
es imposible d

cleroblasto binucleado, en forma de un filamento orgánico axial alrededor del cual se deposita carbonato cálcico, y la célula se divide en dos cuando el proceso avanza (fig. 16-7). Una célula llamada **célula fundadora,** se desplaza, determinando así la longitud de la espícula; la otra célula, denominada **espesativa,** la sigue y deposita carbonato cálcico. Ambas emigran cuando la espícula ya está formada. Las espículas complejas están formadas por la cooperación de varias células. La clasificación de las esponjas se basa esencialmente en la clase y disposición de estos elementos esqueléticos.

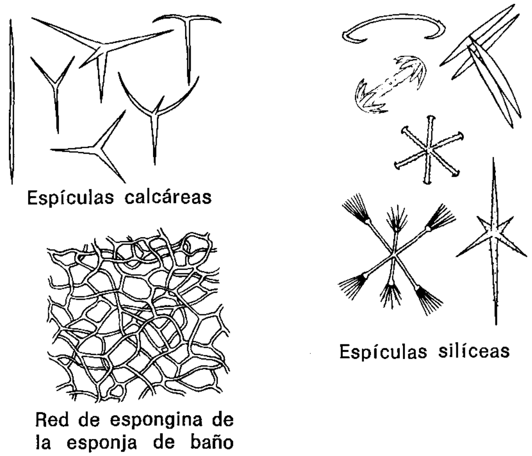


Fig. 16-6 Espículas y fibras de esponjas. *(Según Hyman, The invertebrates.)*

16-6 Histología

El pinacodermo externo y el revestimiento de la cavidad central de las esponjas complejas están constituidos por delgadas células planas **(pinacocitos).** Los coanocitos, dondequiera que se encuentren, forman una capa laxa de células. Estas son las capas celulares organizadas de las esponjas. Las células ameboides (amebocitos) del mesénquima ejercen muchas funciones. Sirven para almacenar y transportar el alimento, para eliminar los productos de excreción, para producir espículas y/o fibras de espongina y también son las que originan las células reproductoras (óvulos, espermatozoides, gémulas). Asimismo, están capacitadas para transformarse en pinacocitos (fig. 16-8). Por tanto, es posible producir todos los tipos celulares

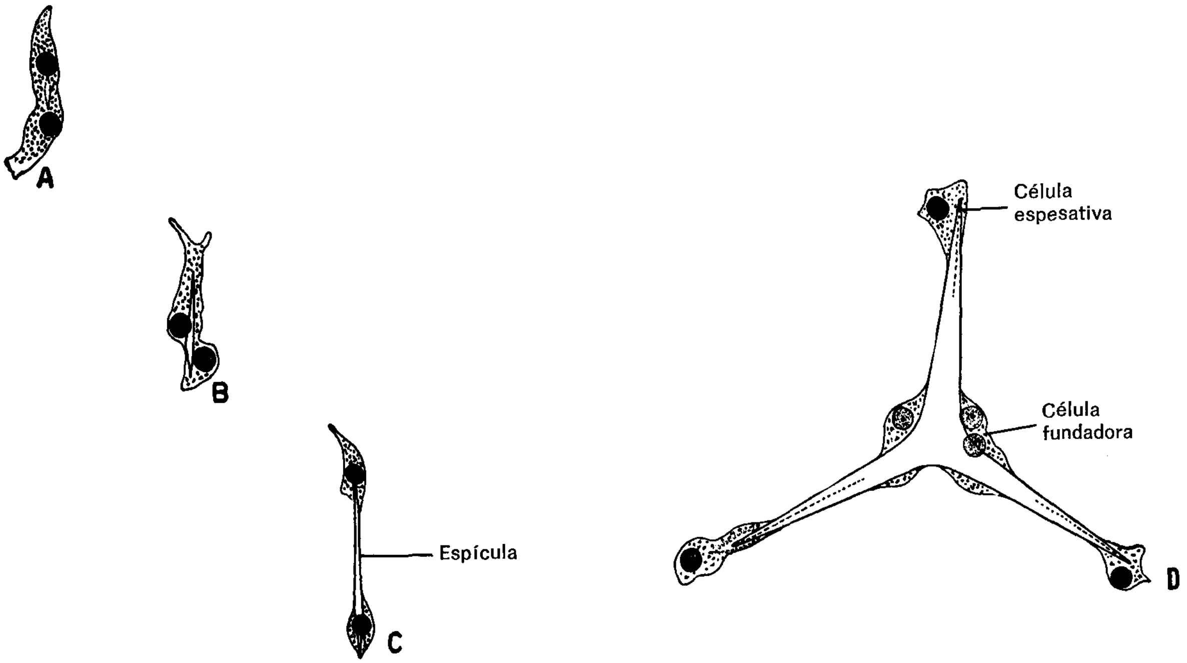


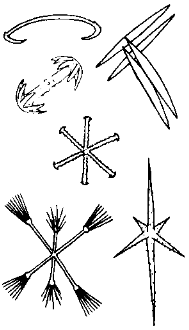
Fig. 16-7 Formación de las espículas en las esponjas. *A-C.* Primeras fases de la secreción de una espícula monoaxónica. *D.* Última fase de la secreción de una espícula triaxónica. *(Según Hyman, 1940.)*

Fig. 16-8
de los a

de una esponja co
bocitos. Las célu
comprenden: 1) e
3) **colenocitos,** o
trellada con pseud
o células alargada
teres alrededor de
queocitos ameboid
últimos tienen nú
vestigaciones recie
lular en las espon
son también los
células ameboides,
espongioblastos, l
gura 16-8). Parece,
servado una plasti
no se encuentra e
zoos después del

16-7 Individualid

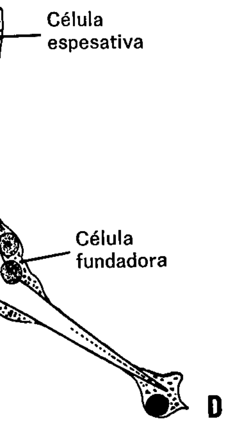
Algunas de las cé
nizadas en capas,
des vitales las rea
las esponjas son
y es difícil o imp
duo». *Leucosoleni*
ósculo cada una,
pero en las espon
merosos sistemas
es imposible defin



Espículas silíceas

ponjas. *(Según Hyman,*

producir espículas
ién son las que ori-
s (óvulos, esperma-
, están capacitadas
itos (fig. 16-8). Por
s los tipos celulares



ecreción de
ica. *(Según*

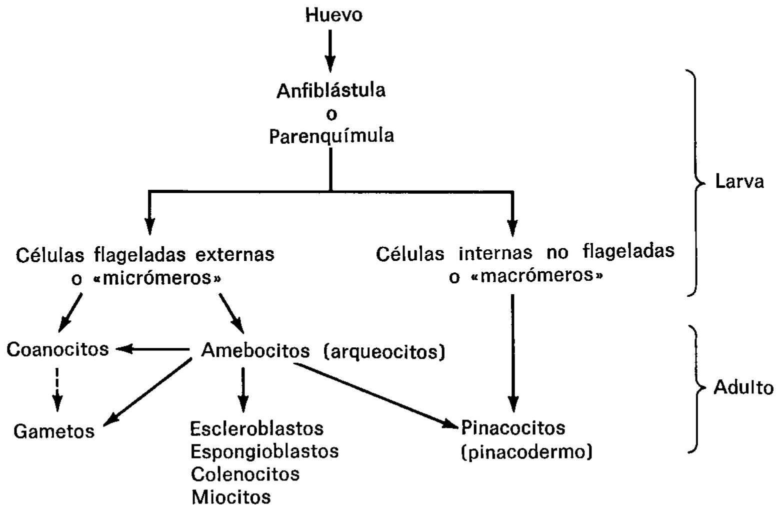

Huevo
Anfiblástula o Parenquímula
Larva
Células flageladas externas o «micrómeros»
Células internas no flageladas o «macrómeros»
Coanocitos
Amebocitos (arqueocitos)
Adulto
Gametos
Escleroblastos
Espongioblastos
Colenocitos
Miocitos
Pinacocitos (pinacodermo)

Fig. 16-8 Origen de los principales tipos celulares de las esponjas. Observar la posición central de los amebocitos.

de una esponja con sólo los coanocitos y los amebocitos. Las células ameboides del mesénquima comprenden: 1) **escleroblastos;** 2) **espongioblastos;** 3) **colenocitos,** o células conjuntivas, de forma estrellada con pseudópodos cintiformes; 4) **miocitos** o células alargadas contráctiles, que forman esfínteres alrededor de los poros y del ósculo, y 5) **arqueocitos** ameboides de funciones variadas. Estos últimos tienen núcleos grandes, con núcleolos. Investigaciones recientes sobre la diferenciación celular en las esponjas sugieren que los arqueocitos son también los precursores de todas las demás células ameboides, incluidos los escleroblastos, los espongioblastos, los colenocitos y los miocitos (figura 16-8). Parece, pues, que las esponjas han conservado una plasticidad de organización celular que no se encuentra en la mayoría de los demás metazoos después del período de desarrollo.

16-7 Individualidad en las esponjas

Algunas de las células de las esponjas están organizadas en capas, pero gran parte de las actividades vitales las realizan células aisladas. Por tanto, las esponjas son agregados de células sin órganos y es difícil o imposible precisar qué es un «individuo». *Leucosolenia* o *Scypha,* que tienen un solo ósculo cada una, pueden considerarse individuos, pero en las esponjas compuestas que poseen numerosos sistemas de conductos y muchos ósculos es imposible definir los límites de un «individuo».

16-8 Fisiología

El funcionamiento de las esponjas depende en gran parte del flujo constante del agua a través del cuerpo. El agua proporciona una fuente constante de oxígeno para la respiración, y los desechos metabólicos salen de la esponja por el mismo sistema. El alimento es extraído del agua, y los gametos y las larvas salen de la esponja gracias a la corriente de agua. Los flagelos de los coanocitos producen el flujo del agua, pero éste no está coordinado por ningún sistema nervioso. Al parecer, los miocitos que rodean el ósculo y determinan su agrandamiento o reducción limitada son los únicos que regulan este flujo.

En general las esponjas no toleran las aguas estancadas porque dependen del movimiento del agua. Los ósculos de las esponjas suelen sobresalir del nivel del resto del cuerpo a fin de dirigir la corriente exhalante lejos de los ostíolos inhalantes de la superficie. Es ésta una adaptación que impide la recirculación del agua, que ya ha cedido el alimento y el oxígeno y lleva los desechos metabólicos de la esponja, por la cual ya ha pasado previamente.

16-9 Reproducción

Las esponjas se multiplican sexual y asexualmente. Las partes de una esponja perdidas en una herida se **regeneran.** Si se estrujan esponjas de ciertas especies *(Microciona prolifera, Ophlitospongia seriata, Suberites ficus)* haciéndolas pasar por una fina malla de seda, de manera que se separen sus células, éstas se reunirán gracias a su movimiento ameboide, se unirán y regenerarán una esponja como la original. Muchas clases de esponjas se reproducen comúnmente por **gemación;** las yemas pueden separarse de la esponja original a medida que avanza el crecimiento o bien permanecer unidas, aumentando el número de partes o el volumen de la masa.

La **reproducción asexual** tiene lugar en las esponjas mediante las yemas, que pueden ser de dos clases. Las yemas externas surgen en ciertas esponjas marinas (DEMOSPONJAS y HEXACTINÉLIDOS) y son agregados de amebocitos que emigran del parénquima hasta la superficie de la esponja, donde se desarrollan formando pequeñas esponjas que luego se dispersan por el fondo para llevar una vida independiente. Las yemas internas o **gémulas** son más comunes, se producen especialmente en las esponjas de agua dulce y permiten la subsistencia de la especie en condiciones desfavorables, como el frío o la sequía (fig. 16-10). En el mesénquima se reúnen grupos de arqueocitos (estatocitos) ricos en materias alimenticias y se rodean de una membrana resistente que a veces contiene espículas. Cuando muere la esponja y se desintegra, las diminutas gémulas se desprenden y sobreviven. En condiciones apropiadas, como en primavera, la masa de células sale de la cubierta y empieza a crecer, formando una nueva esponja. En las esponjas marinas que forman gémulas, éstas no desarrollan la cubierta resistente y suelen formar larvas **parenquímulas** que nadan libremente. (Véase más adelante).

En la **reproducción sexual** algunas esponjas son dioicas (gonocorísticas) y otras (por ejemplo, *Scypha*) son monoicas (hermafroditas). En las esponjas no existen gónadas verdaderas; los gametos pueden desarrollarse sólo en ciertas partes o bien en todo el cuerpo. Los espermatozoides y los óvulos se originan de los arqueocitos o de los coanocitos. La espermatogénesis suele tener lugar en quistes espermáticos especiales. La primera parte de la ovogénesis suele tener lugar en las cámaras flageladas, y después los óvulos en desarrollo emigran a posiciones debajo de los coanocitos. Allí completan su desarrollo y experimentan un rápido crecimiento mediante la absorción de nutrientes de células nodrizas especiales o englobando a estas mismas células nodrizas. En la mayoría de las esponjas la fecundación es interna; los espermatozoides desprendidos, que nadan libremente, penetran en las cámaras flageladas de las esponjas femeninas, entran en un coanocito y son transportadas por él a un óvulo.

Las tres primeras segmentaciones son verticales y producen un disco formado por ocho células piramidales. Luego una segmentación horizontal produce ocho grandes células (futura epidermis) y ocho células pequeñas (futuros coanocitos). Los coanocitos aumentan rápidamente de tamaño y se alargan, forman una blástula y cada uno adquiere un flagelo en su extremo interno, que se halla de cara al blastocele. Las pocas células grandes se redondean y se hacen granulosas, y en su parte media se forma una abertura que funciona como una boca para ingerir las células maternas adyacentes. El embrión entonces vuelve su parte interna hacia fuera (como una fase del protozoo *Volvox),* a través de la boca, quedando al exterior las células flageladas. En esta fase de **anfiblástula** la larva oval escapa por el ósculo del progenitor y nada durante algunas horas con las células flageladas por delante (fig. 16-9). Entonces se asienta y se fija. La parte flagelada de la anfiblástula se invagina dentro de las células no flageladas, mayores, o bien es recubierta por ellas *(gastrulación).* Este proceso de gastrulación en el que los micrómeros se vuelven internos y los macrómeros externos es exactamente opuesto al observado en los metazoos y constituye una base para la inclusión de las esponjas en la rama PARAZOOS. Después de la gastrulación, la larva empieza a desarrollarse en forma de joven esponja (fase de olintus en los CALCÁREOS y de rhagon en las DEMOSPONJAS). Las células del mesénquima se forman a partir de ambas capas. La anfiblástula es característica de sólo algunas esponjas calcáreas. La mayor parte de las DEMOSPONJAS y HEXACTINÉLIDOS tienen una **parenquímula.** Esta larva se diferencia de la anfiblástula por tener toda la superficie externa flagelada en torno a una masa interna y sólida de amebocitos. La parenquímula también se desarrolla en el mesénquima del progenitor, se libera, nada un tiempo y se fija. En la gastrulación, las células flageladas externas se desplazan hacia el interior para formar cámaras flageladas (fig. 16-9).

16-10 Esponjas de agua dulce

La familia de los ESPONGÍLIDOS comprende unos 15 géneros y 150 especies, distribuidas por todo

1
Capa flagelada invaginada
2
Cámara flagelada
3
(a)

Fig. 16-9 Metamo
esponjas calcáreas
de *Sycon:* 1, anfib
la metamorfosis;
desarrollo caracte
parenquímula; 3, l
lación; 4, esponja
Hill Encyclopedia c

el mundo pero l
agua dulce. For
das que pueden
sobre ramas, pi
nas son amarill
están expuestas
nen zooclorelas
sénquima. *Spon*
corrientes solea
luz.

16-11 Esponja

Una nueva cla
PONJAS, ha sid
ponjas recienter
fundas de los
de Jamaica. E
demás esponjas
ducen un esque
que hace que,
corales. Todas

ıayoría de las es-
ı; los espermato-
libremente, pene-
e las esponjas fe-
y son transporta-

ıes son verticales
r ocho células pi-
ón horizontal pro-
ura epidermis) y
coanocitos). Los
e de tamaño y se
ada uno adquiere
ı, que se halla de
llas grandes se re-
en su parte media
na como una boca
adyacentes. El em-
ıterna hacia fuera
lvox), a través de
células flageladas.
larva oval escapa
ada durante algu-
ladas por delante
se fija. La parte
ıvagina dentro de
res, o bien es re-
. Este proceso de
ómeros se vuelven
nos es exactamen-
metazoos y cons-
de las esponjas en
la gastrulación, la
ı forma de joven
CALCÁREOS y de
as células del me-
ambas capas. La
ólo algunas espon-
las DEMOSPONJAS
arenquímula. Esta
lástula por tener
da en torno a una
citos. La parenquí-
el mesénquima del
tiempo y se fija.
lageladas externas
para formar cáma-

s comprende unos
tribuidas por todo

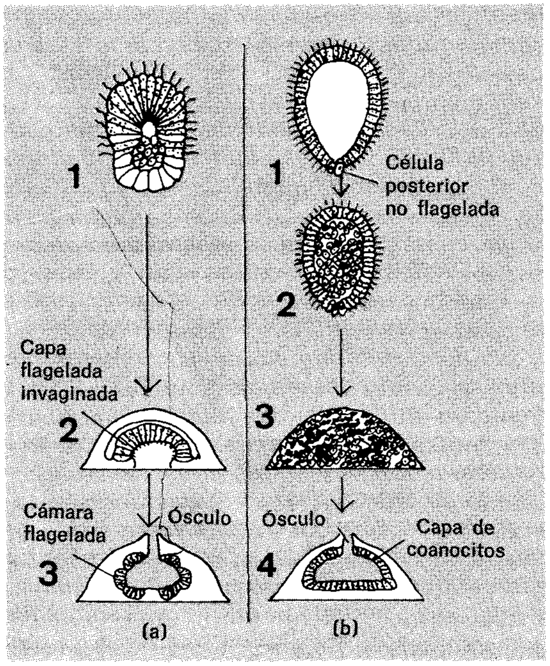


Fig. 16-9 Metamorfosis y estructura de las larvas de las esponjas calcáreas. *(a)* Fases del desarrollo características de *Sycon:* 1, anfiblástula; 2, larva recién asentada durante la metamorfosis; 3, fase siconoide joven. *(b)* Fases del desarrollo características de *Esprella:* 1, celoblástula; 2, parenquímula; 3, larva recién asentada durante la gastrulación; 4, esponja joven del grado asconoide. *(De McGraw-Hill Encyclopedia of Science & Technology.)*

el mundo pero limitadas a las corrientes o lagos de agua dulce. Forman masas irregulares o redondeadas que pueden alcanzar unos 30 cm de anchura, sobre ramas, piedras o plantas (fig. 16-10). Algunas son amarillas o pardas; otras verdes, cuando están expuestas a la luz solar, debido a que contienen zooclorelas (algas de agua dulce) en el mesénquima. *Spongilla lacustris* es común en las aguas corrientes soleadas, mientras que *S. fragilis* evita la luz.

16-11 Esponjas coralinas

Una nueva clase en los PORÍFEROS, las ESCLEROSPONJAS, ha sido propuesta para situar algunas esponjas recientemente descubiertas en las partes profundas de los taludes de los arrecifes de coral de Jamaica. Estas esponjas difieren de todas las demás esponjas vivientes en el hecho de que producen un esqueleto macizo y calcáreo de aragonito que hace que, superficialmente, se parezcan a los corales. Todas las especies descubiertas hasta ahora tienen una fina cubierta de tejido vivo, con una estructura similar a las DEMOSPONJAS, que está por encima de la base calcárea maciza. La superficie de la masa calcárea suele tener fositas y presenta marcadas prominencias que son los lugares donde se hallan los ósculos del animal. El tejido se extiende hasta el interior de las fosas, que se llenan lentamente de carbonato de calcio a medida que la esponja crece. El esqueleto calcáreo es construido por la esponja sobre un retículo de fibras orgánicas que sirven de centros de calcificación. También se secretan espículas silíceas en las que la base está embebida en la matriz de fibra orgánica. Finalmente las espículas quedan retenidas en la matriz calcárea en crecimiento.

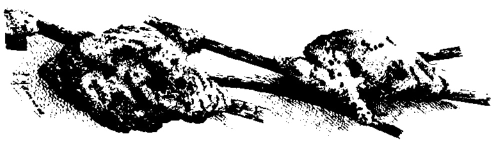
Los ostíolos conducen a cavidades inhalantes o subdérmicas que, a su vez, comunican con pequeñas cámaras flageladas. Los conductos exhalantes convergen en los ósculos elevados y a menudo dejan a la vista la configuración del esqueleto calcáreo subyacente.

Estas esponjas parecen estar muy íntimamente relacionadas con las DEMOSPONJAS. Se ha sugerido que un extraño grupo de fósiles, conocidos con el nombre de Estromatopóridos, cuya posición taxonómica no ha podido ser todavía resuelta, son, de hecho, esqueletos calcáreos de esponjas coralinas.

Estas esponjas son abundantes en los arrecifes de coral y puede que tengan gran importancia en la construcción de los bordes de los mismos.

16-12 Relaciones con otros animales

Las esponjas raramente son atacadas o devoradas por otros animales, probablemente debido a su es-


«Colonias» enteras

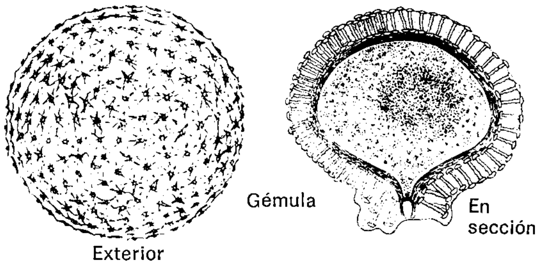


Fig. 16-10 Esponja de agua dulce (familia ESPONGÍLIDOS). Gémulas de un milímetro aproximadamente. *(Según Jammes; Wolcott; y Hyman.)*

queleto y a las secreciones y olores desagradables que producen. Los principales depredadores de las esponjas marinas son los moluscos opistobranquios, principalmente los nudibranquios (fig. 21-17). Las larvas de insectos del orden NEURÓPTEROS viven dentro de las esponjas de agua dulce y se alimentan de ellas. Las cavidades internas de muchas esponjas están habitadas por crustáceos, gusanos, moluscos y otros animales. En una esponja del tamaño de una cuba A. S. Pearse contó 17 128 animales, principalmente una especie de camarón, pero también una variedad considerable de otros, incluso algunos peces de hasta 13 centímetros de longitud. Ciertas clases de cangrejos desgarran pequeños trozos de esponjas vivas, que mantienen sobre su caparazón hasta que se adhieren; el crecimiento de este fragmento sobre el cangrejo le proporciona una cubierta protectora que tiene un olor desagradable y posee espículas espinosas. La esponja *Suberites* crece de ordinario sobre conchas de caracoles habitadas por cangrejos ermitaños; pronto absorbe la concha, de manera que el cangrejo en realidad habita en la cavidad de una esponja. Otra esponja, *Cliona,* crece sobre conchas de moluscos, a las que perfora, ocasionando la muerte del animal. Algunas esponjas que crecen sobre moluscos bivalvos llegan a convertirse en competidores de estos últimos, puesto que tanto la esponja como el molusco se alimentan de plancton; estas esponjas pueden llegar a ser perjudiciales en los lechos de ostras.

16-13 Filogenia de las esponjas

Indudablemente las esponjas son un grupo antiguo, se conocen fósiles que se remontan hasta el Cámbrico. No obstante, el origen de las esponjas y su relación con otros organismos resulta algo oscuro, debido en parte a que ningún metazoo tiene un nivel tan bajo de organización (con el cuerpo construido en torno a un sistema de canales por donde fluye el agua) ni presenta sus rasgos embriológicos únicos. Todos esto ha hecho que los biólogos las incluyan en la rama Parazoos (= subreino PARAZOOS), aparte de la línea evolutiva principal de los metazoos. Se han propuesto al menos dos teorías en torno al origen de las esponjas. Una de ellas considera que las esponjas se han originado a partir del grupo protistas coanoflagelados, que tienen células en collarete. Las objeciones a esta teoría radican en el hecho de que, en la embriología de las esponjas, las células flageladas no son coanocitos y sólo llegan a serlo después de la gastrulación. La segunda teoría considera que las esponjas se han originado de algunos flagelados coloniales, probablemente semejantes a los que dieron origen al resto de los METAZOOS. Esta teoría se basa en las larvas de las esponjas, que se asemejan a las colonias de los flagelados coloniales. La inversión de las larvas cuando las células flageladas se vuelven internas también se encuentra en algunas colonias de flagelados coloniales como *Volvox.* Tal vez, como ciertos biólogos creen, las esponjas y los metazoos tuvieron un antepasado común, que era una masa esférica y ciliada de células en cuyo centro apareció una abertura. Ésta llegó a ser la espongiocele en la línea que condujo a los PORÍFEROS y la cavidad digestiva en la que condujo a los METAZOOS.

El que las esponjas tengan tantos caracteres únicos no compartidos con los metazoos indica que no están en la línea evolutiva principal de los metazoos, que divergieron pronto y no han producido grupos más avanzados. Por tanto, parece apropiada su inclusión en una rama o subreino separado.

Clasificación

Tipo Poríferos (Porifera)

Esponjas. Forma plana, de vaso, redondeada o ramificada; simetría radial o asimétricas; color variado; sin órganos; «cuerpo» con numerosos poros; algunas o todas las cavidades internas tapizadas por coanocitos; esqueleto interno formado por espículas cristalinas, fibras irregulares de espongina, o ambas, raramente sin nada; sésiles y marinas, dos familias de agua dulce; unas 10 000 especies. Precámbrico a Reciente.

Clase 1. Calcáreos (Calcarea) o Calcisponjas (Calcispongiae).

Esponjas calcáreas. Espículas calcáreas, monoaxónicas o con 3 o 4 ramas; superficie del cuerpo cerdosa; coloración apagada; suelen tener menos de 15 cm de longitud.

Orden 1. Homocelos (Homocoela). Cuerpo de tipo asconoide; pared del cuerpo delgada, sin re-

pliegues interno
coanocitos. *Leu*

Orden 2. He
tipo sinconoide
gruesa, con repl
coanocitos en
tinuo. *Scypha (*

Clase 2. Hexac
o Hialosponjas

Esponjas vítrea
(hexactínicas),
redes, algunos
de vidrio; el re
cio. Coanocitos
dedo (siconoide
líndrica o en f
vas planas o po
hasta 90 cm,
didades compre

Orden 1. He
pículas pequeña
tella aspergillun

Orden 2. An
pículas pequeña
bos extremos, s

Clase 3. Demo
(Demospongiae)

Esqueleto de e
de ambas subst
las, cuando est
su mayor parte
leuconoides.

Subclase 1. Te
culas tetraxóni
cuerpo suele se
ficaciones ni p
fundas.

Orden 1. M
pongida) o De
espículas; estr
rella; Halisarca

ɔués de la gas-
ɜra que las es-
ɪlagelados colo-
los que dieron
ta teoría se ba-
: se asemejan a
iales. La inver-
ıs flageladas se
ıtra en algunas
no *Volvox*. Tal
las esponjas y
do común, que
células en cuyo
llegó a ser la
jo a los PORÍFE-
ıe condujo a los

s caracteres úni-
zoos indica que
cipal de los me-
no han produci-
ıto, parece apro-
ɔ subreino sepa-

Clasificación

redondeada o ra-
ɜtricas; color va-
n numerosos po-
s internas tapiza-
ɜrno formado por
lares de espongi-
ı; sésiles y mari-
unas 10 000 es-

lcáreas, monoaxó-
ɜie del cuerpo cer-
n tener menos de

ɔoela). Cuerpo de
o delgada, sin re-

---

pliegues internos, tapizada de forma continua con coanocitos. *Leucosolenia, Clathrina.*

Orden 2. Heterocelos (Heterocoela). Cuerpo de tipo sinconoide o leuconoide; pared del cuerpo gruesa, con repliegues internos; el revestimiento de coanocitos en los conductos radiales no es continuo. *Scypha (Grantia).*

Clase 2. Hexactinélidos (Hexactinellida) o Hialosponjas (Hyalospongiae).

Esponjas vítreas. Espículas silíceas y 6-radiadas (hexactínicas), algunas siempre unidas formando redes, algunos esqueletos semejantes a un tejido de vidrio; el revestimiento superficial es un sincicio. Coanocitos sólo en las cámaras en forma de dedo (siconoide), la masa del cuerpo suele ser cilíndrica o en forma de embudo, algunas son curvas planas o poseen un pedúnculo basal; longitud hasta 90 cm, exclusivamente marinas, a profundidades comprendidas entre los 90 y 5000 m.

Orden 1. Hexasteróforos (Hexasterophora). Espículas pequeñas, 6-radiadas, sin anfidiscos. *Euplectella aspergillum,* regadera de Filipinas.

Orden 2. Anfidiscóforos (Amphidiscophora). Espículas pequeñas (anfidiscos) con ganchos en ambos extremos, sin espículas 6-radiadas. *Hyalonema.*

Clase 3. Demospóngidos, Demosponjas (Demospongiae).

Esqueleto de espículas silíceas, o de espongina, o de ambas substancias, o sin esqueleto; las espículas, cuando están presentes, no son 6-radiadas, en su mayor parte monoaxónicas y tetraxónicas; sólo leuconoides.

Subclase 1. Tetractinélidos (Tetractinellida). Espículas tetraxónicas o sin ellas; sin espongina; el cuerpo suele ser redondeado o aplanado; sin ramificaciones ni prolongaciones; en aguas poco profundas.

Orden 1. Mixospóngidos, Mixosponjas (Myxospongida) o Dendrocerátidos (Dendroceratida). Sin espículas; estructura simple, sin esqueleto. *Oscarella; Halisarca.*

Orden 2. Carnosos (Carnosa), Homoscleróforos (Homosclerophora) o Microscleróforos (Microsclerophora). Espículas presentes, todas aproximadamente del mismo tamaño. *Plakina, Plakortis.*

Orden 3. Corístidos (Choristida). Espículas presentes, unas grandes y otras pequeñas. *Thenea; Geodia.*

Subclase 2. Monaxónidos (Monaxonida). Espículas monaxónicas; algunas con espongina; cuerpo de forma variada; principalmente en las aguas costeras, hasta 45 m, pero algunas a profundidades de 6000 m; abundantes; son las más comunes de entre las esponjas.

Orden 1. Hadroméridos (Hadromerida) o *Astromonaxonélidos (Astromonaxonellida).* Grandes espículas separadas, generalmente en haces radiales; sin espongina. *Suberites; Cliona,* esponja perforadora.

Orden 2. Halicóndridos (Hallichondrida). Grandes espículas con 1 o 2 radios o de ambas clases, mezcladas, no en haces; hay espongina. *Halichondria.*

Orden 3. Peciloscléridos (Poecilosclerida). Grandes espículas unidas por espongina y formando un retículo regular. *Microciona.*

Orden 4. Haplosclériдos (Haplosclerida). Espículas de 2 radios, sin organización especial, generalmente sin espículas pequeñas. *Spongilla,* esponjas de agua dulce; *Haliclona,* marino.

Subclase 3. Ceratosos (Keratosa). *Orden Dictiocerátidos (Dictyoceratida).* Esponjas córneas. Esqueleto formado por una red de fibras de espongina, sin espículas; la forma suele ser redondeada y a menudo de tamaño considerable; superficie correosa, coloración oscura, principalmente negra; *Phyllospongia,* en forma de hoja; *Spongia (Euspongia),* esponja de baño; *Hippospongia.*

Clase 4. Esclerospóngidos, Esclerosponjas (Sclerospongiae).

Esponjas coralinas. Grueso esqueleto de cristales de carbonato de calcio (aragonito) en un retículo de fibras orgánicas; espículas silíceas, varillas monaxónicas con espiras de espinas; el tejido vivo es una delgada lámina sobre la superficie del esqueleto; tamaño hasta 1 m de diámetro; marinas, a profundidades de 8 a 100 m; Devónico a Reciente. *Ceratoporella, Merlia, Stromatospongia, Goreauiella, †Stromatopora.*

Bibliografía

DeLaubenfels, M. W. 1933. The marine and freshwater sponges of California. U.S. National Museum, Proceedings, vol. 81, parte 4, pp. 1-140, ilus.

———. 1936. The sponge fauna of the Dry Tortugas... and the West Indies... [and] a revision of the Porifera. Washington, D. C., Carnegie Institution of Washington, *Publ. 467, 225 pp.,* 22 láms.

———. 1953. A guide to the sponges of Eastern North America. University of Miami, Marine Laboratory, Special Publication, 32 pp.

———. 1954. The sponges of the west-central Pacific. Corvallis, Ore., Oregon State College. X + 320 pp., ilus., mapas.

Florkin, M., y **B. T. Scheer** (dirs.). 1968. Chemical Zoology. Vol. II, Porifera, Coelenterata and Platyhelminthes. Nueva York, Academic Press, Inc. XVIII + 639 pp., ilus.

Fry, W. G. (dir.). 1970. The biology of the Porifera. Nueva York, Academic Press, Inc. XXVIII + 512 pp., ilustradas.

Giese A., y **J. S. Pearse** (dirs.). 1974. Reproduction of marine invertebrates. Vol. 1, Acoelomate and pseudocoelomate metazoans. Nueva York, Academic Press, Inc. XI + 546 pp., ilus.

Harrison, F. W., y **R. R. Cowden** (dirs.). 1976. Aspects of sponge biology. Nueva York, Academic Press, Inc. XIII + 354 pp., ilus.

Hyman, Libbie H. 1940. The Invertebrates. Vol. 1, Protozoa through Ctenophora. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. Sponges, pp. 284-364, figs. 77-105.

Jewell, Minna. 1959. Porifera. En W. T. Edmondson (dir.), Ward and Whipple, Fresh-water biology, 2.ª ed. Nueva York. John Wiley & Sons, Inc. Pp. 298-*312, 30 figs.*

Moore, J. C. (dir.). 1955. Archaeocyatha, Porifera. Part E, Treatise on invertebrate paleontology. Nueva York, Geological Society of America. XVIII + 122 pp., 728 figs.

Pennak, R. W. 1953. Fresh-water invertebrates of the United States. Nueva York, The Ronald Press Co. Sponges, pp. 77-97, ilus.

17

Tipos F

Los tipos Cnida
mente relaciona
consideró un tip
bre que suele u
Los tipos comp
damentales que
esta razón, se e
son animales di
ganos o sistema
simetría radial c
vertebrados pres
pas de tejidos
nor grado, por
Otro rasgo sem
central, que es e
Se distinguen
deras capas de
Metazoos. Ade
es una cavidad
Aunque los d
lares, comparten
fundamentales y
existen diferenci
ra separarlos en
den resumirse
tienen nematoci

erata and Platyhel-
Press, Inc. XVIII

gy of the Porifera.
:. XXVIII + 512 pp.,

1974. Reproduction
, Acoelomate and
ueva York, Acade-
is.
irs.). 1976. Aspects
, Academic Press,

ebrates. Vol. 1, Pro-
va York, McGraw-
p. 284-364, figs. 77-

W. T. Edmondson
n-water biology, 2.ª
Sons, Inc. Pp. 298-

ieocyatha, Porifera.
paleontology. Nue-
f America. XVIII +

nvertebrates of the
e Ronald Press Co.

17

Tipos Radiados: Cnidarios y Ctenóforos

Los tipos CNIDARIOS y CTENÓFOROS están estrechamente relacionados y durante mucho tiempo se les consideró un tipo único; CELENTÉREOS es un nombre que suele usarse todavía para los CNIDARIOS. Los tipos comparten características comunes fundamentales que no aparecen en otros tipos y, por esta razón, se estudian juntos aquí. Ambos tipos son animales diploblásticos, con tejidos y sin órganos o sistemas de órganos y con un modelo de simetría radial o birradial. Ningún otro tipo de invertebrados presenta esta combinación. Las dos capas de tejidos están separadas, en mayor o menor grado, por una mesoglea inerte y gelatinosa. Otro rasgo semejante es la cavidad gastrovascular central, que es el único espacio interno.

Se distinguen de las esponjas por tener verdaderas capas de tejido. Por ello son los primeros METAZOOS. Además, su cavidad interna principal es una cavidad digestiva.

Aunque los dos tipos son superficialmente similares, comparten algunas semejanzas morfológicas fundamentales y fueron incluidos en un tipo único, existen diferencias suficientes entre ellos como para separarlos en dos tipos. Estas diferencias pueden resumirse del siguiente modo: los cnidarios tienen nematocistos, mientras que los ctenóforos (excepto una especie) carecen de ellos; los ctenóforos tienen series de placas pectinadas, poros anales y un órgano sensorial complejo, que no poseen los cnidarios. Los cnidarios son polimorfos, con diversas fases de pólipo y medusa, en tanto que los ctenóforos son monomorfos. Finalmente los ctenóforos tienen una forma de desarrollo embrionario no observada en los cnidarios.

Tipo Cnidarios

Los CNIDARIOS (Gr. *knide,* ortiga) son los animales más inferiores con tejidos diferenciados. Los individuos están separados o forman colonias y son de dos tipos: 1) el **pólipo** o hidrante, de cuerpo tubular, con un extremo cerrado, por donde se fija, y el otro con una boca central que suele estar rodeada de tentáculos blandos; 2) la **medusa,** que nada libremente y tiene el cuerpo gelatinoso en forma de sombrilla, con tentáculos en el borde y la boca situada en un saliente de la superficie cóncava. Ambas formas presentan numerosas modifi-

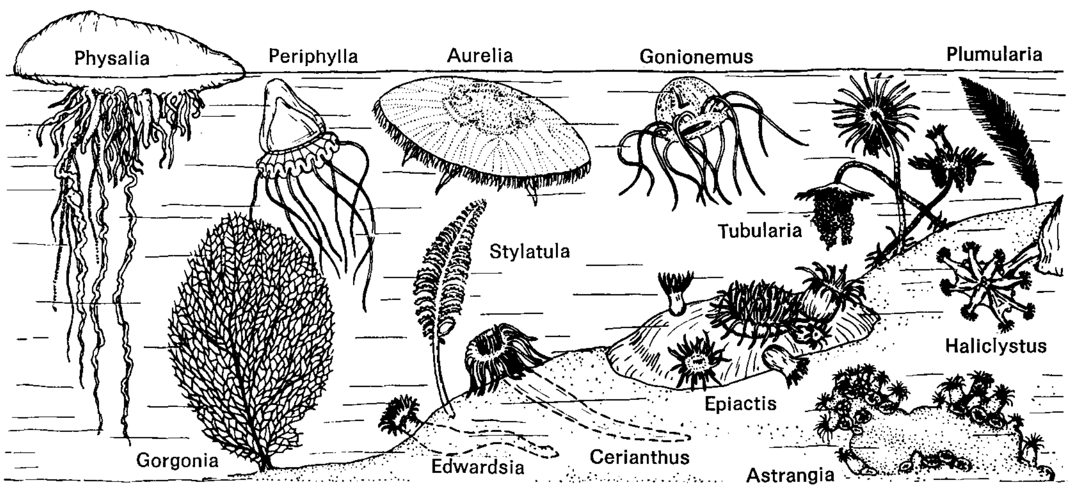


Fig. 17-1 Tipo CNIDARIOS. Algunos representantes marinos en sus hábitats característicos, todos reducidos pero no a la misma escala. Clase HIDROZOOS, Orden HIDROIDEOS: *Tubularia, Plumularia, Gonionemus;* Orden SIFONÓFOROS: *Physalia.* Clase ESCIFOZOOS, Orden ESTAUROMEDUSAS: *Haliclystus;* Orden CORONADOS: *Periphylla;* Orden SEMEOSTOMAS: *Aurelia,* medusa común. Clase ANTOZOOS, Orden GORGONÁCEOS: *Gorgonia,* abanico de mar; Orden PENNATULÁCEOS: *Stylatula,* pluma de mar; Orden ACTINIARIOS: *Edwardsia, Epiactis,* anémonas de mar; Orden MADREPORARIOS: *Astrangia,* coral pétreo; Orden CERIANTARIOS: *Cerianthus.*

caciones y se hallan en el ciclo biológico de numerosas especies. Cada individuo posee una cavidad digestiva, algunas fibras musculares y numerosas y pequeñas cápsulas urticantes (nematocistos). Todos son acuáticos y prácticamente todos marinos. El tipo comprende los hidroides e hidromedusas, etc. (Clase Hidrozoos), las medusas (Clase Escifozoos) y las anémonas de mar y los corales (Clase Antozoos). Muchos hidroides forman pequeñas colonias densas de aspecto de planta, las medusas y algunas hidromedusas son algo nadadoras; las anémonas, de aspecto de flores, abundan en las costas rocosas del océano, y los corales, con sus esqueletos calizos, forman arrecifes en las costas tropicales. Muchas anémonas y corales presentan una coloración brillante, como algunas medusas y son frecuentes las especies luminiscentes. Los cnidarios tienen poca importancia económica; algunos corales se emplean en joyería y en decoración y las células urticantes de algunas medusas y sifonóforos dañan a menudo a los bañistas (unas pocas son muy peligrosas).

17-1 Características

1. Simetría radial o birradial alrededor de un eje oral-aboral; sin cabeza ni segmentación.
2. Cuerpo con dos capas de células: una epidermis externa y una gastrodermis interna, con poca o mucha mesoglea entre ellas; nematocistos en una de las dos capas o en ambas.
3. Esqueleto calizo, córneo o sin él; fibras musculares en los epitelios.
4. Boca rodeada de tentáculos blandos que se comunica con una cavidad digestiva (gastrovascular) en forma de saco que puede estar ramificada o dividida por septos; sin ano.
5. Sin órganos respiratorios, circulatorios o excretores.
6. Una red difusa de células nerviosas no polarizadas en la pared del cuerpo pero sin sistema nervioso central; algunas con manchas oculares o estatocistos.
7. La reproducción suele ser por gemación asexual en la fase fija (pólipo) y con reproducción sexual por gametos en la fase libre (medusa); monoicas o dioicas; algunas con gónadas simples pero sin conductos sexuales; segmentación holoblástica; larva plánula ciliada; la boca se forma a partir del blastóporo.
8. Todos poseen cnidocitos con nematocistos (orgánulos urticantes), empleados comúnmente para capturar el alimento y defenderse.

La capacidad urticante de los cnidarios era conocida por Aristóteles, quien consideraba a estos organismos como intermedios entre los anima-

---

les y las planta
tiempo en los Z
con varias forma
Cuando se com
siglo xviii, Linn
equinodermos e
a su simetría. L
ponjas, celentér
reos, y hasta 1
de los Porífero
Ctenóforos y
ponjas por pose
dad digestiva di

17-2 Tamaño

Los pólipos hid
croscópicos, per
pecies tienen d
diámetro. Las m
2 m de diámetro
seen tentáculos
anémonas tiene
de diámetro. L
rales son dimin
masas macizas

17-3 Hidra

El pequeño póli
bre de hidra es
más simples y su
ción a los Meta
da y flexible, de
tentáculos delica
en las aguas dul
y generalmente
dras, ramas o
especies existent
«blanca», *Hydra*
tentáculos cortos
Hydra oligactis
pedúnculo y te
largos que el cue
viridissima (ante
cas (zooclorelas)
al cuerpo un co
que sigue es ap

Plumularia
Haliclystus

s, todos
, *Plumu-*
EDUSAS:
común.
ACEOS:
; Orden

rmis interna, con
ellas; nematocis-
en ambas.
él; fibras muscu-

landos que se co-
stiva (gastrovascu-
ede estar ramifica-
ano.
ulatorios o excre-

viosas no polariza-
ro sin sistema ner-
anchas oculares o

gemación asexual
eproducción sexual
nedusa); monoicas
is simples pero sin
ación holoblástica;
se forma a partir

nematocistos (or-
comúnmente para
lerse.

s cnidarios era co-
consideraba a es-
os entre los anima-

les y las plantas. Estuvieron incluidos por mucho tiempo en los Zoófitos (Gr. animales-plantas) junto con varias formas, desde las esponjas a las ascidias. Cuando se comprobó su naturaleza animal, en el siglo XVIII, Linneo y otros los clasificaron con los equinodermos en el grupo de los RADIADOS, debido a su simetría. Leuckart, en 1847, agrupó a las esponjas, celentéreos y ctenóforos en los CELENTÉREOS, y hasta 1888 Hatschek no separó los tipos de los PORÍFEROS, CNIDARIOS y CTENÓFOROS. Los CTENÓFOROS y CNIDARIOS se distinguen de las esponjas por poseer tejidos (METAZOOS) y una cavidad digestiva diferenciada.

17-2 Tamaño

Los pólipos hidroides individuales suelen ser microscópicos, pero las colonias de las diferentes especies tienen desde pocos milímetros a 2 m de diámetro. Las medusas tienen de 12 mm a más de 2 m de diámetro; las mayores *(Cyanea arctica)* poseen tentáculos que llegan a 10 m de longitud. Las anémonas tienen entre algunos milímetros y 1 m de diámetro. Los pólipos individuales de los corales son diminutos, pero sus esqueletos forman masas macizas en los mares cálidos.

Clase Hidrozoos (Hidroideos)

17-3 Hidra

El pequeño pólipo solitario conocido con el nombre de hidra es uno de los animales pluricelulares más simples y su descripción es útil como introducción a los METAZOOS y a los CNIDARIOS. Es delgada y flexible, de 10 a 30 mm de longitud, con varios tentáculos delicados en un extremo (fig. 17-5). Vive en las aguas dulces de los lagos y ríos, frías, limpias y generalmente permanentes y se fija sobre las piedras, ramas o vegetación acuática. De las nueve especies existentes en los Estados Unidos, la hidra «blanca», *Hydra americana*, es gris o tostada, con tentáculos cortos y sin pedúnculo; la hidra parda, *Hydra oligactis* (antes *H. fusca*), posee un delgado pedúnculo y tentáculos tres o cuatro veces más largos que el cuerpo; y la hidra verde, *Chlorohydra viridissima* (antes *H. viridis*) posee algas simbióticas (zooclorelas) en sus células internas, que dan al cuerpo un color verde de hierba. La descripción que sigue es aplicable a cualquier especie común.

17-4 Rasgos generales

El cuerpo (fig. 17-2) es un tubo cilíndrico con el extremo inferior cerrado, y formando un **disco basal,** o «pie», que emplea para fijarse sobre los objetos o para la locomoción. El extremo opuesto, el oral, que es libre, contiene la **boca,** pequeña abertura sobre un **hipostoma** cónico rodeado por 6 a 10 **tentáculos** delgados. La boca conduce a la cavidad digestiva, o **cavidad gastrovascular** que ocupa el interior del cuerpo y comunica con las cavidades alargadas de los tentáculos. El número de tentáculos difiere en las especies distintas y aumenta con la edad y tamaño del animal. Todo el animal es muy flexible. El cuerpo puede alargarse formando un tubo delgado, puede curvarse en cualquier dirección, o puede contraerse formando una bola corta. Los tentáculos se mueven independientemente o conjuntamente y pueden alargarse en forma de finos filamentos o contraerse hasta formar pequeños botones. Las paredes laterales del cuerpo pueden contener **yemas** laterales, que dan lugar a nuevos individuos por reproducción asexual; a veces hay otros salientes redondeados, los **ovarios** o los **testículos,** encargados de la reproducción sexual.

17-5 Estructura celular y funciones

La pared del cuerpo y de los tentáculos está formada por sólo dos capas de células (fig. 17-2): una delgada **epidermis** externa, de células cuboidales y de función principalmente protectora y sensorial, y una **gastrodermis** interna más gruesa, de células altas, que sirven principalmente para la digestión. Entre ambas se halla una delgada **mesoglea** no celular, secretada por las dos capas y unida a ellas, que forma una armazón elástica para el cuerpo y los tentáculos.

Ambas capas están compuestas por varias clases de células: 1) epiteliomusculares; 2) glandulares; 3) intersticiales, 4) cnidocíticas y 5) sensoriales. Existe una red de células nerviosas en la epidermis y en la gastrodermis. Cada tipo de células está especializado, en estructura y función, para realizar determinados procesos vitales; colectivamente realizan todas las actividades de la hidra, como en los animales pluricelulares. Muchas de las células de la gastrodermis llevan uno o dos flagelos en forma de látigo, que salen, cada uno, de un blefaroplasto del interior de la célula.

Las **células epiteliomusculares** tienen forma de

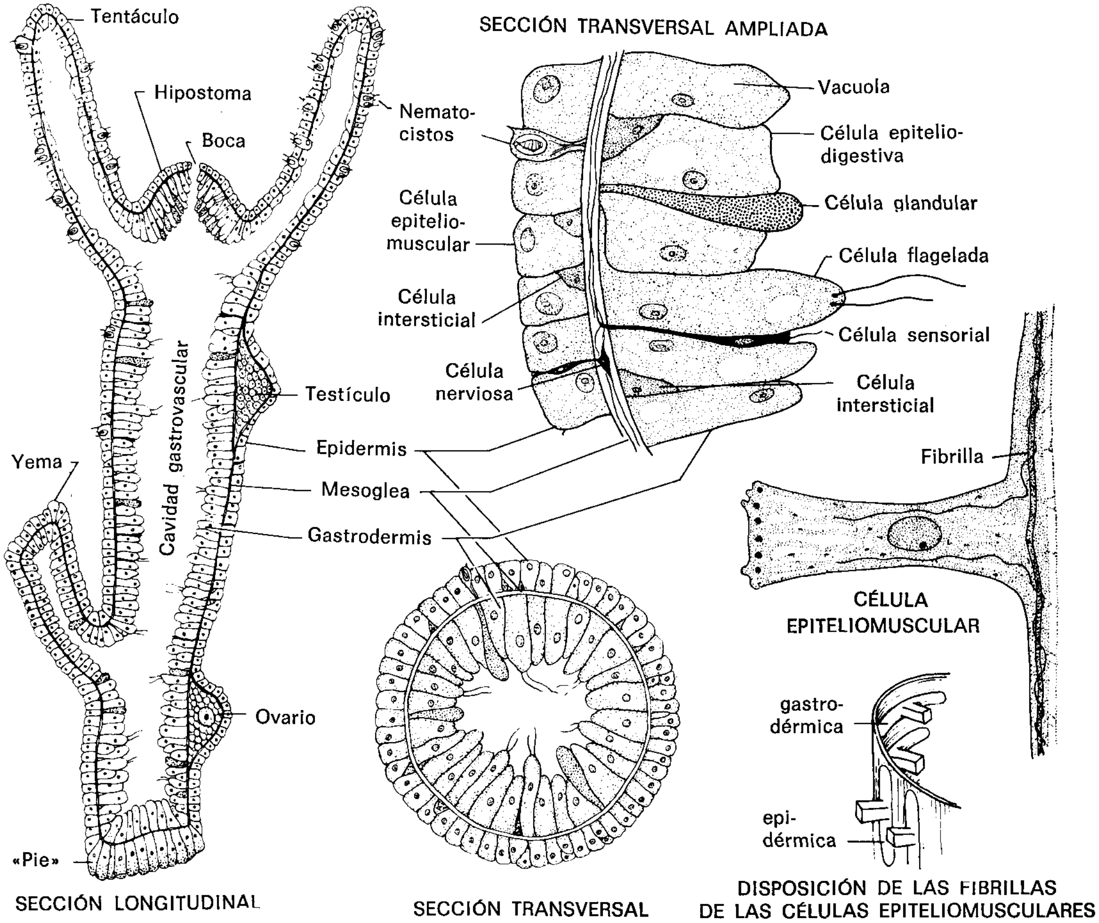

Tentáculo
Hipostoma
Boca
Nematocistos
Célula epiteliomuscular
Célula intersticial
Célula nerviosa
Testículo
Cavidad gastrovascular
Yema
Epidermis
Mesoglea
Gastrodermis
Ovario
«Pie»
SECCIÓN LONGITUDINAL
SECCIÓN TRANSVERSAL AMPLIADA
Vacuola
Célula epiteliodigestiva
Célula glandular
Célula flagelada
Célula sensorial
Célula intersticial
Fibrilla
CÉLULA EPITELIOMUSCULAR
gastrodérmica
epidérmica
SECCIÓN TRANSVERSAL
DISPOSICIÓN DE LAS FIBRILLAS DE LAS CÉLULAS EPITELIOMUSCULARES

Fig. 17-2 *Hydra.* Estructura vista en secciones microscópicas. *(Célula epiteliomuscular según Hyman, The invertebrates.)*

1, poseen una porción esterior bulbosa y una base alargada que contiene una fibrilla contráctil junto a la mesoglea. En la epidermis estas células están colocadas unas junto a otras y, en conjunto, forman la superficie externa del cuerpo; sus fibrillas se fijan longitudinalmente sobre la mesoglea y actúan como músculos longitudinales que se contraen, acortando el pedúnculo y los tentáculos. Las células epiteliodigestivas de la gastrodermis forman la parte principal del revestimiento de la cavidad gastrovascular y funcionan activamente en la digestión del alimento. Sus fibrillas contráctiles se fijan transversalmente en la mesoglea, de manera que actúan como músculos circulares, reduciendo el diámetro y extendiendo la longitud del cuerpo. Las fibrillas circulares contráctiles que rodean la boca y la base de los tentáculos actúan como esfínteres para cerrar dichas aberturas.

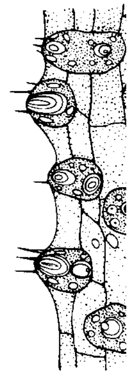
El disco basal está cubierto exclusivamente por **células glandulares** altas que secretan un mucus pegajoso mediante el cual la hidra se fija sobre los objetos sumergidos en el agua; estas células también pueden producir una burbuja de gas. En otras partes de la epidermis las células glandulares son poco abundantes, pero cerca de la boca las hay grandes, y otras muchas se hallan esparcidas por la gastrodermis, donde secretan los enzimas que digieren el alimento.

Las **células intersticiales** son células pequeñas, redondas e indiferenciadas con grandes núcleos, situadas entre las bases de las células epidérmicas. Pueden producir todos los otros tipos celulares,

---

Fig.
Flori

como los cnid
la regeneració
cnidocitos son
rior se encuent
cnidarios, el **n**
pequeña cápsu
tiene un **tubo**
cual puede ser
tura de una
En el exterior
que actúa com
hallan aislado
formados por
una gran célu



Tentáculo
con «bater
nematoc

Fig.

la

al

a

R

IBRILLAS
MUSCULARES

según

actúan como es-
iras.
clusivamente por
cretan un mucus
a se fija sobre los
estas células tam-
a de gas. En otras
s glandulares son
la boca las hay
an esparcidas por
los enzimas que

células pequeñas,
grandes núcleos,
élulas epidérmicas.
os tipos celulares,

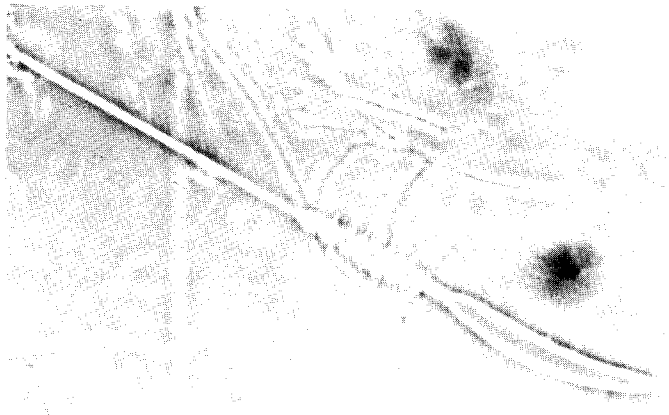


Fig. 17-3 Nematocito descargado de *Corynactis californica.* **x 1000.** *(Cortesía del Dr. R. Mariscal, Florida State University.)*

como los cnidocitos y los gametos; son la base de la regeneración y cicatrización del cuerpo. Los **cnidocitos** son células especializadas en cuyo interior se encuentra el aparato urticante único de los cnidarios, el **nematocisto.** Cada nematocisto es una pequeña cápsula oval llena de líquido y que contiene un **tubo filamentoso** arrollado en espiral, el cual puede ser evaginado para contribuir a la captura de una presa o a la locomoción (fig. 17-3). En el exterior del cnidocito se halla un **cnidocilo** que actúa como un gatillo. Algunos nematocistos se hallan aislados, pero a menudo se hallan grupos formados por uno grande y varios pequeños en una gran célula epitelial que forma una especie de tubérculo superficial o «batería». Los nematocistos abundan especialmente en los tentáculos, pero algunos se hallan esparcidos por la epidermis, excepto sobre el disco basal. Estas células no se encuentran en la gastrodermis de las hidras.

La hidra (fig. 17-4) posee cuatro clases de nematocistos: 1) los grandes y esféricos, **penetrantes** (16 μm de diámetro), poseen un largo tubo filamentoso arrollado y en su base tienen tres largas espinas y tres hileras de pequeñas barbas; cuando descargan, el tubo sale y atraviesa la piel de los pequeños animales, inyectando un líquido (hipnotoxina) que paraliza a la presa. 2) Los de forma de pera, **envolventes** (9 μm de longitud), contienen

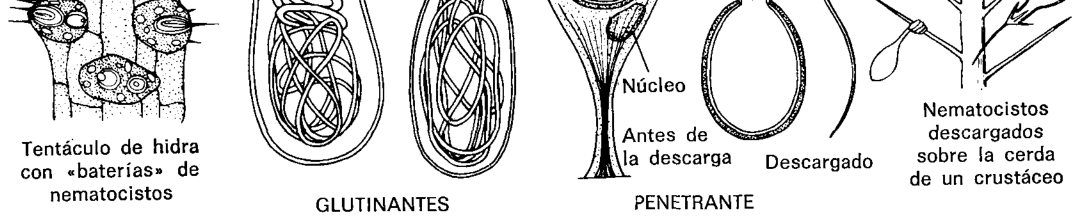

Tentáculo de hidra con «baterías» de nematocistos
ENVOLVENTE
GLUTINANTES
Cnidoblasto
Cnidocilo
Filamento
Tapa
Núcleo
Antes de la descarga
Descargado
PENETRANTE
Nematocistos descargados sobre la cerda de un crustáceo

Fig. 17-4 Los nematocistos o cápsulas urticantes de la hidra. *(Según Schulze.)*

un filamento corto y grueso arrollado en una sola espira; al descargar se arrollan fuertemente alrededor de las quetas o pelos de la presa. 3) Los **estreptolino glutinantes** (9 µm), ovales, poseen un largo filamento, arrollado en tres o cuatro espiras transversales, que lleva pequeñas espinas y puede arrollarse al descargar. 4) Los **estereolino glutinantes** (7 µm), pequeños, descargan un filamento recto inerme. Los dos primeros tipos tienen especial importancia para la captura de presas; los otros producen una secreción pegajosa, que posiblemente se emplea para la locomoción y para la captura de alimento.

El cnidocito es un efector independiente, pues la descarga del nematocisto no se debe a un impulso nervioso, sino a los estímulos que actúan directamente sobre el cnidocilo. Se había pensado que actuaba como un gatillo, pero un estímulo mecánico directo, como tocarla con una varilla de vidrio o el contacto con los protozoos que viven y se mueven por la superficie de la hidra, no suele ser eficaz. Las substancias que se difunden por el agua, procedentes de los pequeños crustáceos, gusanos y larvas de que se alimenta la hidra, suelen provocar la descarga, lo mismo que el ácido acético añadido al agua. La evaginación del filamento es, pues, evidente que está determinada por un aumento de presión osmótica dentro de la cápsula.

El cnidocito, que contiene un nematocisto, se desarrolla en la epidermis del cuerpo; de allí emigra a la cavidad gastrovascular arrastrado por un líquido, y pasa luego de nuevo a través de la pared del cuerpo o de un tentáculo hasta localizarse definitivamente en la epidermis; nunca se origina en los tentáculos. El tubo filamentoso no puede retirarse después de descargado y el cnidocito no puede formar otro nematocisto; estas partes vuelven al énteron y son digeridas, para ser reemplazadas por nuevas células y cápsulas que llegan por la vía ya descrita.

Para observar **células sensoriales y nerviosas** se requieren métodos especiales de tinción. Esparcidas por la epidermis hay numerosas **células sensoriales** alargadas y de varias clases, con ápices cerdosos o flagelados. Son más numerosas en los tentáculos, alrededor de la boca y alrededor del disco basal; en la gastrodermis existen algunas. Las bases de las células sensoriales están conectadas con las **células nerviosas,** que forman una red en la epidermis y en la mesoglea adyacente (fig. 17-6). Las células nerviosas poseen prolongaciones alargadas de varias clases y suelen conducir los impulsos en ambas direcciones y no en una sola dirección como en los animales superiores. Estas prolongaciones (axones y dendritas) se unen por sinapsis a las células sensoriales, a otras células nerviosas y a las fibras contráctiles de las células epiteliomusculares. Esta combinación constituye un **mecanismo sensorial neuromotor;** las células sensoriales **reciben** estímulos, las células nerviosas **conducen** impulsos y las fibras contráctiles **reaccionan** a estos últimos. Si se exceptúan los orgánulos neuromotores de algunos protozoos, éste es el primer y más simple mecanismo nervioso que se halla en los animales. Tiene por función la coordinación del movimiento del cuerpo y de los tentáculos. No existe ganglio central o cerebro como ocurre en los gusanos planos y en los metazoos superiores.

17-6 Locomoción

La hidra vive adherida por su disco basal a los objetos sumergidos, pero puede girar, realizar movimientos para capturar presas y cambiar de lugar. Se puede mover de distintas maneras. De ordinario se encorva, fija sus tentáculos en el substrato mediante los nematocistos glutinantes, se suelta y mueve el disco basal hacia un nuevo lugar, desengancha los tentáculos y vuelve a adquirir una posición erguida (fig. 17-5). Este «caminar» se parece al movimiento de una sanguijuela. Algunas veces se desplaza invertida, empleando los tentáculos como patas. También puede deslizarse por el substrato mediante una acción parecida a la de pseudópodos, de las células del disco basal. A veces emplea una burbuja de gas secretada en el mucus por el disco para ascender en el agua y flotar en la superficie. *H. oligactis* puede trepar fijando sus largos tentáculos sobre algún objeto, soltándose por la región del disco basal y contrayendo luego los tentáculos. Las hidras blancas y pardas a menudo permanecen fijas durante largos períodos, mientras que las hidras verdes se mueven con frecuencia, especialmente en busca de alimento.

17-7 Alimentación y digestión

La hidra se alimenta principalmente de pequeños crustáceos, de larvas de insectos y de animales semejantes; a veces puede engullir presas mayores que ella misma. Un animal hambriento suele permanecer fijo por su base con el cuerpo extendido y los tentáculos estirados, moviéndolos en

Fig. 1
de lor

busca de presa.
pequeño animal
gan de una vez
a la víctima y
toxina, los env
apéndices u otr
den adherirse a
den realizar mo
los nematocistos
táculos se enco
mento a la boca
del alimento, qu
perior de la ca
tracciones del hi
El glutatión, qu
tocistos penetrar
abrir la boca.

Las células g
tran en activida
tienen enzimas,
Las dilataciones
cuerpo y los mo
a los de un láti
buyen a poner
el alimento. Las
desintegran y li
más duras (tale
afectadas. Parte
lularmente en la
tancias parcialm
las células de l
se completa int
tracelular, los e
liomusculares d
podos que intr
vacuolas del in
protozoos y en
los métodos de
superiores a ella
pulsados por la

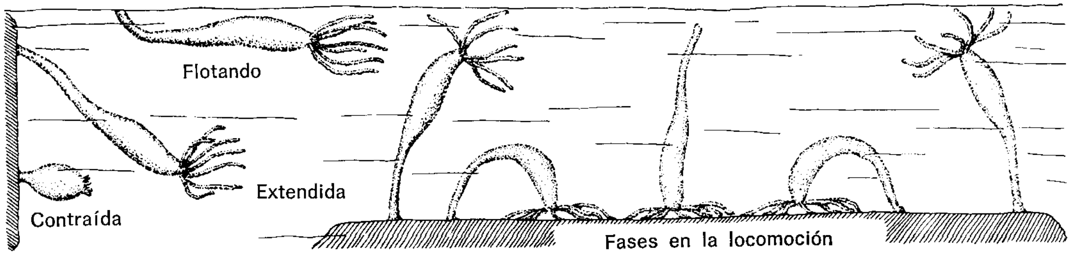


Fig. 17-5 Tipo CNIDARIOS. Actividades de la hidra, pólipo de agua dulce; tamaño natural, 30 mm de longitud. (*Fases en el «andar», según Wagner,* 1905.)

busca de presa. Cuando un tentáculo toca a algún pequeño animal, todos los nematocistos se descargan de una vez sobre él. Los penetrantes pinchan a la víctima y le inoculan la paralizadora hipnotoxina, los envolventes se arrollan alrededor de apéndices u otros órganos y los glutinantes pueden adherirse a su superficie. Otros tentáculos pueden realizar movimientos coordinados y descargar los nematocistos para ayudar a la captura. Los tentáculos se encorvan hacia dentro y llevan el alimento a la boca. Ésta se abre y se mueve alrededor del alimento, que es engullido y pasa a la parte superior de la cavidad gastrovascular mediante contracciones del hipostoma y de la pared del cuerpo. El glutatión, que es desprendido cuando los nematocistos penetran en la presa, estimula a la hidra a abrir la boca.

Las células glandulares de la gastrodermis entran en actividad y descargan secreciones que contienen enzimas, los cuales actúan sobre el alimento. Las dilataciones y contracciones de la pared del cuerpo y los movimientos de los flagelos, parecidos a los de un látigo, de las células digestivas, contribuyen a poner estas secreciones en contacto con el alimento. Las partes blandas de éste pronto se desintegran y licúan, mientras que las porciones más duras (tales como la quitina) permanecen inafectadas. Parte de la digestión se realiza extracelularmente en la cavidad gastrovascular, y las substancias parcialmente digeridas son absorbidas por las células de la gastrodermis, donde la digestión se completa intracelularmente. En la digestión intracelular, los extremos libres de las células epiteliomusculares de la gastrodermis emiten pseudópodos que introducen partículas de alimento en vacuolas del interior de las células, como en los protozoos y en las esponjas. Así, la hidra combina los métodos de digestión de formas inferiores y superiores a ella. Los residuos indigeribles son expulsados por la boca, que por ello funciona también como ano. El alimento absorbido (principalmente glucógeno) es almacenado en ciertas células de la gastrodermis, desde donde las necesidades de la epidermis son atendidas por difusión. Los materiales almacenados tienden a concentrarse donde el metabolismo es activo y donde se están formando las yemas o las gónadas.

17-8 Respiración y excreción

El oxígeno necesario para la respiración se difunde del agua ambiente directamente a las células de la hidra, y los productos de desecho del metabolismo, como anhídrido carbónico y compuestos nitrogenados, se eliminan por difusión, principalmente por la epidermis.

17-9 Comportamiento

Todos los movimientos resultan de la acción de conjuntos antagónicos de fibras contráctiles existentes en las paredes del cuerpo y en los tentáculos, que muestran una clara coordinación entre las distintas partes del organismo, debida a impulsos transmitidos por la red nerviosa (fig. 17-6). La respuesta de una hidra a los estímulos de su ambiente depende de su estado fisiológico. De ordinario, un animal hambriento responde más activamente que otro que haya comido más recientemente y también existen diferencias en la respuesta entre las distintas especies de hidras.

Un ligero contacto, por ejemplo con una aguja, determina que la hidra retire la parte así estimulada, y un estímulo más intenso, como una sacudida del recipiente en donde se halla el animal, acostumbra a determinar una contracción completa de los tentáculos y del cuerpo. Además de responder así a los estímulos externos, la hidra también reacciona a los internos; un individuo al que no se inquiete, de vez en cuando se contrae repen-

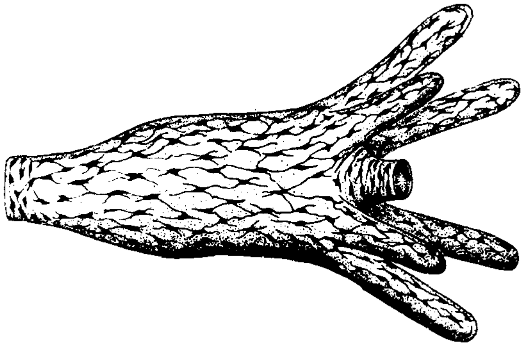


Fig. 17-6 Células nerviosas de una hidra joven. (Según *Hadzi, 1909.*)

tinamente y luego se extiende lentamente. Estos movimientos espontáneos probablemente están relacionados con la obtención de alimento, y son más frecuentes en los animales hambrientos. Cada especie responde a un óptimo particular de intensidad luminosa; la hidra verde busca intensidad mayor que las demás especies. Por lo regular evitan la iluminación muy intensa o muy débil, y de ordinario se mueven avanzando y retrocediendo hasta que encuentran las condiciones más favorables. Probablemente esto también está relacionado con la obtención de alimento, puesto que la mayor parte de las presas de las hidras buscan áreas bien iluminadas. La hidra prefiere aguas frías y en un gradiente de temperatura buscará las zonas más frías. Se esfuerza en evitar las substancias químicas perjudiciales. Sin alimento abundante, temperatura elevada, agua sucia y otras condiciones desfavorables, la hidra adquiere un estado de metabolismo disminuido conocido por *depresión.* Consiste en un acortamiento gradual y pérdida de los tentáculos y de la columna, que empieza por el extremo distal; ello puede continuar hasta la desintegración o puede seguir un restablecimiento.

La hidra se presenta en cantidades enormes en algunos lagos, a profundidades de 55 m, pero generalmente en las aguas superficiales que están a una temperatura de 21° C o más.

17-10 Gemación

La hidra produce nuevos individuos por gemación asexual o por reproducción sexual en la que intervienen espermatozoides y óvulos. Una **yema** se forma como una eminencia en la pared del cuerpo; contiene una evaginación de la cavidad gastrovascular (fig. 17-2). Esta se alarga, adquiere tentáculos romos y boca en el extremo distal y luego se estrangula y desprende por la base para convertirse en una hidra independiente. A veces se forman varias yemas sobre una sola madre y éstas a su vez pueden producir yemas secundarias, formando temporalmente algo parecido a un hidroide colonial. Antes de la formación de yemas, las células de la gastrodermis de la zona correspondiente reciben alimento en abundancia para el desarrollo inicial; luego la yema recibe alimento por la comunicación de su énteron con el del individuo materno. La gemación puede presentarse casi en todas las estaciones.

17-11 Regeneración e injertos

Trembley, naturalista inglés, después de realizar estudios sobre la hidra, fue el primero, en 1744, que describió la capacidad de ciertos animales de **regenerar** las partes perdidas. Si un individuo vivo se corta transversalmente en dos o tres pedazos, cada uno de ellos regenera una hidra completa, aunque menor. El hipostoma y los tentáculos solos son capaces de formar un nuevo individuo, y una hidra partida parcialmente por un plano sagital que pase por la boca formará un pólipo con «dos cabezas», si las porciones se mantienen separadas. Incluso pequeños fragmentos dan una regeneración completa y los fragmentos demasiado pequeños para crecer independientemente pueden fusionarse y regenerar, pero las capas germinativas no se mezclan. La epidermis sólo se suelda con epidermis y la gastrodermis con gastrodermis, y las células de esta última emiten prolongaciones protoplasmáticas que se entretejen unas con otras.

Pueden unirse porciones de dos hidras e **injertarlas** de diferentes maneras. Las porciones suelen conservar su polaridad original; las regiones que originariamente estaban orientadas hacia el polo oral producen tentáculos y las que lo estaban hacia el otro forman un disco basal, pero el injerto de una región oral en un extremo aboral puede **inducir** un crecimiento oral con tentáculos en este último. La región de crecimiento activo se halla justamente debajo de los tentáculos. Desde este punto las células se desplazan gradualmente hacia abajo y al llegar al pedúnculo o «pie» se desprenden después de unas 4 semanas. Por consiguiente, la hidra experimenta una reposición con-

---

tinua de sus pa
derarse inmortal

17-12 Reproduc

La mayor parte
cas: cada indivi
y gametos masc
algunas especies
las gónadas y la
en otoño, pero
ciones reducien
gónadas son est
lados del cuerpo
testículos o espe
Tanto las gónad
se forman de cé
(fig. 17-7).
Los testículos
tienen (fig. 17-
alargados. La c
de la base se di
numerosos espe
cia el exterior
dondeada. A m
dos divisiones d
tro núcleos, per
más tarde. Las e
espermatozoides
hacia el extrem

Fig. 1

tinua de sus partes, y, por lo tanto, puede considerarse inmortal.

17-12 Reproducción sexual

La mayor parte de las especies de hidra son dioicas: cada individuo sólo produce órganos sexuales y gametos masculinos o femeninos; no obstante, algunas especies son monoicas. La formación de las gónadas y la reproducción sexual suelen ocurrir en otoño, pero pueden provocarse en otras estaciones reduciendo la temperatura del agua. Las **gónadas** son estructuras temporales situadas en los lados del cuerpo, los **ovarios** producen óvulos y los **testículos** o espermarios producen espermatozoides. Tanto las gónadas masculinas como las femeninas se forman de células intersticiales de la epidermis (fig. 17-7).

Los testículos son evaginaciones cónicas que contienen (fig. 17-7*A*, *B*) cierto número de quistes alargados. La célula intersticial (espermatogonio) de la base se divide repetidas veces para producir numerosos espermatocitos *(C)*. Estos emigran hacia el exterior y los quistes adquieren forma redondeada. A medida que cada célula experimenta dos divisiones de maduración *(D)*, se forman cuatro núcleos, pero el citoplasma no se separa hasta más tarde. Las espermátidas *(E)* se transforman en espermatozoides que se dirigen en gran cantidad hacia el extremo distal del quiste y emergen por un poro del testículo para nadar en el agua *(F)*; allí conservan la actividad durante un día o más.

El futuro óvulo se forma a partir de una célula intersticial de debajo de la epidermis *(G)*, aumenta de tamaño y se le reúnen otras células intersticiales que formarán la yema. Siguen dos divisiones de maduración, con producción de dos corpúsculos polares y reducción de los cromosomas de 12 a 6. El óvulo maduro *(H)* pasa por una pequeña abertura de la epidermis que cubre el ovario y queda libre en la superficie de éste *(I)*. Entonces se produce la fecundación por la entrada de una cabeza de espermatozoide que contiene seis cromosomas.

El huevo empieza a dividirse pronto *(J)*; la segmentación es total e igual. La blástula es una esfera formada por una sola capa de células, que encierran una pequeña cavidad. Estas células pronto secretan una concha quitinosa o quiste alrededor de la blástula *(K)*. Los polos externos de las células de la blástula se convierten en ectodermo, destinado a formar la epidermis, y sus polos internos se dividen para formar el endodermo, que producirá la gastrodermis; el endodermo es macizo *(L)* al principio, pero luego se vacía para formar el énteron. La mesoglea se forma más adelante entre las dos capas de células. El quiste que contiene el embrión pronto se endurece y cae al agua. Después de algún tiempo (10 a 70 días) el quiste se ablanda y la joven hidra, con cortos tentáculos, sale del huevo. No existe fase larvaria.

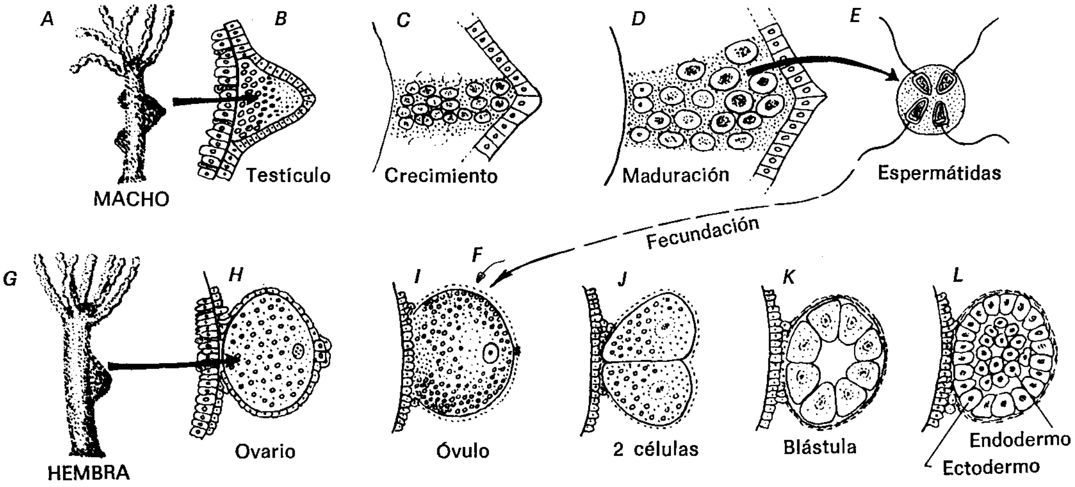


Fig. 17-7 Reproducción sexual de la hidra. *(Adaptado de Tannreuther,* 1908, 1909.)

17-13 Hidroideos coloniales

A diferencia de las hidras, la mayoría de los miembros de la clase Hidrozoos son marinos y coloniales. Comprenden los hidroideos, los corales urticantes, algunas medusas y los flotantes sifonóforos. *Obelia* (fig. 17-8) es un hidroideo típico, de forma musgosa o pelosa, que se halla sobre las rocas y las conchas o en las aguas poco profundas de la costa. La pequeña **colonia** blancuzca o pardusca está fija por la base, que tiene forma de raíz (hidrorriza) y sostiene tallos ramificados (hidrocaules) sobre los cuales crecen centenares de pólipos microscópicos de dos clases. El pólipo encargado de la nutrición, o **gastrozoide,** se asemeja a una hidra, posee 20 ó más tentáculos macizos y se halla dentro de una **hidroteca** transparente, quitinosa y en forma de vaso, que le protege. Estos pólipos capturan pequeños animales con sus nematocistos y tentáculos. El pólipo reproductor o **gonozoide** (gonangio), tiene forma cilíndrica, está cubierto por una gonoteca transparente y contiene un eje o **blastóstilo** sobre el que se producen yemas laterales que se desarrollan formando medusas. El tallo común que sostiene a ambas clases de pólipos posee un **perisarco** externo, transparente y anhisto, que se continúa con la gonoteca y la hidroteca, y un **cenosarco** hueco (cavidad común) interior, de estructura celular, que pone en comunicación las cavidades gastrovasculares de los diferentes pólipos. El alimento digerido circula por el cenosarco. Ambos tipos de pólipos se originan de yemas formadas sobre el tallo.

Las **medusas** son pequeñas, gelatinosas y tienen forma de sombrilla, con tentáculos en el borde (figs. 17-8 y 17-9); en su lado cóncavo existe un **manubrio** central, saliente. Éste contiene la boca, que conduce a la cavidad gastrovascular situada en el centro de la campana, de donde parten cuatro **conductos radiales** que llegan hasta un **conducto circular** situado en el borde de la campana. El es-

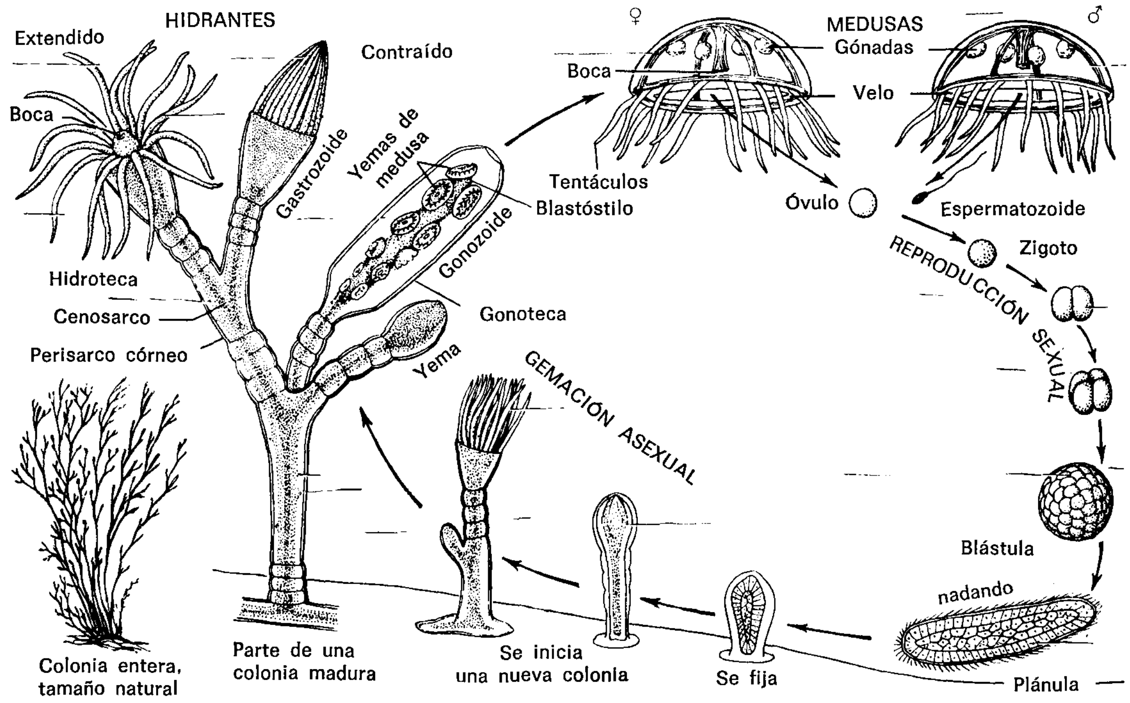
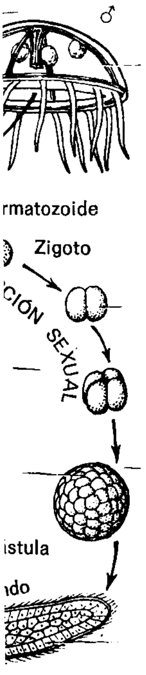

HIDRANTES
Extendido
Contraído
Boca
Gastrozoide
Yemas de medusa
Gonozoide
Tentáculos
Blastóstilo
Hidroteca
Cenosarco
Perisarco córneo
Gonoteca
Yema
♀
MEDUSAS
♂
Gónadas
Boca
Velo
Óvulo
Espermatozoide
Zigoto
REPRODUCCIÓN SEXUAL
GEMACIÓN ASEXUAL
Blástula
nadando
Plánula
Se fija
Se inicia una nueva colonia
Parte de una colonia madura
Colonia entera, tamaño natural

Fig. 17-8 Clase HIDROZOOS. Estructura y ciclo biológico de un hidroideo marino colonial. *Obelia.* La colonia comprende pólipos de dos tipos, los gastrozoides nutricios y los gonozoides reproductores; ambos se forman por gemación asexual sobre tallos ramificados fijos al substrato por una hidrorriza de forma de raíz. Las medusas nadadoras, de sexos separados, se forman por gemación de los gonozoides y luego producen óvulos y espermatozoides. El zigoto se desarrolla en una larva plánula ciliada; ésta se fija pronto y forma una nueva colonia por gemación. Las tres clases de individuos ilustran el polimorfismo, y la alternativa de generaciones sexuales y asexuales se denomina *metagénesis.* *(Modificado de Wolcott, Animal biology, McGraw-Hill Book Co.)*

Fig. 17

pacio existente
perior de la cam
y la gastroderm
sus ramas, está
Aunque los póli

por una gono-
blastóstilo so-
es que se desa-
omún que sos-
e un **perisarco**
e continúa con
nosarco hueco
ra celular, que
gastrovascula-
nento digerido
oos de pólipos
re el tallo.
nosas y tienen
s en el borde
cavo existe un
ntiene la boca,
ular situada en
parten cuatro
a un **conducto**
ampana. El es-



belia.
oduc-
na hi-
ación
una
lases
es se

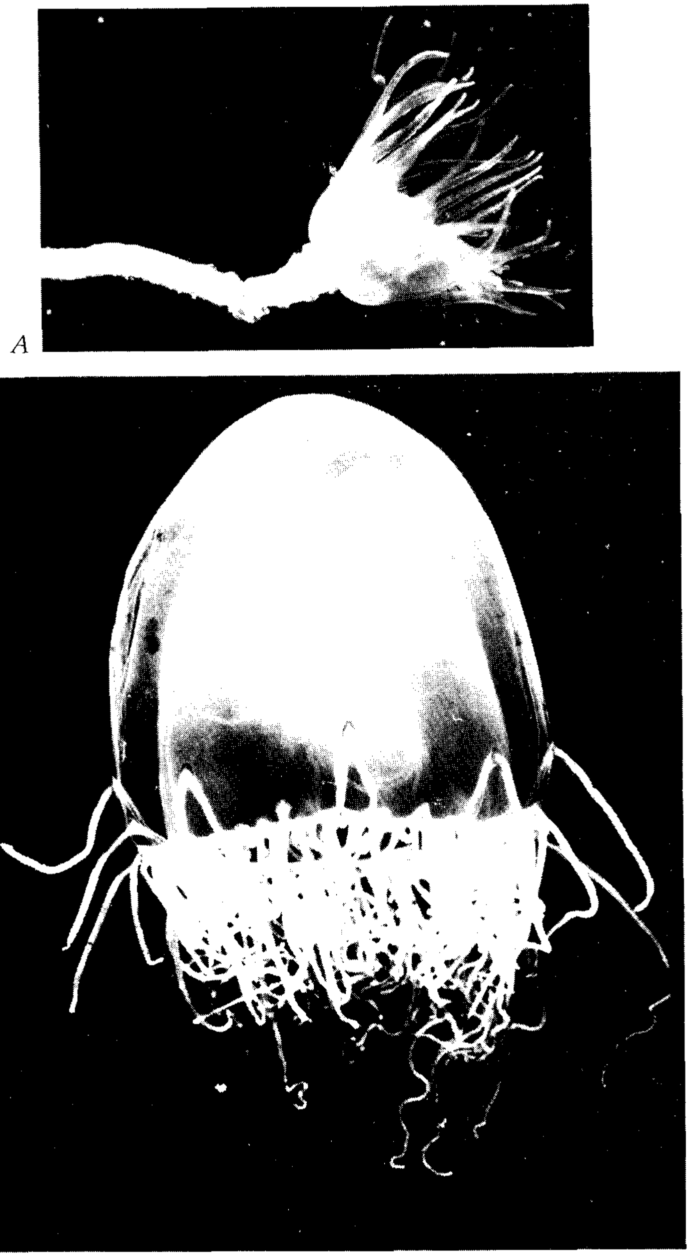


Fig. 17-9 Clase HIDROZOOS. *A. Tubularia,* gran pólipo solitario. *B. Scrippsia,* medusa.

pacio existente entre la epidermis (en la parte superior de la campana, los tentáculos y el manubrio) y la gastrodermis que tapiza el tubo digestivo y sus ramas, está lleno de una mesoglea gelatinosa. Aunque los pólipos nutricios y las medusas difieren mucho en aspecto, su estructura básica es esencialmente la misma.

Las medusas se sueltan de los gonangios para flotar y alimentarse en el mar. Tienen los sexos separados y sus gónadas se desarrollan a partir de células intersticiales agrupadas en la epidermis, de donde los huevos y espermatozoides son expulsados al agua. Allí los zigotos se desarrollan, formando una pequeña larva ciliada, la **plánula.** Esta larva es característica de los cnidarios. Tiene forma oval o alargada, con una capa externa de células ciliadas y una masa celular interna sin cilios. Carece de cavidad interna. La plánula posee extremos definidos, uno anterior y otro posterior. Ésta pronto se fija con el blastóporo en la parte superior, y luego crece, transformándose en un pequeño pólipo que por gemación asexual inicia una nueva colonia.

A distintas profundidades se hallan centenares de especies de hidroideos, hallándose en su mayor parte en las aguas costeras poco profundas. Aunque muchos presentan alternancia de generaciones, otros carecen de la fase de medusa *(Tubularia,* figura 17-9). En los HIDROZOOS del orden TRAQUILINOS la generación de pólipos está reducida o falta, y las medusas tienen cierto tamaño y poseen un estrecho velo alrededor del borde interno de la sombrilla. En ellos la plánula origina directamente la medusa o a través de una segunda larva, la **actínula.** *Gonionemus* es común en muchas localidades de la costa del Atlántico (fig. 17-1). El orden MILLEPORINOS comprende hidroideos que producen esqueletos rígidos de carbonato de calcio, con lo que, superficialmente, se parecen a los corales verdaderos.

17-14 Polimorfismo

En los diferentes hidroideos se comprueba una gran variabilidad en la complejidad de la estructura de la colonia y en la función de los pólipos. En las formas coloniales como *Obelia,* los gastrozoides nutricios realizan todas las funciones, excepto la reproducción, y los gonangios son exclusivamente reproductores y forman las medusas encargadas de la dispersión de la especie. *Hydractinia,* que vive sobre las rocas o las conchas de los cangrejos ermitaños, tiene pólipos nutricios, reproductores y defensores; estos últimos tienen forma alargada, carecen de boca y poseen numerosas eminencias esféricas sobre las que se hallan numerosos nematocistos. La mayor diversidad se halla en el orden SIFONÓFOROS, que forma colonias flotantes o nadadoras de individuos especializados. Así, en *Physalia pelagica,* la carabela portuguesa, cada colonia comprende por lo menos cuatro tipos de pólipos: 1) el pneumatóforo o flotador, dentro del cual hay gas para que la colonia flote; 2) pólipos nutricios; 3) pólipos defensores o para el ataque, provistos de nematocistos, y 4) pólipos reproductores. Otros sifonóforos tienen pólipos nadadores (nectóforos) y pólipos protectores en forma de hoja. Tal diversidad de forma y función entre los individuos que constituyen una colonia recibe el nombre de **polimorfismo** cuando existen más de dos formas en una misma fase del ciclo biológico. Todas las colonias de hidroideos tienen al menos dos tipos diferentes (dimorfas).

Clase Escifozoos (Medusas)

En los ESCIFOZOOS (Gr. *skyphos,* copa + *zôon,* animal) la fase de medusa alcanza un diámetro comprendido entre 2,5 centímetros y 2 metros, y está constituida por una mesoglea gelatinosa; el pólipo es pequeño o falta. *Aurelia aurita* es una medusa común en la costa, que se ve a menudo sola o en grupos.

17-15 Estructura

El cuerpo (fig. 17-10) es ligeramente convexo por encima y cóncavo debajo, y está rodeado por una serie de **tentáculos marginales** poco separados. Esta serie está interrumpida por ocho escotaduras equidistantes, en cada una de las cuales hay un **órgano sensitivo** (ropalio) entre dos pequeños **lóbulos.** No hay velo. En el borde de la campana hay numerosas fibras musculares circulares. En el centro de la superficie oral, que es cóncava, se halla la **boca,** en el extremo de un corto **manubrio,** entre cuatro **brazos orales** aguzados que poseen surcos y llevan nematocistos a lo largo de sus bordes. Una corta **citofaringe,** dentro del manubrio, comunica con la **cavidad gastrovascular.** Sobresalen en ésta cuatro **bolsas gástricas** que contienen filamentos gástricos alargados, semejantes a tentáculos y con nematocistos. Numerosos **conductos radiales** se extienden por la mesoglea desde las bolsas hasta un **conducto circular** situado en el borde de la campana. Existen cuatro **gónadas** en forma de U, una en la base de cada bolsa gástrica. La **red nerviosa** está más desarrollada en el borde de la campana. Los órganos de los sentidos marginales comprenden: 1) una **mancha ocular** pigmentada, sensible a la luz; 2) un **estatocisto** hueco, frente al conducto circular, que contiene pequeños gránulos calcáreos y sirve para la orientación en los movimientos natatorios, y 3) dos **fosas sensitivas,** una

---

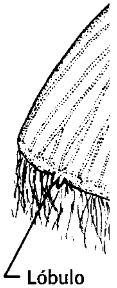


Fig.
sid

lateral y otra
toras, que sir
superficie ext
mis, y el rev
los conductos
tentáculos gás
dermis.

17-16 Histori

Aurelia se pu
Flotan tranqu
mediante con
pero están en
tes y de las
gran número
alimento con
vertebrados
la superficie
mediante los
escifozoos ca
ños con los
del alimento
pasa a los c
absorbido, y
das por la b
efectúan, prol
cuerpo. La r
contracciones
bulos orales.

para el ataque,
ólipos reproduc-
lipos nadadores
s en forma de
unción entre los
olonia recibe el
isten más de dos
lo biológico. To-
en al menos dos

os (Medusas)

os, copa + *zôon*,
za un diámetro
os y 2 metros, y
ea gelatinosa; el
ia aurita es una
se ve a menudo

ente convexo por
rodeado por una
o separados. Esta
escotaduras equi-
uales hay un **ór-**
los pequeños **ló-**
de de la campa-
ires circulares. En
ue es *cóncava*, se
n corto **manubrio,**
ados que poseen
largo de sus bor-
tro del manubrio,
scular. Sobresalen
que contienen fila-
jantes a tentáculos
conductos radiales
sde las bolsas has-
en el borde de la
s en forma de U,
gástrica. La **red**
en el borde de la
entidos marginales
cular pigmentada,
to hueco, frente al
e pequeños gránu-
ntación en los mo-
sas sensitivas, una

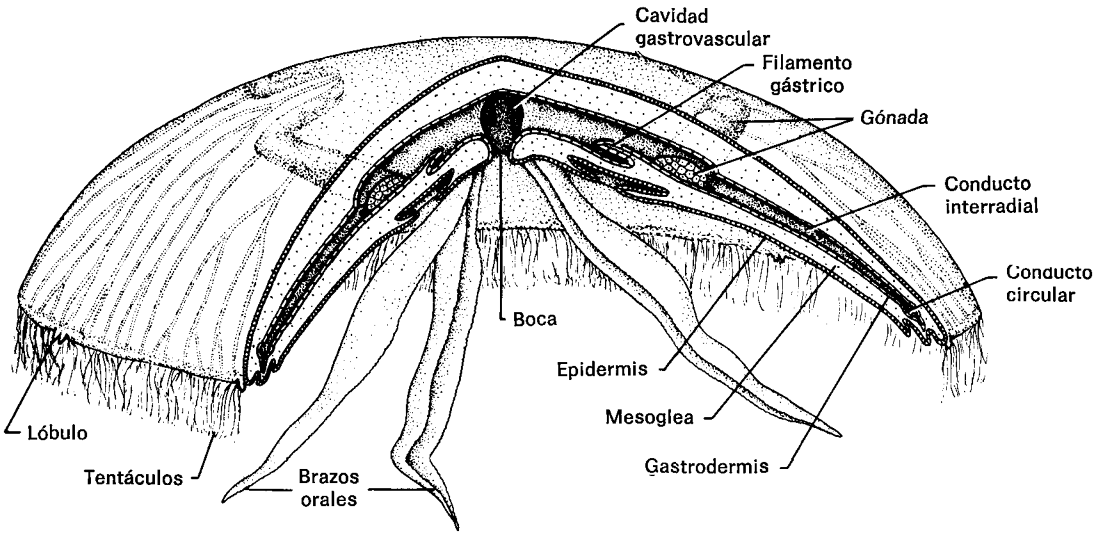


Fig. 17-10 Clase ESCIFOZOOS. Estructura de una medusa, *Aurelia;* una cuarta parte del cuerpo ha sido cortada para que se vea la estructura interna.

lateral y otra media, probablemente quimiorreceptoras, que sirven para reconocer el alimento. La superficie externa está recubierta por la epidermis, y el revestimiento del sistema digestivo y de los conductos desde la boca hacia dentro, de los tentáculos gástricos y de las gónadas, es de gastrodermis.

17-16 Historia natural

Aurelia se puede hallar aislada o en gran número. Flotan tranquilamente y pueden nadar débilmente mediante contracciones rítmicas de la campana, pero están en gran parte a merced de las corrientes y de las olas. Algunas veces son arrojadas en gran número a la costa durante las tormentas. Su alimento consiste principalmente en pequeños invertebrados atrapados en el mucus secretado en la superficie inferior y transportados a la boca mediante los flagelos de los brazos orales. Otros escifozoos capturan peces e invertebrados pequeños con los nematocistos de los tentáculos. Parte del alimento digerido en la cavidad gastrovascular pasa a los conductos radiales y circular para ser absorbido, y las partes no digeridas son expulsadas por la boca. La respiración y la excreción se efectúan, probablemente, por toda la superficie del cuerpo. La red nerviosa sirve para coordinar las contracciones de la campana y la acción de los lóbulos orales.

Los sexos no se distinguen, pero están separados (fig. 17-11). Los espermatozoides pasan de las gónadas masculinas (testículos), saliendo por la boca, a la cavidad gastrovascular de una hembra para fecundar los huevos producidos en sus gónadas (ovarios). Los zigotos emergen para alojarse en sus lóbulos orales, donde cada uno se desarrolla en una larva ciliada, la plánula. Ésta se desprende y nada durante un cierto tiempo, y luego se fija en el fondo del mar. Al perder los cilios se convierte en un pequeño pólipo de forma de trompeta **(escifistoma)** con disco basal, boca y tentáculos. Se alimenta y crece hasta alcanzar unos doce milímetros de longitud y puede producir yemas laterales que se convierten en pólipos independientes, como en la hidra. En otoño y en invierno tiene lugar una escisión transversal (estrobilación); alrededor del cuerpo se forman constricciones horizontales que se van haciendo más profundas, de manera que el organismo parece un montón de platos con los bordes escotados y formando ocho lóbulos dobles. Estas **efiras,** planas y con ocho lóbulos luego se separan, se invierten y nadan, creciendo hasta que se forma la medusa adulta.

17-17 Otros Escifozoos

Aurelia es un ejemplo de los escifozoos más comunes, al igual que *Pelagia* (lámina en color). Otros escifozoos comprenden a *Cassiopeia,* del orden Ri-

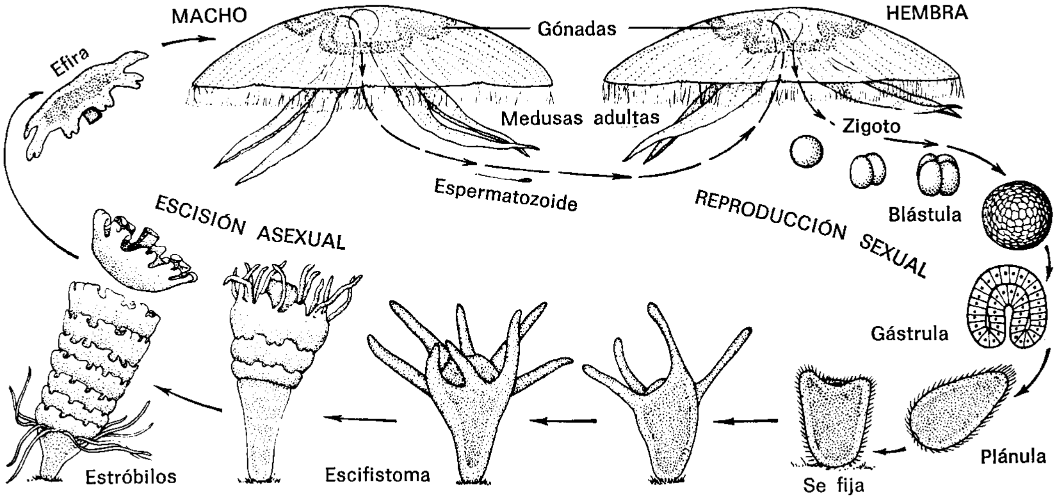


Fig. 17-11 Clase ESCIFOZOOS. Ciclo biológico de la medusa *Aurelia*. Los adultos, de sexos separados, producen huevos y espermatozoides y los zigotos se desarrollan sobre los brazos orales de la hembra. La larva plánula ciliada nada durante un tiempo y luego se fija, convirtiéndose en un pequeño escifistoma; éste por escisión transversal (estrobilación), produce varias efiras que crecen y se transforman en medusas adultas. Las medusas reducidas, las demás fases aumentadas. *(Según Agassiz; y Wolcott, Animal biology, McGraw-Hill Book Co.)*

ZOSTOMAS. Esta medusa tiene tentáculos muy ensanchados y ramificados, que obliteran la boca. Presentan numerosas aberturas que conducen a la cavidad gastrovascular y normalmente se alimentan de plancton. *Cassiopeia* es única porque posee algas simbióticas como los corales y porque vive invertida en el fondo de las aguas tropicales someras, donde las algas le proporcionan gran parte del alimento. *Chironex fleckeri,* del orden CUBOMEDUSAS, se encuentra en los fondos arenosos de la región australiana y tal vez sea el animal más venenoso del mar: se sabe que el contacto con sus virulentos nematocistos puede matar a un hombre en tres minutos. *Haliclystus* (fig. 17-12) y otros miembros del orden ESTAUROMEDUSAS son las únicas medusas que se fijan al substrato mediante un pedúnculo.

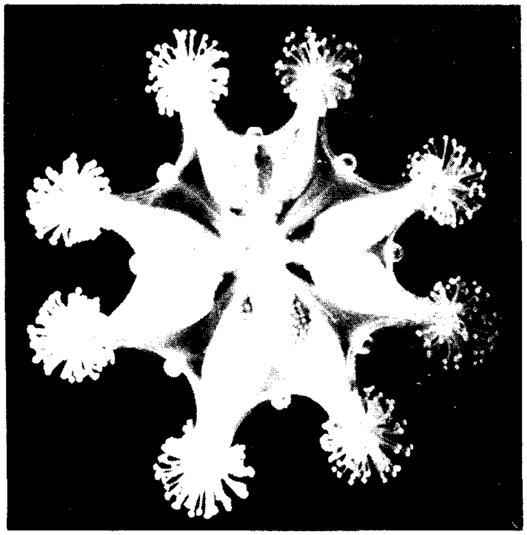


Fig. 17-12 *Haliclystus,* **escifozoo fijo del orden** ESTAUROMEDUSAS.

Clase Antozoos
(Anémonas de mar, Corales)

Los ANTOZOOS son pólipos marinos de forma de flor (Gr. *anthos,* flor + *zoön,* animal), de tamaño pequeño o grande y textura firme, con una tendencia hacia la simetría birradial en la disposición de la citofaringe y de los septos internos. Además de las anémonas de mar comunes y de los corales pétreos, esta clase incluye los corales negros, los blandos y los córneos, las plumas de mar, y otros, todos los cuales carecen de la fase de medusa.

17-18 Estructur

Una anémona de
nile tiene el cue
Sobre el **disco o**
merosos **tentácul**
boca, que tiene
pedio, sirve par
sumergidos en el
es un tubo planc
dad gastrovascul
citofaringe hay u
el cual el agua
Internamente el
mientos radiales
pletos, o mesen
mente desde la
ringe; entre ésto
tos (secundarios,
cuerpo pero que
septos, debajo
ostíolos, a través
entre los compar
no libre de cad
séptico arrollado
un **acontio** filan
matocistos y cél

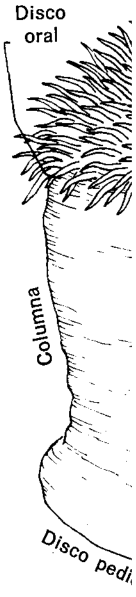


Fig. 1
cortad
y por

17-18 Estructura

Una anémona de mar común como *Metridium senile* tiene el cuerpo corto y cilíndrico (fig. 17-13). Sobre el **disco oral** superior, que es plano, hay numerosos **tentáculos** cortos y huecos que rodean la **boca,** que tiene forma de raja. La base, o **disco pedio,** sirve para la fijación a los objetos sólidos sumergidos en el mar. La **citofaringe,** o estomodeo es un tubo plano que comunica la boca y la cavidad gastrovascular. A lo largo de los lados de la citofaringe hay un surco ciliado, el **sifonoglifo,** por el cual el agua pasa a la cavidad gastrovascular. Internamente el cuerpo está dividido en compartimientos radiales mediante seis pares de **septos** completos, o mesenterios, que se extienden verticalmente desde la pared del cuerpo hasta la citofaringe; entre éstos se hallan otros septos incompletos (secundarios, terciarios) unidos a la pared del cuerpo pero que no alcanzan la citofaringe. En los septos, debajo del disco oral, hay aberturas, u **ostíolos,** a través de los cuales puede pasar el agua entre los compartimientos internos. El borde interno libre de cada septo forma un grueso **filamento séptico** arrollado, que se continúa por debajo por un **acontio** filamentoso; ambas partes llevan nematocistos y células glandulares los filamentos sépticos. También en los tentáculos hay nematocistos. Los acontios pueden salir a través de los poros de la pared del cuerpo o por la boca, con el objeto de colaborar en la proteción. Las **gónadas** se forman en los bordes de los septos.

La superficie externa está cubierta completamente por una resistente epidermis, con cilios en el disco oral, en los tentáculos y en la citofaringe; la cavidad gastrovascular está completamente tapizada por la gastrodermis. Los haces musculares o contráctiles de las anémonas están mucho más especializados que en las otras clases de CNIDARIOS. Las fibras musculares se encuentran principalmente en la gastrodermis, en la que existen haces musculares para acortar o alargar la columna. Entre la epidermis y la gastrodermis de la pared del cuerpo y del disco, y dentro de los septos, hay una mesoglea formada por tejido conjuntivo celular. La epidermis contiene una red nerviosa y en los septos hay nervios, pero no existen órganos de los sentidos localizados.

17-19 Historia natural

La mayoría de las anémonas de mar viven fijas en alguna superficie firme, pero pueden desplazarse

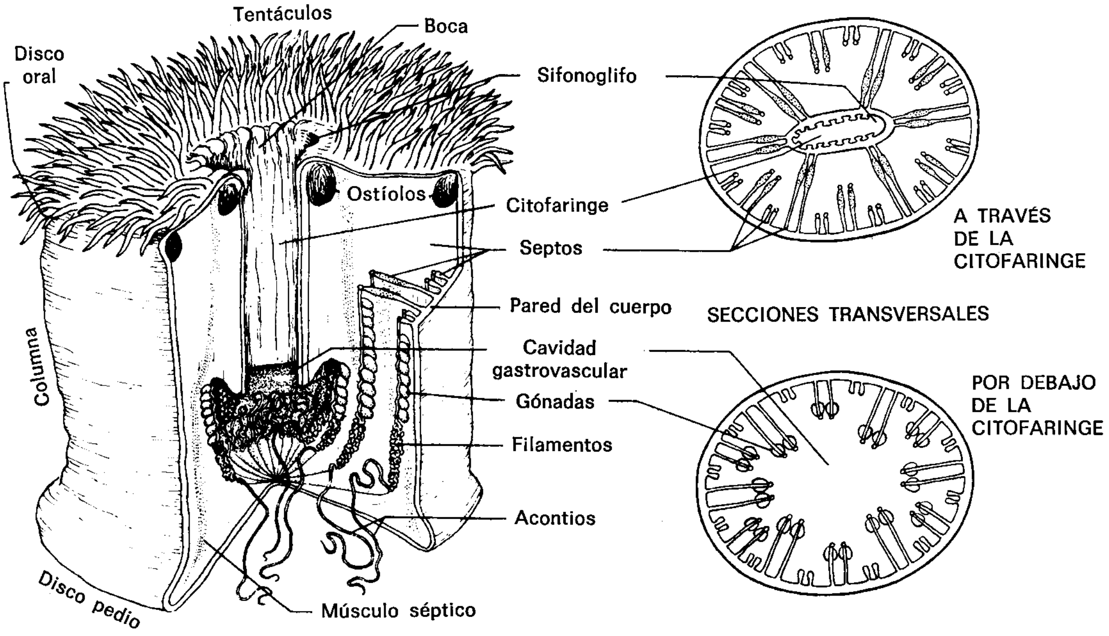


Fig. 17-13 Clase ANTOZOOS. Estructura de la anémona de mar *Metridium*. Parte del cuerpo ha sido cortada para mostrar los rasgos internos. Las secciones transversales, a través de la citofaringe y por debajo de ella, muestran la disposición de los septos.

lentamente mediante el disco pedio. Cuando no se las molesta y están cubiertas de agua, el cuerpo y los tentáculos están muy extendidos. Si se las irrita o si quedan al descubierto durante la marea baja, el disco oral puede estar completamente plegado y el cuerpo muy contraído. Los cilios de los tentáculos y del disco baten para mantener la superficie libre de partículas extrañas. Por el sifonoglifo circula continuamente una corriente de agua hacia la cavidad gastrovascular, que tiene función respiratoria y contribuye a mantener turgente el cuerpo, mientras que por las demás partes de la citofaringe asciende otra corriente hacia el exterior

Se alimentan de moluscos, crustáceos, otros invertebrados y peces, que son paralizados por los nematocistos y llevados por los tentáculos hacia la boca; algunas presas son cogidas directamente por la boca y la citofaringe, pues ambas son dilatables. El alimento pasa a la cavidad gastrovascular, es digerido por los enzimas secretados por los filamentos y es absorbido por la gastrodermis. Las substancias de desecho que no digieren son expulsadas por la boca. Algunas anémonas *(Anthopleura)* contienen algas simbióticas en sus tejidos que cubren algunas de sus necesidades nutritivas.

Las anémonas pueden ser dioicas o hermafroditas. Las gónadas se encuentran en la capa gastrodérmica de los septos. La fecundación puede tener lugar en la cavidad gastrovascular o en el exterior, en el agua. El zigoto se desarrolla formando una blástula maciza y luego una plánula típica. Mientras nada libremente, en la plánula se forman la cavidad gastrovascular y los septos. Después de fijarse, se forman los tentáculos y la larva se convierte en una anémona en miniatura. Algunas anémonas *(Epiactis)* mantienen a sus jóvenes descendientes en bolsas externas sobre la columna.

Las anémonas se reproducen también asexualmente. Pueden escindirse longitudinal o transversalmente, y estas escisiones continuas producen clones de anémonas semejantes genéticamente. Otra manera de reproducirse es por desgarramiento pédico. En este caso, las partes del disco se desgarran y separan a medida que la anémona se desplaza y dan lugar a nuevas anémonas.

Casi todas las clases de anémonas viven fijas sobre las rocas, conchas u otras superficies, pero algunas pueden moverse con facilidad; ciertas formas pequeñas *(Boloceroides)* pueden nadar moviendo los tentáculos, y algunas formas alargadas *(Edwardsia, Cerianthus)* excavan en el fondo dejando fuera sólo los tentáculos y el disco oral (figura 17-1). Las anémonas son devoradas por peces, cangrejos, otros crustáceos, estrellas de mar y moluscos nudibranquios; los bacalaos, los lenguados y otros peces las consumen en cierta cantidad. Algunos moluscos nudibranquios son inmunes a las toxinas de las anémonas e incluso se tragan los nematocistos descargados. Se citan algunos ejemplos de longevidad en anémonas cautivas; un *Cereus pedunculatus* vivió más de 65 años.

A pesar de la simple organización de las anémonas, se ha descubierto que poseen modelos definidos de comportamiento. Los clones adyacentes de *Anthopleura elegantissima* suelen rechazarse activamente a lo largo de sus bordes comunes y, en *Metridium senile,* se han encontrado unos tentáculos especiales **(tentáculos prensiles)** que se emplean en la lucha intraespecífica. Algunos cangrejos han desarrollado relaciones simbióticas con las anémonas: las colocan en sus conchas o caparazones o las llevan entre sus pinzas para defenderse de sus depredadores.

17-20 Corales

Los miembros del orden MADREPORARIOS son los principales constructores de arrecifes, y crecen en

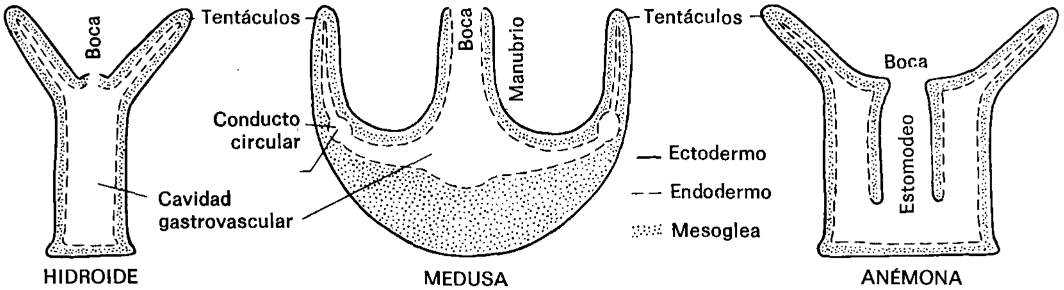


Fig. 17-14 **Tipo CNIDARIOS.** Comparación del pólipo hidroideo, la medusa (invertida) y el pólipo antozoo.

---

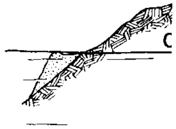
forma de masas ríg
tante batir de las
formación de arrec
marinas. Entre o
merosas clases de
mensales son aprisi
de las células de
profundas se hallan

En los corales c
recido a una anémo
sa musculatura y si
copa pétrea con cre
tada por la epidern
estos pólipos, en c
rales calcáreos (fig.
Los corales constru
cos) requieren una
durante todo el añ
pueden vivir a prof
ya que sus algas
suficiente. No toler
mentos ni los gran
arrecifes coralinos
picales, pero alcan
la región indopacífi

Aunque los coral
es necesaria para
simbióticas (zooxan
cubierto que las zo
los corales porque
del esqueleto de ca
que pueden contribu

La mayor parte
pero unos pocos *(F*
les no hermatípicos
tran en todos los
hasta en profundida

Los arrecifes de
fes costeros, que se
de la costa; 2) las
por una laguna de
y una profundidad
cifes circulares que



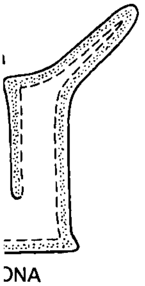
Isl
rocos
un arrecif

Fig. 17-16

inuas producen
ticamente. Otra
garramiento pé-
sco se desgarran
ıa se desplaza y

ɔnas viven fijas
superficies, pero
dad; ciertas for-
den nadar mo-
ormas alargadas
en el fondo de-
el disco oral (fi-
voradas por pe-
trellas de mar y
laos, los lengua-
cierta cantidad.
son inmunes a
uso se tragan los
n algunos ejem-
cautivas; un *Ce-*
5 años.
ción de las ané-
seen modelos de-
lones adyacentes
en rechazarse ac-
s comunes y, en
do unos tentácu-
) que se emplean
os cangrejos han
s con las anémo-
o caparazones o
lefender de sus

ORARIOS son los
ifes, y crecen en



ONA
l pólipo

---

forma de masas rígidas capaces de resistir el constante batir de las olas. También contribuyen a la formación de arrecifes otros invertebrados y algas marinas. Entre o dentro de los corales viven numerosas clases de animales; algunos cangrejos comensales son aprisionados por los corales y dentro de las células de algunos corales de aguas poco profundas se hallan algas pardas (zooxantelas).

En los corales cada individuo es un pólipo parecido a una anémona, con tentáculos cortos, escasa musculatura y sin disco pedio, que vive en una copa pétrea con crestas radiales en el fondo secretada por la epidermis. Numerosas generaciones de estos pólipos, en colonias densas, forman los corales calcáreos (fig. 17-15) y los arrecifes de coral. Los corales constructores de arrecifes (hermatípicos) requieren una temperatura de 18° C o mayor durante todo el año para crecer bien. Además, no pueden vivir a profundidades inferiores a los 36 m, ya que sus algas simbióticas deben de tener luz suficiente. No toleran las aguas cargadas de sedimentos ni los grandes cambios de salinidad. Los arrecifes coralinos se encuentran en los mares tropicales, pero alcanzan su máximo desarrollo en la región indopacífica.

Aunque los corales son carnívoros, parece que es necesaria para su salud la presencia de algas simbióticas (zooxantelas). Últimamente se ha descubierto que las zooxantelas son importantes para los corales porque intervienen en la deposición del esqueleto de carbonato cálcico y también porque pueden contribuir a la nutrición de los pólipos.

La mayor parte de los corales son coloniales, pero unos pocos *(Fungia)* son solitarios. Los corales no hermatípicos (carentes de algas) se encuentran en todos los océanos del mundo y algunos hasta en profundidades de 7600 m.

Los arrecifes de coral pueden formar: 1) **arrecifes costeros,** que se extienden hasta unos 400 m de la costa; 2) las **barreras,** separadas de la costa por una laguna de algunos kilómetros de anchura y una profundidad de 55 m, y 3) los **atolones,** arrecifes circulares que rodean una laguna que no contiene una isla. Es muy famosa la Gran Barrera de Coral que se extiende a lo largo de la costa nordeste de Australia, en una extensión de unos 1900 kilómetros, desde pocos kilómetros de la costa hasta unos 145.

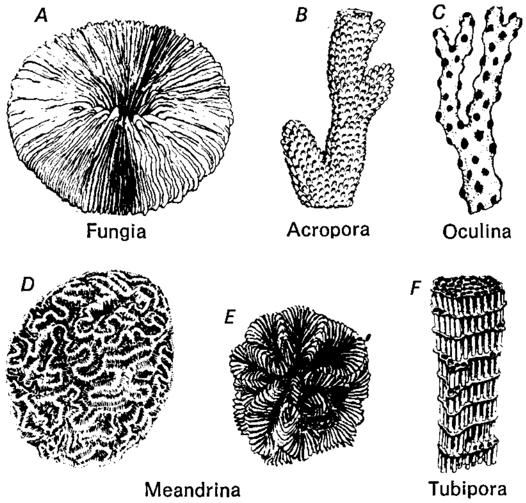


Fig. 17-15 Tipos de corales. (Clase ANTOZOOS.) *A.* Solitario y *B-E,* partes de corales pétreos coloniales (Orden MADREPORARIOS). *F.* Coral córneo (Orden ESTOLONÍFEROS.) *(Según Wolcott, Animal biology, McGraw-Hill Book Company.)*

Existen varias teorías respecto al origen de los arrecifes de coral. Según Darwin el crecimiento habría empezado en una costa inclinada y, a medida que la tierra firme se habría ido hundiendo o erosionando, se habría ido formando la barrera, convirtiéndose posteriormente en atolón al sumergirse aquélla del todo (fig. 17-16). La teoría de Daly supone que la retirada de agua marina necesaria para formar los grandes mantos de hielo del último período glacial tuvo por consecuencia que el nivel del mar bajara unos 60 m con respecto al nivel actual. Entonces la acción de las aguas habría formado algunas terrazas o nivelado islas. Posteriormente, al elevarse la temperatura, los corales

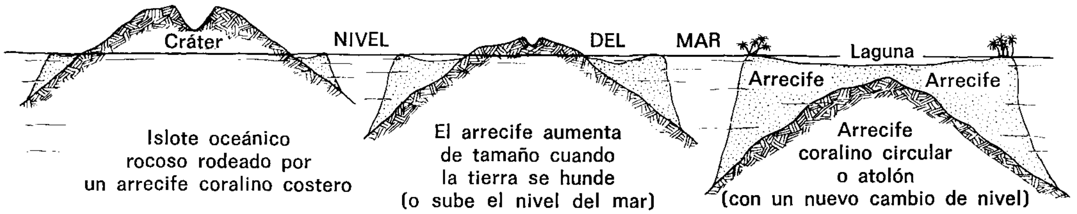

Cráter
NIVEL
DEL
MAR
Laguna
Arrecife
Arrecife
Islote oceánico rocoso rodeado por un arrecife coralino costero
El arrecife aumenta de tamaño cuando la tierra se hunde (o sube el nivel del mar)
Arrecife coralino circular o atolón (con un nuevo cambio de nivel)

Fig. 17-16 Formación de un atolón según Darwin.

empezaron a crecer y construyeron los arrecifes a medida que el nivel del mar iba subiendo debido a la fusión del hielo. Sondeos recientes realizados en Bikini han demostrado la presencia de arena que contiene Foraminíferos oligocénicos (hace unos 30 millones de años) a una profundidad de unos 760 metros. Sondeos más profundos, a 1400 m, en el atolón Eniwetok, tropezaron con roca dura volcánica, con lo cual se confirmó la teoría de Darwin, al menos para los arrecifes coralinos del Pacífico.

17-21 Otros Antozoos

Otros antozoos pertenecientes a la subclase Octocoralarios son llamativos habitantes de los mares. Todos los Octocoralarios se caracterizan por tener ocho tentáculos pinnados y un esqueleto interno (fig. 17-17). Son siempre coloniales. Los abanicos de mar (orden Gorgonáceos) tienen una mesoglea blanda reforzada con espículas y abundan en los arrecifes coralinos. El preciado coral rojo *(Corallium),* empleado en joyería, está formado por el esqueleto espicular soldado de uno de los miembros de este orden. Las plumas de mar (orden Pennatuláceos), por su parte, viven en los fondos blandos, arenosos y fangosos y son bioluminiscentes.

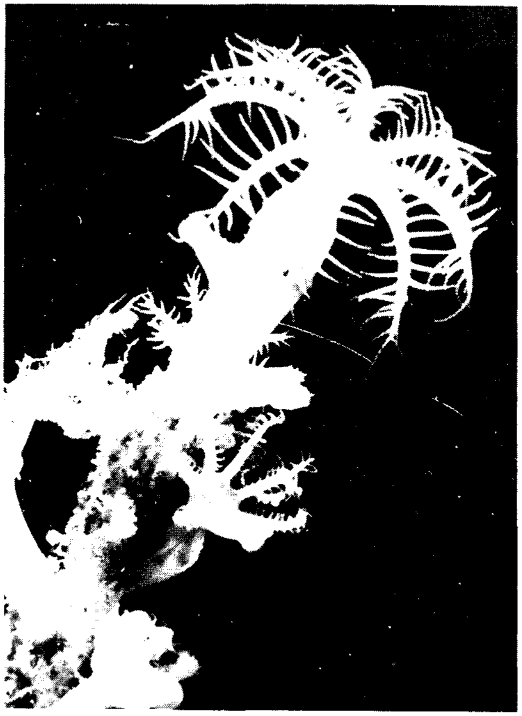


Fig. 17-17 OCTOCORALARIOS. Tentáculos pinnados de *Telesto riisei. (Cortesía de J. L. Larson.)*

17-22 Cnidarios fósiles

A partir del Cámbrico se hallan restos de Hidrozoos y Antozoos, y en las rocas cámbricas, pérmicas y jurásicas se hallan algunas impresiones, poco abundantes, de Escifozoos. En Iowa, Kansas y Kentucky, y en Europa, se hallan arrecifes coralinos fósiles, y un gran arrecife rodea la «cubeta de Michigan», desde Wisconsin a Ohio. Los †Tabulados del Ordoviciense inferior hasta el Pérmico estaban formados por colonias de numerosos tubos con compartimientos transversales, algunos perforados por poros; constituyen probablemente una subclase de los Antozoos. Los †Estromatoporídeos (†*Stromatopora,* etc.) del Cámbrico al Cretácico dejaron masas de láminas calcáreas onduladas que posteriormente formaron arrecifes en los antiguos océanos; se les considera relacionados con los Poríferos.

Clasificación

Tipo Cnidarios (Cnidaria). Celentéreos

Simetría radial o birradial; los individuos son o bien pólipos cilíndricos y sésiles, a menudo formando colonias, o bien medusas en forma de campana, flotantes, provistas de abundante mesoglea; con nematocistos urticantes; la cavidad gastrovascular es la única cavidad interna; sin ramificar; tentáculos blandos alrededor de la boca; sin ano, ni cabeza ni otros sistemas de órganos; sistema nervioso difuso; algunos con manchas oculares o estatocistos; la reproducción suele ser asexual en los pólipos y sexual en las medusas; dioicos o monoicos; sin conductos sexuales; todos acuáticos, principalmente marinos, fijos o flotantes; Cámbrico inferior a Reciente, 10 000 especies.

Clase 1. Hidrozoos (Hydrozoa).

Hidroideos (y algunas medusas). Sin estomodeo; la cavidad gastrovascular no presenta compartimientos ni nematocistos; mesoglea no celular; las

---

TABLA 17-1
TIPOS DE REPRO

Hidrozoos: *Hydra*	P
Obelia	C
Tubularia	C
Aglaura	Pe
Escifozoos: *Aurelia*	G
Antozoos: *Metridium*	Gr

medusas suelen
dotas); princip
bres; coloniales

Orden 1. Hid
pólipos bien de
que de ordinari
ñas medusas lib
tos ectodérmico

Suborden 1.
Gymnoblastos
recen de hidr
das en el man
tos. *Cordyloph*
salobres; *Cor*
laria, Bougain
y marinos.

Suborden 2.
Caliptoblastos
sentes; gonófo
das en los c
nadas, general
tularia, Plum
Polyorchis, en
droidea.

Suborden 3. Li
lipos pequeños

TABLA 17-1

TIPOS DE REPRODUCCIÓN EN LOS CNIDARIOS

Hidrozoos:		
Hydra	Pequeños pólipos solitarios	→ yema → pólipo → gametos → zigoto → pólipo
Obelia	Colonia dimorfa de pequeños pólipos	→ yema → gastrozoide → yema → gonozoide → yema → pequeña medusa → gametos → zigoto → plánula ciliada → pólipo → yemas → colonia de pólipos
Tubularia	Colonia monomorfa de grandes pólipos	pólipo → gonóforo → medusa fija → larva actínula → larva plánula → colonia de pólipos
Aglaura	Pequeñas medusas	medusa → gametos → plánula → actínula → medusa
Escifozoos:		
Aurelia	Grandes medusas	→ gametos → zigoto → plánula ciliada → pequeño pólipo → yema → pólipo → escisión transversal → efira → medusa
Antozoos:		
Metridium	Grandes pólipos solitarios	→ escisión → pólipo → fragmentación → pólipo → gametos → zigoto → larva ciliada → pólipo

medusas suelen ser pequeñas y con velo (craspedotas); principalmente en aguas someras y salobres; coloniales o solitarios, 3700 especies.

Orden 1. Hidroideos (Hydroida). Generación de pólipos bien desarrollada, solitarios o coloniales, que de ordinario desprenden por gemación pequeñas medusas libres provistas de ocelos y estatocistos ectodérmicos.

Suborden 1. Antomedusas (Anthomedusae) o *Gymnoblastos (Gymnoblastea).* Los hidrantes carecen de hidrotecas; gonóforos desnudos; gónadas en el manubrio; medusas altas, sin estatocistos. *Cordylophora,* colonial, en los ríos y en aguas salobres; *Corymorpha,* solitario, marino; *Tubularia, Bougainvillia, Eudendrium,* fijos, coloniales y marinos.

Suborden 2. Leptomedusas (Leptomedusae) o *Caliptoblastos (Calyptoblastea).* Hidrotecas presentes; gonóforos dentro de las gonotecas; gónadas en los conductos radiales; medusas aplanadas, generalmente con estatocistos. *Obelia, Sertularia, Plumularia,* fijos, coloniales, marinos; *Polyorchis,* en la costa del Pacífico, sin fase hidroidea.

Suborden 3. Limnomedusas (Limnomedusae). Pólipos pequeños y sésiles, con o sin tentáculos; gónadas en el manubrio o en los conductos radiales; medusas con o sin estatocistos. *Proboscidactyla,* comensal en los tubos de los gusanos poliquetos sabélidos; *Craspedacusta sowerbyi,* medusa de agua dulce, hasta 20 mm de diámetro, fase de pólipo 2 mm de altura; *Hydra, Clorohydra,* en aguas dulces, solitarias, sin fase medusoide; *Gonionemus.*

Orden 2. Mileporinos (Milleporina). Pólipos diminutos y dimorfos (gastrozoides cortos y gruesos y dactilozoides alargados) que salen a través de los poros del esqueleto calcáreo macizo. Tentáculos capitados. *Millepora,* coral urticante, con potentes nematocistos, en las costas de Florida y en los arrecifes tropicales hasta 30 m de profundidad. Triásico a Reciente.

Orden 3. Estilasterinos (Stylasterina). Gran esqueleto calcáreo en el que la copa del gastrozoide tiene una espina (estilo) en su base; dactilozoides sólidos, sin tentáculos. *Stylanthea,* California.

Orden 4. Traquilinos (Trachylina). Generación de pólipos reducida, o sin ella; medusas de cierto tamaño, con velo debajo del borde de la campana y tentáculos insertos por encima del margen; con estatocistos y tentaculocistos endodérmicos; sexos separados.

Suborden 1. Traquimedusas (Trachymedusae). Borde de la campana liso, gónadas en los conductos radiales, manubrio muy largo. *Liriope, Aglantha,* todos marinos, en mares cálidos, desde la superficie hasta profundidades de 3000 m.

Suborden 2. Narcomedusas (Narcomedusae). Borde de la campana festoneado por las bases de los tentáculos; gónadas en el suelo de la cavidad gastrovascular, sin conductos radiales, con un manubrio corto o sin él. *Cunina, Aegina, Solmaris.*

Orden 5. Sifonóforos (Siphonophora). Colonias nadadoras que comprenden varias clases de pólipos y medusas; sin tentáculos orales; el extremo superior de la colonia suele ser un flotador de sostén; muchos nematocistos, grandes y potentes; medusas incompletas, adheridas al tallo o disco, raramente libres; marinos, pelágicos, especialmente en mares cálidos. *Physalia pelagica,* la carabela portuguesa, con el flotador hinchado; *Agalma, Muggiaea, Rhizophysa.*

Orden 6. Condróforos (Chondrofora) o *Fisóforos (Physophorida).* Coloniales, con un flotador quitinoso, en la parte inferior del cual se encuentra un gran gastrozoide central y solitario rodeado por anillos concéntricos de gonozoides y por dactilozoides en el margen. *Velella, Porpita.*

Orden 7. Actinúlidos (Actinulida). Hidrozoos diminutos, ciliados y solitarios; pólipos monomorfos; desarrollo directo de aspecto semejante a una actínula; se hallan entre la arena marina; *Halammohydra; Otohydra.*

Clase 2. Escifozoos (Scyphozoa) o Escifomedusas (Scyphomedusae).

Principalmente medusas de natación libre, en forma de campana o sombrilla, con marcada simetría tetrarradiada y abundante mesoglea gelatinosa con amebocitos; no hay un verdadero velo; sin estomodeo; tentáculos gástricos alrededor de la boca; «estómago» gastrovascular central dividido normalmente en 4 bolsas gástricas; escotaduras en el borde de la campana con órganos sensoriales (ropalios) provistos de estatolitos endodérmicos; medusas sexuales, dioicas, con gónadas en la cavidad gástrica; no hay generación de pólipos o es reducida (escifistoma), las medusas se producen directamente o por escisión transversal; todos marinos; 200 especies.

Orden 1. Estauromedusas (Stauromedusae) o *Lucernarios (Lucernariida).* Califormes; no hay órganos de los sentidos en el borde o están modificados en forma de tentáculos; sésiles, adheridos por el pedúnculo oral a las algas marinas; en las bahías y aguas costeras de regiones frías. *Haliclystus; Lucernaria.*

Orden 2. Cubomedusas (Cubomedusae) o *Caribdeidos (Carybdeida).* Campana cúbica y borde curvado hacia dentro; 4 tentáculos o en 4 grupos; aguas, costas y mares tropicales y subtropicales; se alimentan principalmente de peces. *Tamoya,* costa atlántica; *Chironex,* avispa de mar, la medusa más peligrosa, Australia; *Chiropsalmus,* Pacífico.

Orden 3. Coronados (Coronatae). Campana rodeada de un surco circular por encima del borde festoneado; principalmente en aguas profundas. *Periphylla, Nausithoë, Linuche.*

Orden 4. Semeostomas (Semaeostomae). Boca central, ángulos prolongados en forma de 4 lóbulos rizados; con tentáculos; normalmente con fase de escifistoma; tentáculos a menudo en el borde de la campana. *Aurelia,* medusa común; *Cyanea,* hasta 2 m de diámetro, desde las aguas árticas hacia el sur a lo largo de las dos costas de América del Norte; *Pelagia,* en alta mar, sin fase de escifistoma.

Orden 5. Rizostomas (Rhizostomae). Brazos orales fusionados y cada uno duplicado (en total 8); sin boca central, numerosas bocas pequeñas en los lóbulos orales extendidos; sin tentáculos en el borde de la campana. *Cassiopeia,* invertida en el fondo de las aguas someras, Florida; *Rhizostoma,* brazos con puntas alargadas.

Clase 3. Antozoos (Anthozoa).

Corales, anémonas de mar, etc. Todos pólipos, y adheridos (no hay medusas); disco oral plano, con tentáculos huecos; la boca conduce al estomodeo (citofaringe), que suele tener un sifonoglifo; cavidad gastrovascular dividida por septos verticales provistos de nematocistos en los bordes internos; la mesoglea es un tejido conjuntivo; con o sin esqueleto; gónadas (endodérmicas) en los septos; to-

todos marinos;

medusae) o Lu-
s; no hay órga-
tán modificados
dheridos por el
; en las bahías
Haliclystus; *Lu-*

dusae) o *Carib-*
ica y borde cur-
o en 4 grupos;
ubtropicales; se
. *Tamoya,* costa
, la medusa más
, Pacífico.

). Campana ro-
ncima del borde
guas profundas.

eostomae). Boca
orma de 4 lóbu-
almente con fase
udo en el borde
común; *Cyanea,*
aguas árticas ha-
ostas de América
sin fase de esci-

nae). Brazos ora-
ado (en total 8);
cas pequeñas en
tentáculos en el
, invertida en el
ida; *Rhizostoma,*

Todos pólipos, y
o oral plano, con
uce al estomodeo
sifonoglifo; cavi-
septos verticales
bordes internos;
vo; con o sin es-
en los septos; to-

dos marinos; solitarios o coloniales; 6100 especies.

Subclase 1. Octocoralarios (Octocorallia) o Alcionarios (Alcyonaria). 8 tentáculos pinnados y 8 septos simples completos; un sifonoglifo ventral; un endoesqueleto; coloniales.

Orden 1. Estoloníferos (Stolonifera). Los pólipos surgen separadamente de un estolón o de un estrato común; el esqueleto está formado por espículas separadas, a veces fusionadas formando tubos. *Clavularia,* en la costa de California; *Tubipora musica,* el órgano de mar, en las aguas cálidas sobre los arrecifes de coral.

Orden 2. Telestáceos (Telestacea). Colonias de tallos en que cada uno es un pólipo axial con pólipos laterales, sobre una base alargada. *Telesto* (fig. 17-17).

Orden 3. Alcionáceos (Alcyonacea). Corales blandos. Pólipos con las partes inferiores fusionadas en una masa carnosa de la que solamente sobresalen los extremos orales; esqueleto formado por espículas calizas separadas, no axial; principalmente en aguas costeras cálidas. *Xenia*; *Alcyonium,* mano de muerto; *Anthomastus.*

Orden 4. Cenotecalios (Coenothecalia). Esqueleto macizo formado por fibras calcáreas cristalinas con la superficie atravesada por tubos de dos tamaños. *Heliopora,* coral azul de la región indopacífica.

Orden 5. Gorgonáceos (Gorgonacea). Corales córneos. La colonia suele tener forma de planta; esqueleto axial formado por espículas calcáreas, o de gorgonina córnea, o de ambas; pólipos cortos; 1000 especies. *Corallium,* coral rojo o de joyería; *Gorgonia,* abanico de mar.

Orden 6. Pennatuláceos (Pennatulacea). Colonia carnosa formada por un largo pólipo axial con numerosos pólipos dimorfos a lo largo de los lados, sobre un pedúnculo desnudo; esqueleto constituido por espículas calcáreas; 300 especies. *Stylatula* pluma de mar, de aspecto plumoso; *Renilla,* en forma de disco.

Subclase 2. Hexacoralarios (Hexacorallia) o Zoantarios (Zoantharia). Pocos o muchos tentáculos (nunca 8) simples, nunca pinnados; 1 o 2 sifonoglifos, o ninguno; el esqueleto, cuando lo hay, es sólido.

Orden 1. Actiniarios (Actiniaria). Anémonas de mar. Sin esqueleto; pólipo de cierto tamaño, columnar, con pared muscular y, generalmente, un disco pedio; el estomodeo suele tener sifonoglifos; septos pares, a menudo en número múltiplo de 6; sobre las rocas, sobre la arena o sobre invertebrados; sedentarios pero no adheridos; esencialmente solitarios, algunos en grupos compactos; 1000 especies.

Suborden 1. Actiniarios (Actiniaria). Filamentos con áreas ciliadas. *Metridium, Gonactinia; Anthopleura,* costa del Pacífico, hasta 30 cm de altura; *Adamsia, Actininia,* sobre los caparazones de los cangrejos ermitaños; *Edwardsia,* en «galerías» excavadas.

Suborden 2. Pticodactiarios (Ptychodactiaria). Sin áreas ciliadas en los filamentos; disposición primitiva de los septos, sin músculos basilares; sin tentáculos capitados. *Ptychodactis, Dactylanthus,* aguas árticas y antárticas.

Orden 2. Coralimorfarios (Corallimorpharia). Sin áreas ciliadas en los filamentos; con tentáculos capitados, generalmente en series radiales; parecidos a los corales verdaderos, pero sin esqueleto. *Corynactis,* California central.

Orden 3. Madreporarios (Madreporaria) o *Escleractinios (Scleractinia).* Corales pétreos. Exosqueleto compacto, calcáreo; pólipos pequeños o diminutos dentro de cálices del esqueleto; tentáculos en múltiplos de 6; no hay sifonoglifo; músculos débiles; principalmente coloniales en los mares cálidos; Precámbrico a Reciente; 2500 especies vivientes y 500 extinguidas. *Fungia,* solitaria; *Balanophyllia,* en la costa de California; *Astrangia danae,* en la costa atlántica; *A. insignifica,* California meridional. Corales constructores de arrecifes: *Orbicella,* en la Florida y en las Antillas; *Acropora, Montipora, Meandra, Isophyllia, Siderastrea,* en la región indopacífica (Hawaii hasta Australia y África).

Orden 4. Zoantídeos (Zoanthidea). Sin esqueleto ni disco pedio; los pólipos suelen estar unidos por estolones basales, algunos solitarios, con la base pedunculada; muchas especies sobre invertebrados.

Epizoanthus, sobre el cangrejo ermitaño; *Parazoanthus*.

Orden 5. Antipatarios (Antipatharia). Corales negros. Esqueleto de aspecto de planta constituido por tallos (algunos ramificados) de material córneo y que sostienen pequeños pólipos; 6 tentáculos; en aguas tropicales más profundas. *Antipathes*, Antillas, etc.

Orden 6. Ceriantarios (Ceriantharia). Delgados, alargados, parecidos a anémonas; numerosos tentáculos en 2 círculos; sin disco pedio, un sifonoglifo; solitarios, incluidos en un tubo mucoso incrustado de arena; con muchos septos. *Cerianthus*, habita en tubos verticales tapizados de limo, en el fondo del mar.

Bibliografía

Darwin, C. 1842. The structure and distribution of coral reefs. 3.ª ed. 1896. Nueva York, D. Appleton-Century Co., Inc. XX + 344 pp., ilus. Ed. en rústica, con un prólogo de H. W. Menard. 1962. Berkeley, Calif., University of California Press. XII + 214 páginas, 3 láminas.

Florkin, M., y **B. T. Scheer** (dirs.). 1968. Chemical zoology. Vol. 2, Porifera, Coelenterata and Platyhelminthes. Nueva York, Academic Press, Inc. XVIII + 639 pp., ilus.

Fraser, C. McL. 1937. Hydroids of the Pacific Coast of Canada and the United States. Toronto, Canada, University of Toronto Press. 207 pp., 44 láms.

———. 1944. Hydroids of the Atlantic Coast of North America. Toronto, Canada, University of Toronto Press. 451 pp., 94 láms.

Giese, A., y **J. S. Pearse** (dirs.). 1974. Reproduction of marine invertebrates. Vol. I. Acoelomate and pseudocoelomate metazoans. Nueva York, Academic Press, Inc. XI + 546 pp., ilus.

Hyman, L. H. 1940. Cnidaria. *En* The invertebrates. Nueva York, McGraw-Hill Book Company Vol. 1, pp. 365-661, figs. 106-208. 1959. Vol. 5, pp. 718-729.

Lenhoff, H. M., y **W. F. Loomis** (dirs.). 1961. The biology of Hydra and of some other Coelenterates. Coral Gables, Fla., University of Miami Press.

Lenhoff, H. M. (dir.). 1971. Experimental coelenterate biology. Honolulú, University of Hawaii Press. 288 pp., ilus.

Mackie, G. O. (dir.). 1976. Coelenterate Ecology and behavior. Nueva York, Plenum Press. XIII + 744 pp., ilus.

Mayer, A. G. 1910. Medusae of the world. *Carnegie Institution of Washington Pub.* Núm. 109, 3 vols., 735 pp., 76 láms.

Moore, R. C. (dir.). 1956. Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence, University of Kansas Press. Part F. Coelenterata, pp. 1-498, 358 figs. *Introducción general a las formas vivientes y fósiles, con capítulos redactados por especialistas.*

Muscatine, L., y **H. M. Lenhoff** (dirs.). 1974. Coelenterate biology, reviews and perspectives. Nueva York, Academic Press, Inc. IX + 501 pp.

Rees, W. H. (dir.). 1966. The Cnidaria and their evolution. Nueva York, Academic Press, Inc. XVIII + 449 pp. ilus.

Russell, F. S. 1953-1970. The medusae of the British Isles. Nueva York, Cambridge University Press. Vol. I, 544 pp., 319 figs., 54 láms. Vol. II, 284 pp., 128 figs., 16 láms.

Totton, A. K. 1965. A synopsis of the Siphonophora. Londres. The British Museum. VII + 230 pp., 153 figs., 40 láms.

Tipo Ctenóforos

17-23 Los Ctenóforos

El tipo ctenóforos (Gr. *ktenos*, peine + *phoros*, portador) comprende unas 90 especies de animales marinos nadadores, de cuerpo gelatinoso y transparente. Presentan cierto parecido con las medusas y habían sido clasificados dentro de los cnidarios, pero poseen rasgos distintivos en su estructura y biología (fig. 17-18).

17-24 Características

1 Simetría birradial (radial + bilateral) respecto a un eje oral-aboral; tres capas germinativas, con mesoglea abundante; insegmentados.
2 Cuerpo generalmente con ocho series externas de láminas pectinadas; sin nematocistos (excepto en *Euchlora*); tentáculos con células adhesivas pegajosas.
3 Gastrodermis y epidermis celular; mesoglea con amebocitos y células musculares (puede considerarse celular y hace que los animales sean triploblásticos).
4 Sistema digestivo con boca, «faringe» de epidermis plegada y estómago con ramificaciones formando un sistema de conductos elaborado.

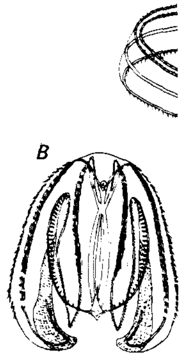


Fig. 17-18 Tipo CTEN
escala. *(Según Hym*

5 Sistema nervios
aboral (estatocis
6 Monomorfos.
7 Hermafroditas;
partir del endod
desarrollo con
cidípida; sin de
8 El tubo digesti

Los ctenóforos
poseer: 1) simetrí
das sobre un eje
cular ramificada,
carecer de espaci
tema digestivo, y
de órganos. Difie
series de placas
micos o mesenqui
del sistema diges
cistos (excepto *E*
co, y 6) una reg
sistema de lámin
distribución en o
viosos) es, para a
ocho cordones ne

17-25 Estructura

Pleurobrachia es
de Norteamérica (
transparente, tien
casi esférico. La
mayor u oral, y

109, 3 vols.,
ı invertebrate
Kansas Press.
figs. *Introduc-*
y fósiles, con
's.
1974. Coelen-
ctives. Nueva
pp.
and their evo-
, Inc. XVIII +
of the British
versity Press.
ol. II, 284 pp.,
Siphonophora.
- 230 pp., 153

Tipo
nóforos

+ *phoros,* por-
; de animales
inoso y trans-
n las medusas
los cnidarios,
u estructura y

ral) respecto a
minativas, con
os.
ies externas de
tos (excepto en
adhesivas pe-

mesoglea con
puede conside-
les sean triplo-

nge» de epider-
ificaciones for-
elaborado.

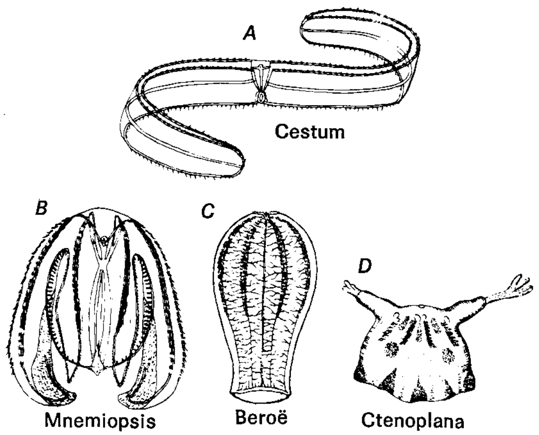


Fig. 17-18 Tipo CTENÓFOROS. Formas representativas; no a escala. *(Según Hyman, The invertebrates.)*

5 Sistema nervioso difuso, con un órgano sensorial aboral (estatocisto).
6 Monomorfos.
7 Hermafroditas; células reproductoras formadas a partir del endodermo en los conductos digestivos; desarrollo con un tipo larvario característico, la cidípida; sin desarrollo asexual.
8 El tubo digestivo termina en los poros anales.

Los ctenóforos se parecen a los cnidàrios por poseer: 1) simetría radial básica, 2) partes ordenadas sobre un eje oral-aboral, 3) cavidad gastrovascular ramificada, 4) mesoglea gelatinosa, 5) por carecer de espacios internos si se exceptúa el sistema digestivo, y 6) por no poseer otros sistemas de órganos. Difieren de ellos por poseer: 1) ocho series de placas pectinadas, 2) músculos mesodérmicos o mesenquimáticos, 3) organización superior del sistema digestivo, 4) por carecer de nematocistos (excepto *Euchlora*), 5) desarrollo en mosaico, y 6) una región sensorial aboral. El óctuple sistema de láminas pectinadas (con evidencia de distribución en ocho partes de los elementos nerviosos) es, para algunos biólogos, precursor de los ocho cordones nerviosos de los gusanos planos.

17-25 Estructura

Pleurobrachia es un ctenóforo común en las costas de Norteamérica (fig. 17-19). Su cuerpo, que es muy transparente, tiene unos 2 cm de diámetro y es casi esférico. La **boca** está situada en el extremo mayor u oral, y en el extremo opuesto o aboral existe un **órgano sensorial;** éstos determinan el eje radial. Ocho *láminas pectinadas* igualmente distanciadas se extienden como meridianos de polo a polo. Cada lámina es un ligero repliegue que lleva una serie de pequeñas láminas pectinadas transversas formadas por cilios fusionados. Durante la vida, estos peines baten fuertemente hacia el extremo aboral y la onda de movimiento progresa a lo largo de cada serie, desde el extremo aboral al oral. Así es propulsado el ctenóforo con el extremo oral hacia adelante. Cerca del extremo aboral, en lados opuestos, existen dos sacos ciegos, de cada uno de los cuales sale un **tentáculo** largo y flexible. El tentáculo es macizo y contiene fibras musculares; puede salir, llegan hasta 15 cm de longitud, o contraerse, pero no coopera en la locomoción. Su superficie está cubierta de **coloblastos** o células pegajosas que secretan una materia adherente para capturar pequeños animales, que entonces son trasladados hasta la boca. La posición de los tentáculos y algunos rasgos del tubo digestivo determinan una simetría bilateral.

La **boca** conduce a la **faringe** (estomodeo), donde empieza la digestión extracelular. A continuación se halla el estómago, desde el cual se ramifican estrechos conductos digestivos, según una posición definida, hasta debajo de las láminas pectinadas, sacos tentaculares y faringe. El sistema es gastrovascular y sirve tanto para la digestión como para la distribución del alimento. Desde el estómago un conducto se dirige aboralmente y emite cuatro ramas, dos de las cuales se abren mediante poros anales en los lados opuestos del órgano sensorial. Los residuos no digeridos salen a través de estos poros o por la boca.

La superficie externa, la boca, la faringe y los tentáculos están cubiertos por una delgada epidermis ciliada, y el estómago y los conductos están tapizados por una gastrodermis ciliada. Un mesénquima gelatinoso llena todos los espacios existentes entre los órganos y contiene fibras musculares esparcidas, células conjuntivas y amebocitos de origen mesodérmico. El animal es, pues, triploblástico.

El órgano sensorial apical contiene cuatro penachos alargados de cilios que sostienen un pequeño estatolito redondeado, de material calcáreo, todo dentro de una cubierta semejante a una campana. Cada uno de los cuatro penachos de cilios que sostienen el estatolito se ramifican a medida que abandonan el órgano sensorial y originan dos surcos ciliados, cada uno de los cuales va por debajo de

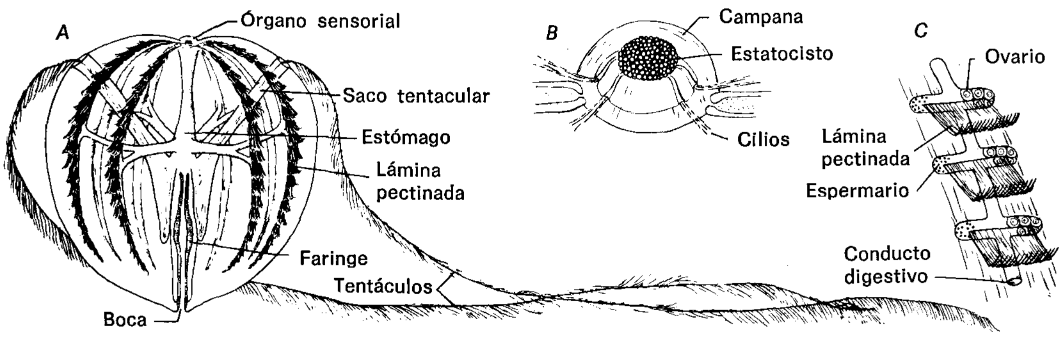


Fig. 17-19 Estructura de un ctenóforo. *A. Pleurobrachia,* ejemplar completo. *B.* Órgano sensorial. *(Ambos según Hyman, The Invertebrates.) C.* Células reproductoras en los conductos digestivos situados debajo de las láminas pectinadas. *(De Bourne en Lankester, Treatiste on Zoology, A. & C. Black, Ltd.)*

una hilera pectinada. El órgano sensorial apical regula la posición del animal con respecto a la gravedad. Cuando el ctenóforo se inclina, se ejerce una presión diferencial sobre un penacho de cilios. Esto produce una señal que se transmite, a través de los surcos ciliados, a las hileras pectinadas adecuadas y éstas alteran su batido a fin de que el ctenóforo vuelva a la posición correcta.

17-26 Historia natural

La mayor parte de los ctenóforos son animales planctónicos que pasan la vida derivando libremente en los océanos. El más notable es el género *Cestum* (cinturón de Venus), un ctenóforo aplanado lateralmente y de hasta un metro de largo, que nada produciendo elegantes ondulaciones (figura 17-18*A*). *Beröe* es el representante de un grupo diferente de ctenóforos carente de tentáculos. Tiene una boca enorme y obtiene sus presas del mismo modo que las ballenas los pequeños crustáceos (fig. 17-18*C*). Los menos comunes son los ctenóforos como *Ctenoplana* (fig. 17-18*D*), que tiene el cuerpo muy aplanado sobre un eje oral aboral y se arrastra por el fondo.

Los ctenóforos abundan en los mares cálidos y algunos se presentan en las regiones templadas o árticas. Se hallan principalmente en las aguas superficiales, pero algunos viven a distintas profundidades, incluso a 3000 m. Descansan verticalmente en el agua y sólo pueden nadar débilmente, de manera que las corrientes o mareas pueden concentrarlos en gran número. En la oscuridad emiten luminiscencia (luz) desde debajo de las láminas pectinadas. Se alimentan de animales planctónicos pequeños, incluso copépodos, larvas de crustáceos y de moluscos, huevos de peces y pequeños peces; la digestión es rápida, comienza extracelularmente en la faringe y es completada por las células que tapizan los conductos digestivos. En los lechos de ostras, en la época de la freza, pueden consumir gran número de larvas de ostra.

Los ctenóforos son monoicos y tanto los óvulos como los espermatozoides se forman en la cubierta endodérmica de los conductos digestivos de debajo de las láminas pectinadas. Los óvulos son expulsados por la boca y la fecundación tiene lugar en el agua. La segmentación es determinada, el destino de las partes de la blástula están determinados y recuerdan el desarrollo observado en los invertebrados protostomas superiores. El desarrollo de los ctenóforos presenta dos aspectos poco comunes. Primero, el modelo de segmentación, después de las dos segmentaciones iniciales, es único y produce un modelo denominado birradial porque el embrión se desarrolla formando una estructura semejante a una escudilla. Segundo, las larvas resultantes del desarrollo se reproducen a menudo como larvas, experimentan entonces una regresión, alcanzan la madurez sexual y se reproducen nuevamente como adultos; este fenómeno se denomina **disogenia.** Todos los ctenóforos pasan por una fase de larva **cidípida,** que puede metamorfosearse o formar directamente un adulto.

Clasificación

Tipo Ctenóforos (Ctenophora)

(véanse Características)

Clase 1. Tentaculados (Tentaculata).

Con tentáculos.

Orden 1. Ci
co; tentáculos
vainas. *Pleurob*

Orden 2. Lob
lateralmente; d
los cortos y sin
dyii, costa atlán

Orden 3. Cé
cintiforme, com
culos. *Cestum* v
de longitud por
picales, se desp

Orden 4. Plati
primido según e
da y reptante, m
la larva joven e
Coeloplana, Cte

Clase 2. Nudict

Orden Beroide
po en forma de s

Orden 1. Cidípidos (Cydippida). Cuerpo esférico; tentáculos ramificados y retráctiles dentro de vainas. *Pleurobrachia, Hormiphora.*

Orden 2. Lobados (Lobata). Cuerpo comprimido lateralmente; dos grandes lóbulos orales; tentáculos cortos y sin vainas. *Bolinopsis; Mnemiopsis leidyii,* costa atlántica.

Orden 3. Céstidos (Cestida). Cuerpo alargado, cintiforme, comprimido en el plano de los tentáculos. *Cestum veneris,* cinturón de Venus, de 1 m de longitud por 5 cm de anchura, en los mares tropicales, se desplaza por movimientos sinuosos.

Orden 4. Platicténeos (Platyctenea). Cuerpo comprimido según el eje oral-aboral, o forma deprimida y reptante, muy modificada. *Gastra (Gastrodes),* la larva joven es parásita en los tunicados *(Salpa), Coeloplana, Ctenoplana.*

Clase 2. Nudicténeos (Nuda).

Orden Beroideos (Beroidea). Sin tentáculos. Cuerpo en forma de saco; boca ancha, faringe muy grande. *Beroë,* hasta 20 cm de altura, a menudo de color rosado, en aguas frías.

Bibliografía

Horridge, G. A. 1974. Recent studies on the Ctenophora. En L. Muscaline y H. L. Lenhoff (dirs.), Coelenterate biology reviews and new perspectives, pp. 439-468, Nueva York, Academic Press, Inc.

Hyman, Libbie H. 1940. Ctenophora. En The invertebrates. Vol. 1, pp. 662-696, figs. 209-221. 1959. Vol. 5, pp. 730-731. *La mejor descripción reciente.*

Mayer, A. G. 1912. Ctenophores of the Atlantic coast of North America. Carnegie Inst. Publ. 162, 58 pp., 17 láms., 12 figs.

Pianka, Helen D. 1974. Ctenophora. En A. V. Giese y J. S. Pearse (dirs.), Reproduction of marine invertebrates. Vol. I. Acoelomate and pseudocoelomate metazoans. Nueva York, Academic Press, Inc. pp. 201-265.

18

Tipos Acelomados: Platelmintos y Nemertinos

Con los dos tipos que constituyen los acelomados, PLATELMINTOS y NEMERTINOS, se llega al nivel de órganos dentro del reino animal. Los acelomados son también los primeros animales que presentan el desarrollo de la tercera capa germinativa: el **mesodermo.** Son, por tanto, animales **triploblásticos.** Es la presencia de esta tercera capa en el embrión la que posibilita el desarrollo de la mayor parte de los sistemas de órganos observados en este grupo y en los grupos siguientes.

Junto con el desarrollo del mesodermo y los sistemas de órganos, aparece el desarrollo de la simetría bilateral, por lo que puede hablarse de región anterior y posterior del cuerpo e incluso de región cefálica y de región caudal. Los tipos acelomados son los primeros que presentan esta simetría bilateral, en oposición a la simetría radial o birradial de los tipos anteriores. La simetría bilateral indica que los animales tienen los caracteres externos y muchos de los internos dispuestos simétricamente a ambos lados de un plano medio o sagital. Todos los tipos siguientes muestran una simetría bilateral como simetría primaria y pueden denominarse colectivamente Bilaterales (Bilateria). Las pocas excepciones se refieren en general a animales sésiles o sedentarios, por lo que se asocia la simetría bilateral con un modo de vida activo, y la simetría radial o birradial con una vida más sedentaria.

Otros avances de estos tipos con respecto a los radiados comprenden el desarrollo de órganos excretores, la concentración del sistema nervioso en un «cerebro» anterior y en una cantidad variable de cordones nerviosos dirigidos hacia atrás, y la presencia de órganos reproductores formados.

Ambos tipos presentan un modelo de segmentación espiral y determinado en el óvulo fecundado. Son, por tanto, los primeros tipos **protostomas,** la línea dominante de la evolución de los invertebrados. De estos dos tipos, son los PLATELMINTOS los que se consideran los más primitivos.

Tipo Platelmintos (Gusanos planos)

Los gusanos más inferiores son los PLATELMINTOS (Gr. *platy*, plano), que poseen cuerpo delgado y blando. Este tipo comprende tres clases: los TURBELARIOS, o gusanos planos de vida libre, la ma-

---

yor parte de l
o saladas, o
los TREMATOI
ternos o exte
son parásitos
duelas y las
hombre y de
algunas causa
a sus huésped

18-1 Caracte

1 Simetría bil
po de ordin
verdadera s
2 Epidermis b
bierta por
chos extern
ped (TREMA
3 Sistema dig
ano y de o
los CESTODO
4 Capas musc
dad del cue
nos llenos c
5 Sin sistema
torio; siste
flamígeras
tores (proto
6 Sistema ner
anteriores o
uno a tres
comisuras t
7 Sexos de o
reproductor
tos y órgan
huevos micr
do dentro d
lulas vitelin
TREMATODOS
fases larvari
DOS); en al

Los PLATEI
respecto a los
ROS, pues pos
ciones anterop
les; 2) sistem
nerviosos gran
tienden a lo l
mo, que consi
(en lugar de l

de vida activo,
n una vida más

n respecto a los
de órganos ex-
ma nervioso en
antidad variable
acia atrás, y la
s formados.
lo de segmenta-
vulo fecundado.
protostomas, la
de los inverte-
s PLATELMINTOS
imitivos.

telmintos
s planos)

s PLATELMINTOS
uerpo delgado y
clases: los TUR-
ida libre, la ma-

yor parte de los cuales habitan en las aguas dulces o saladas, o en tierra firme en lugares húmedos; los TREMATODOS, o duelas, que son parásitos internos o externos, y los CESTODOS, o tenias, que son parásitos intestinales de los vertebrados. Las duelas y las tenias son importantes parásitos del hombre y de los animales domésticos y salvajes; algunas causan enfermedades serias o la muerte a sus huéspedes.

18-1 Características

1 Simetría bilateral; tres capas germinativas; cuerpo de ordinario aplanado dorsoventralmente; sin verdadera segmentación.
2 Epidermis blanda y ciliada (TURBELARIOS) o cubierta por una cutícula y con ventosas o ganchos externos, o ambos, para adherirse al huésped (TREMATODOS, CESTODOS).
3 Sistema digestivo incompleto, con boca pero sin ano y de ordinario muy ramificado; ausente en los CESTODOS o ACELOS.
4 Capas musculares bien desarrolladas; sin cavidad del cuerpo; espacios entre los órganos internos llenos de un parénquima poco compacto.
5 Sin sistema esquelético, circulatorio ni respiratorio; sistema excretor con numerosas células flamígeras conectadas con los conductos excretores (protonefridios).
6 Sistema nervioso formado por un par de ganglios anteriores o un anillo nervioso que conecta de uno a tres pares de nervios longitudinales con comisuras transversas.
7 Sexos de ordinario unidos (monoicos); sistema reproductor de cada sexo con gónadas, conductos y órganos accesorios; fecundación interna; huevos microscópicos, cada uno de ellos encerrado dentro de una cubierta junto con varias células vitelinas; desarrollo directo (TURBELARIOS, TREMATODOS monogenéticos) o con una o varias fases larvarias (TREMATODOS digenéticos, CESTODOS); en algunas formas reproducción asexual.

Los PLATELMINTOS muestran mucho progreso respecto a los PORÍFEROS, CNIDARIOS y CTENÓFOROS, pues poseen: 1) simetría bilateral, con relaciones anteroposteriores y relaciones dorsoventrales; 2) sistema nervioso constituido por ganglios nerviosos grandes y cordones nerviosos que se extienden a lo largo de todo el cuerpo; 3) mesodermo, que constituye una tercera capa germinativa (en lugar de la mesoglea) y produce los músculos y otros órganos, entre el ectodermo y el endodermo; 4) capas y haces de músculos dispuestos de forma que son posibles numerosos movimientos, y 5) gónadas internas con conductos reproductores permanentes y órganos copuladores. Los PLATELMINTOS difieren de la mayor parte de los animales superiores en que: 1) carecen de cavidad del cuerpo; 2) el tubo digestivo es ramificado, emitiendo ramas hacia las distintas partes del cuerpo; 3) de ordinario carecen de ano.

Los únicos platelmintos de vida libre se encuentran entre los turbelarios. Todas las duelas son parásitos internos o externos y todas las tenias son parásitos internos. Las especializaciones estructurales y fisiológicas son paralelas a dichas tendencias en las costumbres. Los turbelarios poseen una delicada epidermis ciliada, mientras que las duelas y las tenias están cubiertas por una cutícula resistente a la digestión y poseen ventosas y ganchos para adherirse a sus huéspedes. Los que viven en el interior del cuerpo carecen de órganos de los sentidos, y las tenias no poseen tubo digestivo. Las especies que son parásitos internos producen enorme número de huevos, como necesitan todos los organismos con ciclo biológico complicado.

18-2 Tamaño

La mayoría de turbelarios tienen una longitud inferior a los 50 mm; algunos ACELOS son microscópicos, pero algunas planarias terrestres alcanzan 500 mm de longitud. Varias duelas tienen de 0,5 a 75 mm de longitud, y diferentes especies de tenias miden de 3 mm a 30 m de longitud.

Clase Turbelarios
(Gusanos planos de vida libre)

Las planarias de agua dulce comunes en Norteamérica, *Dugesia (Euplanaria) tigrina,* etc., son animales de vida libre. Habitan en las aguas frías, claras y permanentes, como ríos, lagos, marjales, y fuentes, donde se adhieren a las superficies inferiores de las plantas, rocas y troncos sumergidos, evitando la luz.

18-3 Estructura

Dugesia es un gusano delgado, blando y alargado, de unos 15 mm (5 a 25) de longitud, con un extremo anterior triangular y romo, o «cabeza», y cuerpo cónico con dibujos de pigmento oscuro (fi-

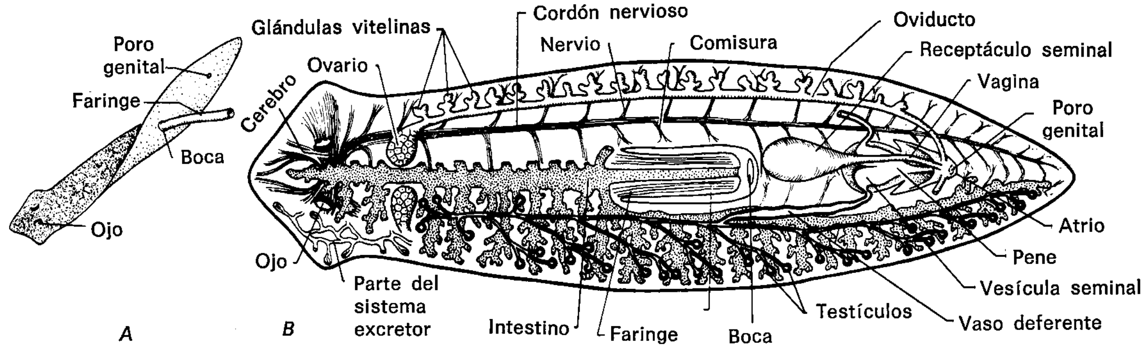


Fig. 18-1 Clase TURBELARIOS. Planaria, un gusano de vida libre. *A.* Rasgos externos. *B.* Estructura general (algo esquemática). En el lado derecho (superior) se han omitido los testículos, el conducto deferente y partes del tubo digestivo; en el lado izquierdo (inferior) se han omitido el cordón nervioso, las glándulas vitelinas y el oviducto; en la parte anterior izquierda se muestra sólo una pequeña parte del sistema excretor; la faringe está retraída en la cavidad bucal.

gura 18-1). La región cefálica posee dos **manchas oculares** negras situadas en el centro del dorso. La **boca** se halla en la superficie ventral, cerca del centro del cuerpo. Por ella puede salir una **probóscide** o **faringe** tubular, con paredes musculares, para capturar el alimento. Lateralmente, en la superficie dorsal, se hallan pequeñas **aberturas excretoras** difíciles de ver. Los gusanos que han alcanzado la madurez sexual poseen un pequeño **poro genital** en la superficie ventral, detrás de la boca.

El cuerpo (fig. 18-3) está cubierto por una **epidermis** formada por una sola capa de células cúbicas que descansan sobre una membrana basal elástica. Las células epidérmicas contienen pequeños cuerpos, llamados **rabditos,** de función incierta, y numerosas **glándulas unicelulares,** situadas profundamente, que se abren en la superficie. Las células glandulares producen moco que sirve para adherirse, capturar presas o para desplazarse. La epidermis ventral está en gran parte cubierta de **cilios** que sirven para la locomoción. Debajo de la membrana basal hay capas de **fibras musculares,** circulares, longitudinales y diagonales, y también fibras dorsoventrales. Los espacios existentes entre los músculos y los órganos internos están llenos de **parénquima** (mesénquima), una malla laxa de células que carecen de paredes definidas (sincicio); no hay cavidad del cuerpo. En el parénquima hay **células formativas** esparcidas, que producen por mitosis nuevas partes regeneradas.

El sistema digestivo (fig. 18-1) está formado por la **boca,** la **faringe** y el **intestino,** que tienen tres ramas principales, una anterior y dos posteriores, con numerosas subdivisiones laterales menores. Está formado por epitelio columnar, derivado del endodermo.

No hay más esqueleto que la membrana basal elástica, y tampoco hay sistema respiratorio. El intercambio de oxígeno y anhídrido carbónico se verifica a través de la epidermis. El **sistema excretor** (fig. 18-2) es un **sistema protonefrídico** que comprende dos conductos longitudinales que comunican con una red de tubos que se ramifican por el cuerpo y terminan en numerosas **células flamígeras** grandes; estas últimas están situadas entre diversas células del cuerpo, de las cuales recogen el exceso de agua o residuos líquidos. La cavidad central del interior de una célula flamígera contiene un grupo de cilios flexibles que conducen el líquido recogido hacia los conductillos y conductos que se abren en la superficie del cuerpo. Las células flamígeras pueden verse en los gusanos no pigmentados o en preparaciones obtenidas aplastando gusanos vivos entre dos láminas de vidrio.

El **sistema nervioso** de las planarias presenta una organización superior a la del sistema nervioso difuso de los cnidarios. En la región cefálica, debajo de los ojos, hay dos **ganglios cerebrales** unidos para formar un «cerebro», del cual parten nervios cortos hacia el extremo anterior y a los ojos y dos **cordones nerviosos** longitudinales que se dirigen hacia atrás, uno en cada lado, con numerosos **conectivos transversales** y **nervios periféricos.** Las **manchas oculares** (fig. 18-3) son sensibles a la luz que reciben desde ciertas direcciones, pero no forman imagen. Los órganos auriculares situados a los lados de la región de la cabeza es posible que sean quimiorreceptores para el «gusto» o el «olfato».

Los gusanos
nos reproduct
que son mono
tículos como 1
células formad
productor ma
tenares de pe
tos a lo largo
de ellos conec
eferente 3) a u
de a lo largo
tran 4) en un
al almacenami
5) con el **pene**
genital, situad
genital. El **sis**
de: 1) dos **ov**
tremo anterior
2) dos **oviduct**
sos; a lo larg
sas **glándulas**
telinas cuando
ductos se unen
en 5) el **atrio**
6) un **saco co**
ma durante la
ceptáculos semi
tos entre los o

18-4 Historia

Las planarias
descansan trar

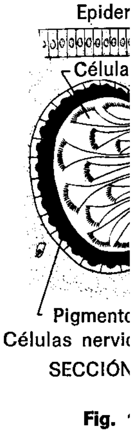


Fig.
las e

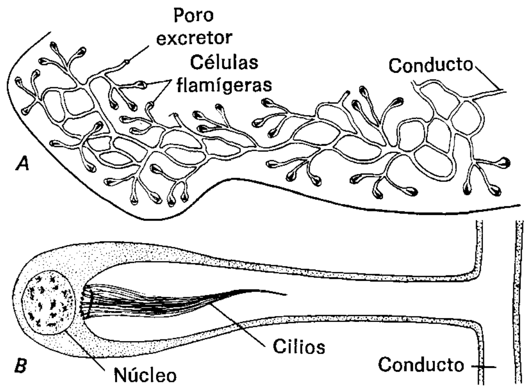
seminal
Poro
genital
Atrio
ie
la seminal
ferente
ıra
el
el
tra

derivado del

mbrana basal
:atorio. El in-
carbónico se
l **sistema ex-**
nefrídico que
ales que co-
se ramifican
:rosas **células**
están situadas
las cuales re-
quidos. La ca-
lula flamígera
que conducen
llos y conduc-
:l cuerpo. Las
os gusanos no
tenidas aplas-
nas de vidrio.
; presenta una
:ema nervioso
1 cefálica, de-
:**erebrales** uni-
:l cual parten
terior y a los
itudinales que
lado, con nu-
nervios perifé-
) son sensibles
recciones, pero
riculares situa-
:abeza es posi-
1 el «gusto» o

Los gusanos sexualmente maduros tienen órganos reproductores masculinos y femeninos, por lo que son monoicos o hermafroditas. Tanto los testículos como los ovarios se desarrollan a partir de células formadoras del parénquima. El **sistema reproductor masculino** comprende: 1) varios centenares de pequeños **testículos** esféricos, dispuestos a lo largo de ambos lados del cuerpo, cada uno de ellos conectado 2) mediante un pequeño **vaso eferente** 3) a un gran **vaso deferente,** que se extiende a lo largo de cada lado; los dos conductos entran 4) en una **vesícula seminal** media destinada al almacenamiento de esperma, que se comunica 5) con el **pene** muscular que se abre en 6) el **atrio genital,** situado inmediatamente detrás del poro genital. El **sistema reproductor femenino** consta de: 1) dos **ovarios** redondeados próximos al extremo anterior del cuerpo, que comunican con 2) dos **oviductos** paralelos a los cordones nerviosos; a lo largo de cada conducto hay 3) numerosas **glándulas vitelinas** que suministran células vitelinas cuando se forman los huevos; los dos oviductos se unen a 4) la **vagina,** media, que se abre en 5) el **atrio genital;** con la vagina está conectado 6) un **saco copulador** bulboso que recibe el esperma durante la copulación. Luego pasa a 7) los **receptáculos seminales,** que son ligeros ensanchamientos entre los ovarios y los oviductos.

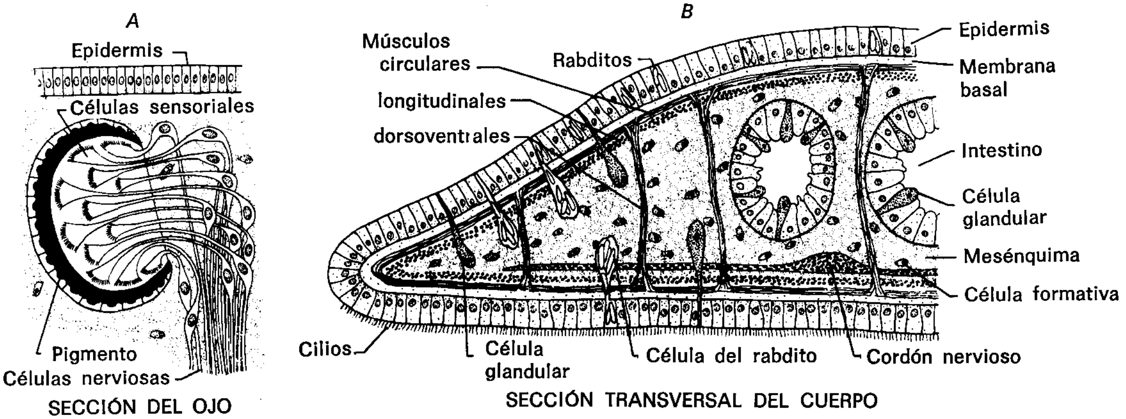
18-4 Historia natural



Poro excretor
Células flamígeras
Conducto
A
B
Núcleo
Cilios
Conducto

Fig. 18-2 Planaria. *A.* Parte del sistema excretor. *B.* Una célula flamígera. Ambos aumentados. *(Según Hyman.)*

Las planarias evitan la luz fuerte y durante el día descansan tranquilamente debajo de los objetos sumergidos en el agua, a menudo en grupos de 6 a 20. Al oscurecer se mueven activamente en los acuarios de laboratorio y es de presumir que en la Naturaleza hagan lo mismo. Se adhieren a la superficie de los objetos mediante un mucus pegajoso secretado por las glándulas epidérmicas y no nadan libremente en el agua. La locomoción consiste de ordinario en un **deslizamiento** con el extremo anterior dirigido hacia adelante y ligeramente levantado. Esto se consigue mediante golpes hacia atrás de los cilios de la superficie ventral, sobre un camino de mucus producido por las glándulas. Menos frecuentemente los gusanos se mueven **arrastrándose.** Ello se consigue mediante movimientos musculares; la contracción de los músculos circulares y dorsoventrales alarga el cuerpo, entonces el extremo anterior se fija mediante mucus y la



A
Epidermis
Células sensoriales
Pigmento
Células nerviosas
SECCIÓN DEL OJO
B
Músculos circulares
longitudinales
dorsoventrales
Rabditos
Epidermis
Membrana basal
Intestino
Célula glandular
Mesénquima
Célula formativa
Cilios
Célula glandular
Célula del rabdito
Cordón nervioso
SECCIÓN TRANSVERSAL DEL CUERPO

Fig. 18-3 Planaria. *A.* Sección a través del ojo. *B.* Sección transversal del cuerpo (se omiten las estructuras excretoras).

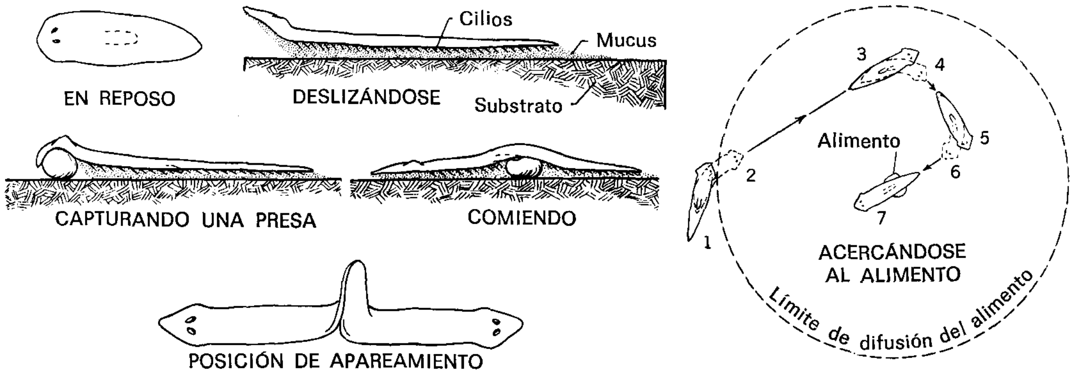


Fig. 18-4 Algunas actividades de las planarias. *(Según Pearl,* 1903.)

parte posterior avanza por contracción de los músculos longitudinales. La acción diferencial de distintos músculos locales produce movimientos de giro. Al moverse, los gusanos van explorando el ambiente moviendo el extremo cefálico de un lado a otro.

Aplicando débiles estímulos a la región cefálica, el gusano se vuelve hacia el estímulo, pero los estímulos fuertes provocan una reacción negativa. Lo mismo ocurre, aunque en menor grado, al estimular el centro del cuerpo; un estímulo fuerte en el extremo posterior induce al gusano a moverse hacia adelante. En comparación con un cnidario, la planaria muestra un grado de coordinación mucho mayor de todas sus partes. Ello se debe al mayor desarrollo del sistema nervioso, ayudado por estructuras sensoriales esparcidas por la epidermis, particularmente en la región cefálica. El sistema de fibras musculares, que es más complejo, dirigido por el sistema nervioso, hace posible una mayor variedad de movimientos.

Estudios recientes revelan una forma de aprendizaje y de memoria. Si una planaria se expone repetidamente a una luz intensa a intervalos de un minuto más o menos, solamente reaccionará a los primeros destellos. Sin embargo, si se la expone repetidas veces a una débil descarga eléctrica, continúa reaccionando (contracciones). Si se combinan ambos experimentos (destellos repetidos y a continuación unos segundos de descarga eléctrica), la planaria reaccionará luego si se la expone a la luz solamente (en anticipación al «shock»). Esta reactividad adquirida a la luz no está localizada en el cerebro, ya que cuando un gusano entrenado se corta por la mitad, y se permite a ambas partes que se regeneren, tanto el gusano de la «parte anterior» como el gusano de la «cola» reaccionan a la luz. Por otra parte, cuando un gusano no entrenado devora a uno que sí ha realizado un entrenamiento, muestra una respuesta significativamente incrementada a la luz. Así podemos ver que la memoria está almacenada en todo el cuerpo, seguramente en partes dispersas del sistema nervioso, y puede *transmitirse a través de las células y los tejidos.*

Las planarias se alimentan de otros pequeños animales, vivos o muertos. Cuando tienen hambre, se mueven activamente, reuniéndose rápidamente alrededor de *cualquier substancia comestible.* Se alimentan de pequeños crustáceos capturados mediante el mucus secretado. Cuando una planaria empieza a comer, pronto son atraídas otras, ya sea por las substancias que se difunden del alimento o por los jugos digestivos del gusano. El método común para recolectar planarias consiste en colocar trocitos de carne en agua poco profunda pues los jugos que difunden de la carne pronto las atraen en gran número. Para coger un pequeño fragmento de alimento pueden emplear primero la región cefálica (fig. 18-4). Luego sale la faringe muscular y rodea el alimento, son secretados los enzimas y el alimento es llevado a pedazos hacia la boca y el énteron, succionado por la faringe. La digestión es casi completamente intracelular, dentro de vacuolas de las células que tapizan el énteron. Los productos de la digestión pasan gradualmente a otros tejidos del cuerpo, probablemente con el líquido del mesénquima. Todos los materiales no digeridos deben ser expulsados forzosamente por la boca, puesto que no existe ano. Si se deja sin comer a una planaria durante varias semanas, consumirá sus reservas de alimento; luego degeneran determinados órganos y son consumidos, y el gusano decrece marcadamente de tamaño.

18-5 Reproduc

La multiplicaci
transversal; un
mente por detrá
las partes que f
ferencian. Las
generación; cua
mentalmente, p
cuerpo, y de pe
mente un indivi
tar *individuos* e
En la reprodu
sus porciones v
es mutua, insert
atrio genital de
genital del *siste*
receptáculo sem
productos sexua
nomina **fecunda**
espermatozoides
femeninos se d
gusanos se sepa
espermatozoides
ductos para fe
y numerosas cél
tro de una *cápsu*
ma en la pared
desarrollo es dir

18-6 Otros Tur

La mayoría de l
minutos Acelos
con boca pero si
digerido en la
micas. No posee
gónadas definida
rectamente por c
el sistema nervi
mico muy pare
otros está form
vida libre y otr
zos de mar y de
un acelo de las
algas simbiótica
cuando la mare
biontes.
Algunos turbe
va recta, no ra
vida libre, algun
en el interior de

18-5 Reproducción

La multiplicación asexual se produce por **escisión transversal;** un gusano se constriñe en dos, usualmente por detrás de la faringe, se separan y luego las partes que faltan en cada pedazo crecen y se diferencian. Las planarias poseen gran poder de regeneración; cuando se las hiere, natural o experimentalmente, pueden regenerar cualquier parte del cuerpo, y de pedazos obtenidos cortando artificialmente un individuo grande (fig. 10-2) pueden resultar individuos enteros, aunque pequeños.

En la reproducción sexual, dos planarias juntan sus porciones ventrales posteriores y la copulación es mutua, insertándose el pene de cada una en el atrio genital de la otra; el esperma de la vesícula genital del sistema masculino de cada una pasa al receptáculo seminal de la otra. Este cambio de productos sexuales entre individuos distintos se denomina **fecundación cruzada,** y el paso directo de espermatozoides de los órganos masculinos a los femeninos se denomina **fecundación interna.** Los gusanos se separan después del apareamiento y los espermatozoides emigran, ascendiendo por los oviductos para fecundar los óvulos. Varios zigotos y numerosas células vitelinas se reúnen luego dentro de una cápsula o cáscara del huevo; ésta se forma en la pared del atrio y luego sale al exterior. El desarrollo es directo, sin fases larvarias.

18-6 Otros Turbelarios

La mayoría de los turbelarios son marinos. Los diminutos Acelos son formas marinas primitivas, con boca pero sin cavidad digestiva; el alimento es digerido en la masa maciza de células endodérmicas. No poseen órganos excretores y carecen de gónadas definidas; los gametos son producidos directamente por células del parénquima. En algunos, el sistema nervioso es un sistema reticular epidérmico muy parecido al de los cnidarios, pero en otros está formado por cordones. Muchos son de vida libre y otros viven en el intestino de los erizos de mar y de los cohombros de mar. *Convoluta,* un acelo de las playas arenosas de Europa, tiene algas simbióticas en sus tejidos y sale de la arena cuando la marea es baja para iluminar a los simbiontes.

Algunos turbelarios tienen una cavidad digestiva recta, no ramificada. Muchos de ellos son de vida libre, algunos son comensales en el exterior y en el interior de invertebrados marinos, y unos pocos son endoparásitos en otros moluscos, equinodermos y crustáceos. *Microstomum,* de vida libre, se alimenta de hidras, cuyos nematocistos pasan del tubo digestivo del gusano a la epidermis del mismo, y le sirven para la defensa contra otros animales. Este gusano se reproduce asexualmente como una planaria, pero las partes resultantes pueden permanecer unidas unas a otras formando una cadena de 8 a 16 individuos (fig. 10-1*C*).

A excepción de los órdenes Tricládidos y Policládidos, la mayor parte de los otros turbelarios son formas pequeñas, principalmente marinas o de agua dulce, con intestinos simples. Muchas son comunes de las playas arenosas y de las capas superficiales del fango, pero son ignoradas. Otro grupo grande está constituido por comensales o parásitos que se encuentran dentro de organismos marinos mayores o sobre ellos.

El orden Tricládidos, al que pertenece *Dugesia,* tiene otros miembros de agua dulce y algunos marinos, comprendiendo también planarias terrestres de las regiones tropicales y subtropicales húmedas. Algunos de estos últimos son grandes y muchos poseen colores brillantes. En los lugares húmedos se desplazan sobre pistas de mucus y pueden descender de las hojas o las ramas colgando por filamentos mucosos. *Bipalium kewense* es una planaria terrestre común en los invernaderos de todo el mundo, que ha sido transportada con las plantas plantadas en tiestos. En los jardines de California se han introducido dos especies de *Geoplana* de Sudamérica.

Los Policládidos son exclusivamente marinos, viven entre las rocas, animales sedentarios o plantas de la región costera. Tienen forma de hoja, algunos muy ancha; algunos poseen numerosas manchas oculares, otros tienen tentáculos. El tubo digestivo presenta numerosas ramas. Algunos poseen una fase larvaria nadadora. Especialmente en los trópicos, muchos de ellos están notablemente coloreados y rivalizan por su colorido con los moluscos nudibranquios. La mayoría son depredadores de otros invertebrados marinos (fig. 18-5).

Clase Trematodos (Duelas)

Estos gusanos planos son todos parásitos, principalmente de los vertebrados. Mientras que los turbelarios poseen una epidermis ciliada, los trematodos

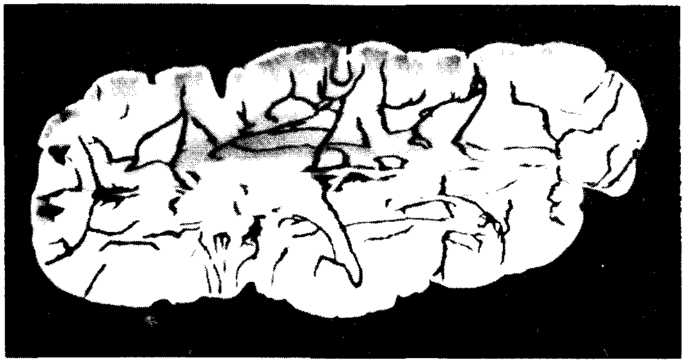


Fig. 18-5 **Orden POLICLÁDIDOS.** Políclado marino de vida libre, *Eurylepta californica. (Cortesía de G. McDonald.)*

dos están cubiertos exteriormente por un sincicio sin cilios (tegumento), que representa las prolongaciones de células situadas más profundamente, en el mesénquima (fig. 18-6). Por debajo del sincicio existen capas musculares consecutivas circulares, longitudinales y diagonales. De ordinario poseen una ventosa alrededor de la boca y otra u otras varias en la superficie ventral. La boca es anterior y el tubo digestivo suele tener forma de λ, con dos troncos principales que poseen ramas menores (fig. 18-8). El alimento consiste en los tejidos o los jugos del huésped, que chupa por la acción de la faringe muscular. Estructuralmente, los trematodos son más parecidos a los turbelarios que los cestodos; como en los TURBELARIOS, existen capas musculares complejas, órganos excretores y sistema nervioso. La mayoría de las diferencias los relacionan con su modo de vida parásito, tales como el desarrollo de una cutícula resistente, las ventosas, los ganchos y la carencia en general de órganos de los sentidos. En algunas larvas se hallan órganos de los sentidos, tales como manchas oculares, que pueden presentarse también en formas ectoparásitas.

18-7 Subclase Monogenéticos

Las especies de este grupo sólo habitan en un huésped. Son principalmente ectoparásitos de peces,

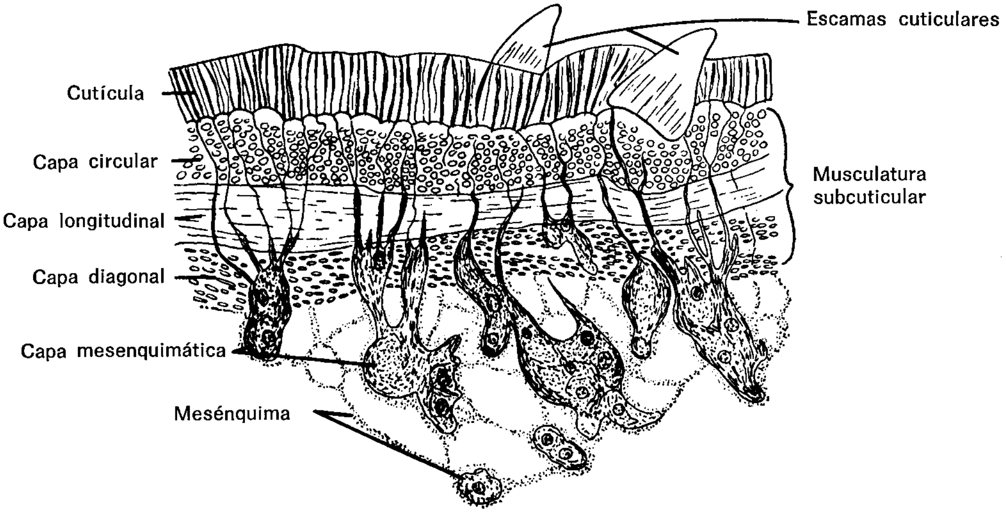


Fig. 18-6 Estructura histológica del trematodo *Fasciolaria hepatica. (Según Hyman,* **1951.)**

---

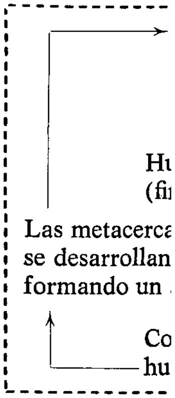
anfibios y reptil
vidad bucal o
huéspedes. Los
en el extremo p
desarrollado con
con ganchos qu
res se parecen a
dación suele ser
ducen un huevo,
tos en el agua
Del huevo sale
nada hasta enco
no lo encuentr
alcanzar la for
huevo, si vive,
común es la dir
vive sobre las al
trucha y otros
hace muy abund
ces de los criad

18-8 Subclase

Las duelas de
ternos de los ver
cos y sólo tiene
por la presencia
(ventosa) que cu
po. Presenta ras
GENÉTICOS y pue
gura 18-7).

18-9 Subclase

Este es el mayo
duelas son toda



anfibios y reptiles, pero algunos habitan en la cavidad bucal o en la vejiga de la orina de estos huéspedes. Los trematodos monogenéticos tienen en el extremo posterior un órgano adherente bien desarrollado con una o más ventosas y, a menudo, con ganchos quitinosos. Los órganos reproductores se parecen a los de los Turbelarios y la fecundación suele ser cruzada. En cada puesta sólo producen un huevo, o unos pocos, los cuales son puestos en el agua o permanecen unidos al huésped. Del huevo sale una larva ciliada, nadadora que nada hasta encontrar un huésped, ya que muere si no lo encuentra. El desarrollo es directo hasta alcanzar la forma adulta, de manera que cada huevo, si vive, da lugar a una duela. Un ejemplo común es la diminuta *Sphyranura* (fig. 18-10), que vive sobre las aletas, piel o branquias de la carpa, trucha y otros peces de agua dulce. A veces se hace muy abundante y mata gran cantidad de peces de los criaderos.

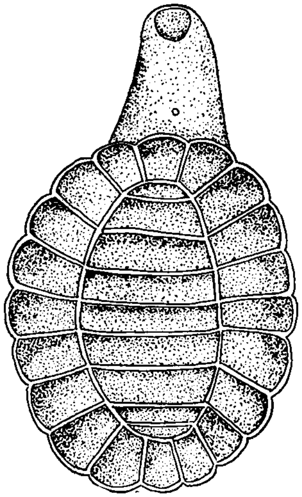


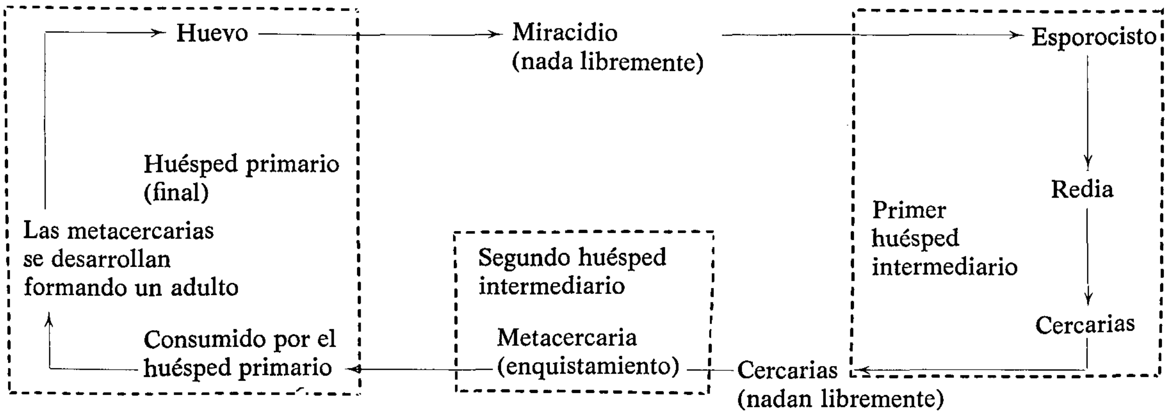
Fig. 18-7 **Subclase ASPIDOBOTRIOS, género** *Cotylaspis*, aspecto ventral. (*Según Hyman*, 1951.)

18-8 Subclase Aspidobotrios

Las duelas de este grupo son todas parásitos internos de los vertebrados inferiores y de los moluscos y sólo tienen un huésped. Están caracterizadas por la presencia de una enorme estructura adhesiva (ventosa) que cubre toda la parte ventral del cuerpo. Presenta rasgos de los Digenéticos y Monogenéticos y puede tener uno o dos huéspedes (figura 18-7).

18-9 Subclase Digenéticos

Este es el mayor grupo de los trematodos. Estas duelas son todas parásitos internos. Todas las especies presentan una sucesión de fases que deben vivir en ciertos órganos de dos o más especies huéspedes para completar el ciclo biológico: las larvas en un caracol u otro invertebrado (huésped intermediario) y el adulto en algún vertebrado (huésped primario). Ciertas especies de duelas son propias de ciertas partes del tubo digestivo, pulmones, vejiga de la orina, vasos sanguíneos o en otros órganos. Algunas de ellas tienen uno de los ciclos biológicos más complicados de todos los animales. Aunque varían el ciclo biológico, el número de formas larvarias y los huéspedes intermediarios, el modelo general es el siguiente:


Huevo
Miracidio
(nada libremente)
Esporocisto
Huésped primario
(final)
Redia
Primer
huésped
intermediario
Las metacercarias
se desarrollan
formando un adulto
Segundo huésped
intermediario
Cercarias
Consumido por el
huésped primario
Metacercaria
(enquistamiento)
Cercarias
(nadan libremente)

18-10 Duela del hígado del cordero

La duela del hígado del cordero, *Fasciola hepatica,* habita en los conductos biliares, invadiendo algunas veces otros órganos. Lo más frecuente es encontrarla en el cordero y en el ganado vacuno, pero a veces se halla en otros mamíferos y ocasionalmente en el hombre. Produce una enfermedad grave, llamada caquexia íctero-verminosa. Las infecciones ligeras tienen por consecuencia un aumento de la sensibilidad de los corderos a otras enfermedades, y las infecciones graves dan lugar a numerosas muertes. Esta infección sólo se propaga en las zonas o pastos donde hay áreas pantanosas en las que puedan desarrollarse los caracoles apropiados, pero es común en muchos lugares de los Estados Unidos, Europa y otros lugares de la Tierra (figs. 18-8 y 18-9).

La duela del hígado tiene el cuerpo en forma de hoja, alcanza unos 30 milímetros de longitud, es redondeada anteriormente y obtusamente puntiaguda detrás (fig. 18-8). La **ventosa anterior** es terminal, rodeando la boca, e inmediatamente detrás se halla la **ventosa ventral** (posterior), que sirve para adherirse al huésped. Entre ellas está la **abertura genital.** El **sistema digestivo** comprende la boca, la faringe muscular, un corto esófago y un énteron formado por dos ramas con numerosas subdivisiones que se extienden por todo el cuerpo. Los **músculos** son complicados y el parénquima llena los espacios existentes entre los órganos internos. El **sistema excretor** posee numerosas células flamígeras unidas a un conducto principal que se abre en un solo poro posterior. El **sistema nervioso** (visible cuando se tiñe con azul de metileno) está formado por un ganglio doble, cerca del esófago, dos cordones nerviosos longitudinales y varios nervios. En los gusanos maduros los órganos sexuales de ambos sexos se hallan muy desarrollados. El **sistema reproductor masculino** consiste en dos testículos muy ramificados situados en la parte media del cuerpo, cada uno de ellos comunicado con una vesícula seminal única mediante un conducto deferente; a la vesícula está también unida una glándula prostática. La vesícula comunica con el pene, situado dentro del orificio genital. El **sistema reproductor femenino** está formado por un ovario ramificado situado en el lado derecho, que mediante un oviducto comunica con el ootipo, que está rodeado por las glándulas de Mehlis («concha»). A la salida del oviducto hay un receptáculo seminal. El conducto de Laurer, de función desconocida, se extiende dorsalmente desde el receptáculo. A lo largo de cada lado del cuerpo hay numerosas glándulas vitelinas unidas a dos conductos vitelinos longitudinales que tienen una entrada común en el ootipo. Desde éste, un útero arrollado irregularmente se extiende hasta la abertura genital.

Cada óvulo fecundado se reúne con varias cé-

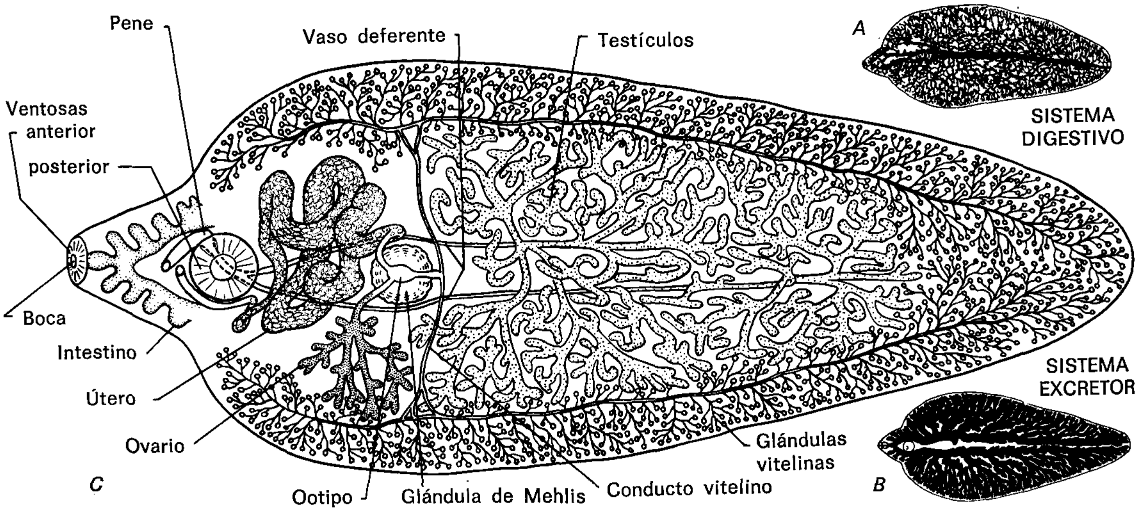


Fig. 18-8 Clase TREMATODOS. Duela del hígado del cordero, *Fasciola hepatica. A.* Sistema excretor; *B.* Sistema digestivo; ambos de tamaño natural. *C.* Sistema reproductor visto ventralmente y aumentado; el sistema digestivo sólo se ha representado en el extremo anterior. *(Modificado de Sommer y Landois,* 1880.)

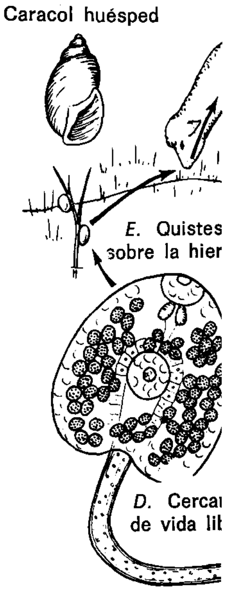


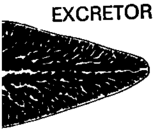
Fig. 18-9
aproximada

lulas vitelinas y se r
po. La producción d
tinua; el útero está
a segmentarse. Los
poro genital, pasan
intestino del corde
heces (fig. 18-9). En
se desarrollan en nı
peraturas más bajas
do hace demasiado
desarrollo, los huev
varios años. De cad
croscópica que es
de un rostro anterioı
lares, un ganglio ne
miracidio (fig. 18-9
no más de veinticu
cuentra cierta espec
moides, o *Fossaria*
dos. En este últim
tejidos blandos y de
pulmonar o en los v
sus cilios externos,
porocisto en forma
rocisto hay células
sarrollarse partenog
dando lugar a otra f
Cada esporocisto p
alargadas, que tiene

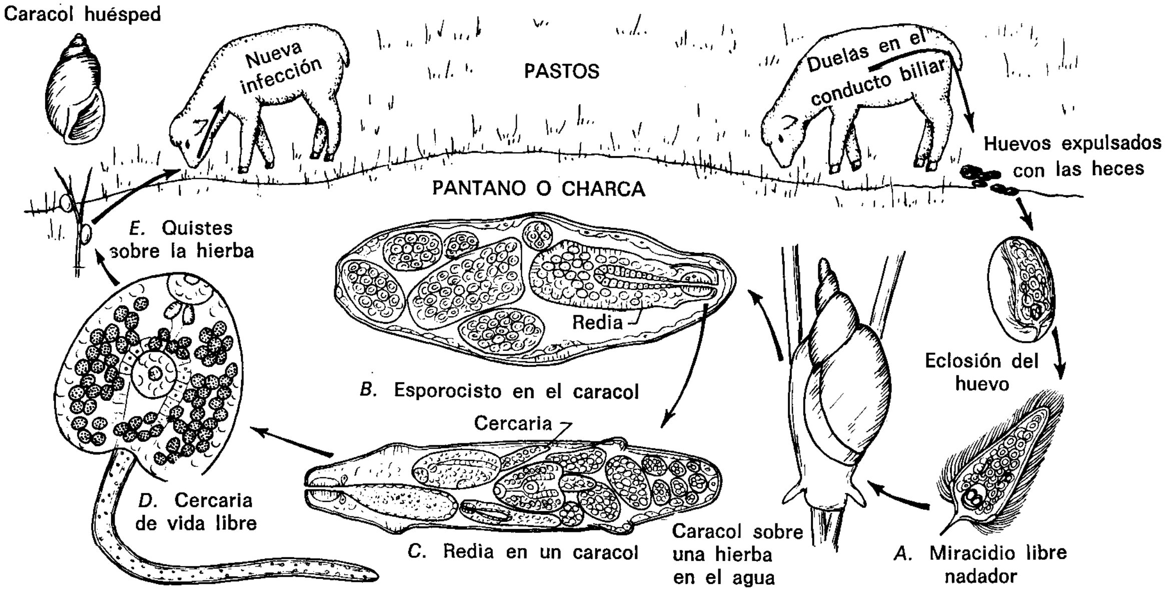
ıtes entre los
r posee nume-
conducto prin-
posterior. El
tiñe con azul
ganglio doble,
viosos longitu-
sanos maduros
se hallan muy
tor masculino
icados situados
uno de ellos
nal única me-
a vesícula está
ca. La vesícula
tro del orificio
enino está for-
ado en el lado
comunica con
as glándulas de
oviducto hay un
de Laurer, de
orsalmente des-
a lado del cuer-
as unidas a dos
que tienen una
éste, un útero
e hasta la aber-

con varias cé-

SISTEMA
DIGESTIVO
SISTEMA
EXCRETOR



a excre-
te y au-
cado de



Caracol huésped
Nueva infección
PASTOS
Duelas en el conducto biliar
Huevos expulsados con las heces
PANTANO O CHARCA
E. Quistes sobre la hierba
Redia
B. Esporocisto en el caracol
Eclosión del huevo
Cercaria
D. Cercaria de vida libre
C. Redia en un caracol
Caracol sobre una hierba en el agua
A. Miracidio libre nadador

Fig. 18-9 Ciclo biológico de la duela del hígado del cordero, *Fasciola hepatica;* **fases larvarias, aproximadamente x 90; el caracol aproximadamente de tamaño natural.** *(Detalles de Thomas,* 1883.)

lulas vitelinas y se rodea de una cáscara en el ootipo. La producción de huevos es prácticamente continua; el útero está lleno de huevos que empiezan a segmentarse. Los huevos (fig. 18-8) salen por el poro genital, pasan por los conductos biliares y el intestino del cordero y son expulsados con las heces (fig. 18-9). En un ambiente húmedo y cálido se desarrollan en nueve o más días pero con temperaturas más bajas el desarrollo se retrasa. Cuando hace demasiado frío para que se produzca el desarrollo, los huevos pueden sobrevivir durante varios años. De cada huevo emerge una larva microscópica que es pluricelular y ciliada, provista de un rostro anterior puntiagudo, dos manchas oculares, un ganglio nervioso y dos nefridios. Si este **miracidio** (fig. 18-9*A*) emerge en el agua, nada no más de veinticuatro horas y muere si no encuentra cierta especie de caracol, *Stagnicola bulimoides,* o *Fossaria modicella,* en los Estados Unidos. En este último caso penetra dentro de los tejidos blandos y de ordinario entra en la cámara pulmonar o en los vasos linfáticos. La larva pierde sus cilios externos, crece y se convierte en un **esporocisto** en forma de saco *(B).* Dentro del esporocisto hay células germinativas que pueden desarrollarse partenogenéticamente (sin fecundación dando lugar a otra fase larvaria llamada **redia** *(C).* Cada esporocisto produce de tres a ocho redias alargadas, que tienen forma de saco, con boca y un corto intestino. A los ocho días salen del esporocisto y emigran a otro órgano, de ordinario el hígado. Allí las redias pueden producir otras redias partenogenéticamente durante una o dos generaciones. Finalmente, cada redia original o cada redia hija produce varias larvas de otro tipo, denominado **cercaria** *(D).* Ésta posee una cola larga y un cuerpo en forma de disco, con ventosas oral y ventral y un tubo digestivo bifurcado. La cercaria sale del caracol para nadar en el agua mediante la cola. Después de algunas horas se establece sobre una hoja de hierba u otro vegetal próximo a la superficie del agua, pierde la cola y se convierte en una **metacercaria** *(E),* dentro de un quiste resistente. La larva enquistada conserva su vitalidad durante algunas semanas o meses sobre la hierba o incluso sobre paja húmeda, si no está sometida a temperaturas altas. Cuando los corderos u otros huéspedes adecuados comen vegetales infectados con cercarias, digieren la cubierta de los quistes y las larvas penetran a través de la pared intestinal hasta la cavidad del cuerpo en busca del hígado. Allí minan durante varias semanas y dañan el parénquima hepático antes de penetrar en el conducto biliar, para madurar y vivir allí durante años.

Son muchas las probabilidades desfavorables en una especie que debe completar un ciclo como éste. Entre ellas cabe citar la caída de los huevos en un lugar seco, el fracaso de los miracidios en hallar rápidamente un caracol de la clase apropiada, la muerte de los caracoles infectados, la desecación de los estanques o el enquiste en vegetación donde no suelen pastar los corderos. Como compensación a estos azares cada duela adulta puede producir hasta medio millón de huevos, y la multiplicación partenogenética en el caracol puede producir hasta 300 larvas a partir de un solo huevo.

18-11 Otros Trematodos

Se han descrito unas 3000 especies de duelas digenéticas (fig. 18-10) en distintos huéspedes —peces a mamíferos—, pero sólo se conoce el ciclo biológico de unas pocas. Las principales duelas parásitas del hombre son las siguientes:

Duela intestinal, *Fasciolopsis buski:* China a la India e islas adyacentes. Fases larvarias en caracoles. Las cercarias se enquistan sobre plantas acuáticas, empleadas como verduras crudas en Oriente. En ciertas partes de China, más de la mitad de la población humana está infectada. También se halla en los cerdos y en el perro.

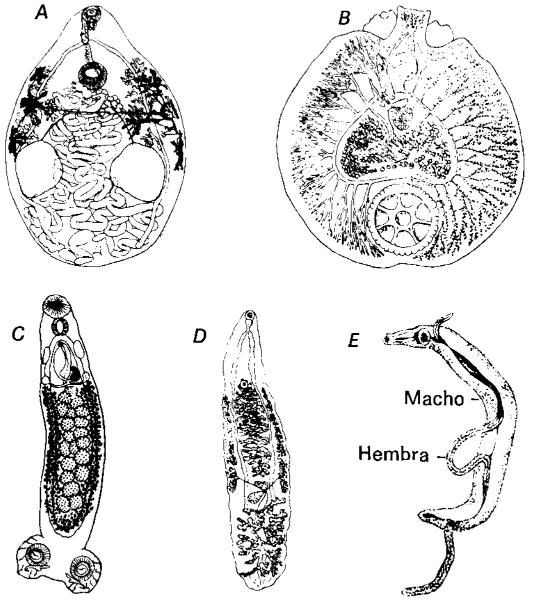


Fig. 18-10 Clase TREMATODOS. Duelas representativas a diferentes aumentos. *A. Prosthogonimus macrorchis. B. Tristoma coccineum. C. Sphyranura osteri. D. Opisthorchis sinensis. E. Schistosoma haematobium. (A, según Macy; B, según Lameere; C, según Fuhrmann; D y E según H. B. Ward.)*

Duela del hígado, *Opisthorchis (Clonorchis) sinensis:* Japón, China e islas adyacentes, hasta el Vietnam. También en los perros y gatos. Las primeras fases larvarias en caracoles de agua dulce y las últimas (metacercarias) en los músculos de muchos peces de agua dulce. La infección en el hombre se debe a comer pescado crudo. Las duelas adultas habitan en los conductos biliares y las infecciones pueden durar de cinco a veinte años (figura 18-10*D*).

Duela pulmonar, *Paragonimus westermani.* En Japón, China, las Filipinas, Nueva Guinea, India, África, Yucatán y Perú; ocasionalmente en los Estados Unidos, en inmigrantes procedentes de Oriente. También se halla en los gatos, perros, cerdos, cabras, ratas y varios mamíferos salvajes de regiones donde se presentan las infecciones en el hombre. Las duelas muestran poca especificidad para el huésped. Los huevos se expulsan con los esputos del huésped, las larvas se hallan en caracoles y las cercarias se enquistan en cangrejos de agua dulce. Al comer estos crustáceos sin cocer se infectan los huéspedes definitivos; las duelas jóvenes se presentan en varios órganos y las maduras se enquistan en lugares cercanos a la superficie de los pulmones.

Duelas de la sangre, *Schistosoma haematobium.* Alrededor del Mediterráneo meridional y oriental, en África, Madagascar y el SO. de Asia; *S. mansoni* en Egipto, África tropical, África meridional, América del Sur y las Antillas, y *S. japonicum* del Japón a las Filipinas y Célebes; la última es también parásita de los gatos, perros, roedores, cerdos y ganado vacuno. Las duelas adultas habitan en las venas del conducto digestivo o del urinario. Los sexos están separados y son desiguales (fig. 18-10*E*), el macho (9 a 22 mm de longitud) con el cuerpo ensanchado y replegado envuelve permanentemente a la hembra, que es alargada (14 a 26 mm). Los huevos de *S. haematobium* suelen ser depositados en las vénulas de la vejiga de la orina; los de *S. mansoni* y *S. japonicum* en las vénulas del intestino, donde atraviesan las paredes de estos órganos y salen con la orina o las heces. Las larvas se hallan en diferentes caracoles y las cercarias, con la cola bifurcada, perforan la piel humana o son ingeridas con la bebida. La **esquistosomiasis** (bilharziosis) es una de las enfermedades más importantes en casi todos los países tropicales, y su frecuencia está aumentando a medida que aumen-

---

ta el número de
el hombre en est

Las cercarias d
tosoma que no s
en la piel y pr
en las personas
dulce en los esta
del Pacífico de lo
en Europa.

Los cestodos (G
do) suelen ser de
plano, de ordina
mentos cortos y
otras dos clases
tema digestivo.
por un tegument
complejas cepas
tos excretores p
anillo nervioso c
sos. Absorben e
de la pared del
los gusanos adul
brados y las lar
de otro huésped.

18-12 Subclase

Está constituida
nos pequeños, ca
ventosa para ad
un solo grupo d
cen superficialme
va es semejante
tubo digestivo. S
los peces óseos
nosos (fig. 18-11
guos peces quim

18-13 Subclase

Todas las demá
y tienen un esc
ejemplo común;
hombre, conoci
mide de 2 a 7,5

mbién se halla

Clonorchis) si-
entes, hasta el
gatos. Las pri-
e agua dulce y
úsculos de mu-
ión en el hom-
lo. Las duelas
liares y las in-
veinte años (fi-

vestermani. En
Guinea, India,
almente en los
procedentes de
tos, perros, cer-
ros salvajes de
fecciones en el
ca especificidad
xpulsan con los
allan en caraco-
ngrejos de agua
sin cocer se in-
s duelas jóvenes
las maduras se
superficie de los

a haematobium.
ional y oriental,
e Asia; *S. man-*
frica meridional,
y *S. japonicum*
es; la última es
perros, roedores,
las adultas habi-
gestivo o del uri-
y son desiguales
nm de longitud)
ado envuelve per-
s alargada (14 a
obium suelen ser
ejiga de la orina;
n en las vénulas
paredes de estos
heces. Las larvas
las cercarias, con
el humana o son
iistosomiasis (bil-
lades más impor-
tropicales, y su
edida que aumen-

ta el número de lagos artificiales construidos por el hombre en estas áreas.

Las cercarias de algunas duelas del género *Schistosoma* que no son parásitas del hombre penetran en la piel y producen el «prurito del nadador» en las personas que frecuentan los lagos de agua dulce en los estados norte-centrales y en la costa del Pacífico de los Estados Unidos, en el Canadá y en Europa.

Clase Cestodos (Tenias)

Los cestodos (Gr. *cestus,* cinturón + *oid,* parecido) suelen ser delgados y alargados, con el cuerpo plano, de ordinario formado por numerosos segmentos cortos y semejantes. Se diferencian de las otras dos clases por carecer completamente de sistema digestivo. Carecen de cilios, están cubiertos por un tegumento como los trematodos y poseen complejas cepas musculares, parénquima, conductos excretores pares con células flamígeras y un anillo nervioso con tres pares de cordones nerviosos. Absorben el alimento directamente a través de la pared del cuerpo. Todos son endoparásitos, los gusanos adultos en el intestino de los vertebrados y las larvas (una excepción) en los tejidos de otro huésped.

18-12 Subclase Cestodarios

Está constituida por unas pocas especies de gusanos pequeños, carentes de escólex, provistos de una ventosa para adherirse, cuerpo no dividido y con un solo grupo de órganos reproductores. Se parecen superficialmente a los trematodos, pero la larva es semejante a las de las tenias y carecen de tubo digestivo. Sus pocas especies son parásitas de los peces óseos primitivos y de los peces cartilaginosos (fig. 18-11). *Gyrocotyle,* hallado en los antiguos peces quimeroides, constituye un ejemplo.

18-13 Subclase Eucestodos

Todas las demás tenias pertenecen a este grupo y tienen un escólex. *Taenia solium* constituye un ejemplo común; es la tenia del cerdo que pasa al hombre, conocida desde tiempos antiguos y que mide de 2 a 7,5 m cuando alcanza la madurez (figura 18-12). Posee una pequeña «cabeza» en forma de botón, el **escólex,** provista de cuatro **ventosas** musculares a los lados y un círculo de **ganchos** sobre el extremo, que es elevado, formando el **rostelo.** Un corto «cuello» o zona de proliferación, une el escólex al cuerpo, o **estróbilo,** formado por una serie de hasta 1000 **proglótides.** Las ventosas y los ganchos sirven para adherir el escólex a la pared intestinal del huésped, y la cadena de proglótides está libre en la cavidad intestinal. Constantemente se van formando nuevas proglótides por gemación transversal en el cuello y permanecen unidas, de manera que van siendo empujadas hacia atrás por el crecimiento de las nuevas. A medida que se van desplazando hacia atrás, las proglótides aumentan de tamaño, maduran y finalmente se desprenden.

El escólex contiene un anillo nervioso, con ner-

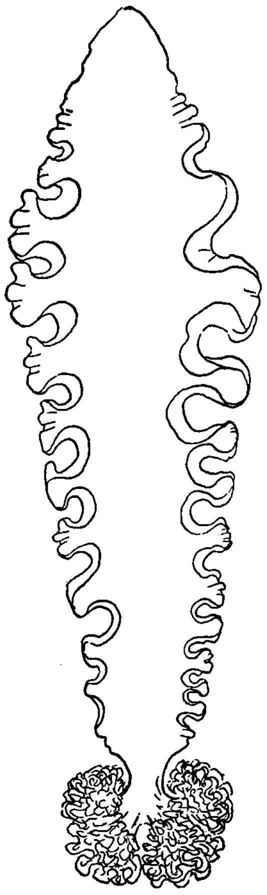


Fig. 18-11 Clase CESTODOS, subclase CESTODARIOS. El parásito quimeroide *Gyrocotyle.* (*Según Hyman,* 1951.)

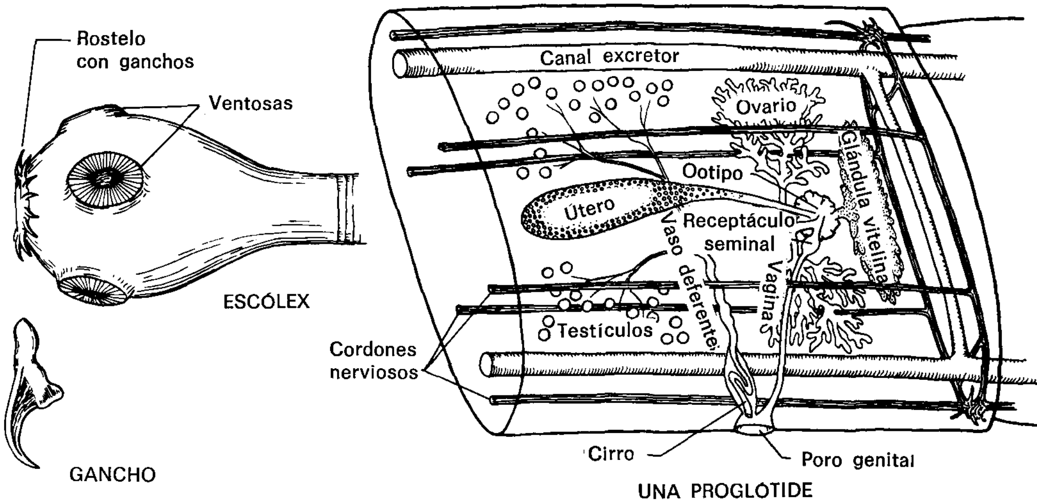

Rostelo con ganchos
Ventosas
ESCÓLEX
GANCHO
Canal excretor
Ovario
Ootipo
Útero
Receptáculo seminal
Vaso deferente
Vagina
Glándula vitelina
Testículos
Cordones nerviosos
Cirro
Poro genital
UNA PROGLÓTIDE

Fig. 18-12 Clase CESTODOS. Escólex y una proglótide de la tenia del cerdo, *Taenia solium.*

vios que se dirigen hacia las ventosas y el rostelo y que se unen a tres pares de nervios longitudinales que se extienden hacia atrás, a las proglótides. Existe también una estructura excretora que comunica con un par de conductos excretores que atraviesan las proglótides. Cada proglótide contiene músculos, parénquima, secciones de los conductos excretores que se comunican por un conducto transverso, numerosas células flamígeras y los nervios. En cada proglótide, cuando se halla a cierta distancia del escólex, se desarrolla un grupo completo de órganos sexuales masculinos y femeninos. Los existentes en cada proglótide son comparables al sistema reproductor completo de un turbelario o trematodo. El sistema masculino madura primero. Tanto es posible la autofecundación entre los sistemas de una misma proglótide como entre los de proglótides separadas, o la fecundación cruzada entre dos gusanos parásitos del mismo huésped. Los huevos se desarrollan entonces en gran número y cada uno contiene un óvulo fecundado y varias células vitelinas encerradas dentro de una cápsula

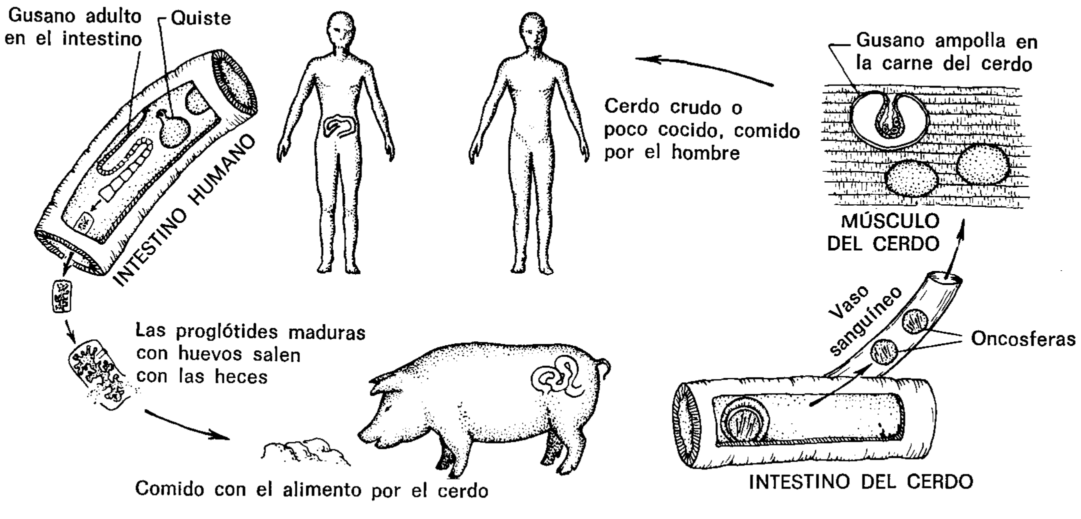

Gusano adulto en el intestino
Quiste
INTESTINO HUMANO
Cerdo crudo o poco cocido, comido por el hombre
Gusano ampolla en la carne del cerdo
MÚSCULO DEL CERDO
Vaso sanguíneo
Oncosferas
Las proglótides maduras con huevos salen con las heces
Comido con el alimento por el cerdo
INTESTINO DEL CERDO

Fig. 18-13 Ciclo biológico de la tenia del cerdo, *Taenia solium. (Adaptado de Buchsbaum. Animals without backbones, The University of Chicago Press.)*

---

resistente formad
se transforma gr
lleno de miles d
neran. El desarr
guida y continú
son expulsadas
y luego se desin
parcidos de esta
embrión que est
fera).
Si estos huevo
digiere sus cubie
vistas de seis ga
los vasos linfáti
mente a los músc
tan. El quiste cr
se denomina **cist**
na se engruesa y
sale dentro del
se desarrolla un
pero no crece m
crudo o poco coc
entonces la pare
pila se evagina
llo» y desaparec
al intestino del h
nueva tenia. Las
raramente en m
hombre puede
del gusano adul
consecuencias si
vital.
La gemación,
de proglótides p
ducción de efira
escifozoos (pár.
des degeneran p
tras que las efi
completa, madu
produce sexualm

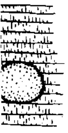
18-14 Adaptaci

La tenia, como
taciones fisiológi
los animales de
tege contra la d
alcalinos del hu
ble al agua y a
cipalmente en a
han sido descon
moléculas comp

n.

femeninos. Los
comparables al
un turbelario o
madura primero.
ión entre los sis-
como entre los
ndación cruzada
mismo huésped.
en gran número
undado y varias
de una cápsula

olla en
l cerdo



Oncosferas

Animals

resistente formada en el ootipo. Pasan al útero, que se transforma gradualmente en un saco ramificado lleno de miles de huevos; los otros órganos degeneran. El desarrollo de los huevos empieza en seguida y continúa cuando las proglótides maduras son expulsadas junto con las heces del huésped, y luego se desintegran (fig. 18-13). Los huevos esparcidos de esta forma por el suelo contienen un embrión que está provisto de seis ganchos (oncosfera).

Si estos huevos son devorados por un cerdo, éste digiere sus cubiertas en el intestino y las larvas provistas de seis ganchos penetran en la sangre o en los vasos linfáticos para ser transportadas finalmente a los músculos voluntarios, donde se enquistan. El quiste crece, se llena de líquido y entonces se denomina **cisticerco.** Un lado de la pared interna se engruesa y forma una papila vacía que sobresale dentro del saco. En la cavidad de la papila se desarrolla un escólex, con ventosas y ganchos, pero no crece más. Cuando el hombre come cerdo crudo o poco cocido, y la carne contiene un quiste, entonces la pared externa de éste es digerida, la papila se evagina para formar un escólex y un «cuello» y desaparece la ampolla. El escólex se adhiere al intestino del huésped y empieza a formarse una nueva tenia. Las larvas de esta tenia se encuentran raramente en monos, perros, gatos y corderos. El hombre puede ser infectado también por larvas del gusano adulto, pudiendo ser muy graves las consecuencias si el cisterco se aloja en un órgano vital.

La gemación, maduración gradual y liberación de proglótides por una tenia se parece algo a la producción de efiras por el estróbilo de los cnidarios escifozoos (pár. 17-16). No obstante, las proglótides degeneran para dejar libres los huevos, mientras que las efiras se convierten en una medusa completa, madura y libre, que más adelante se reproduce sexualmente.

18-14 Adaptaciones a la vida parásita

La tenia, como parásito interno, posee varias adaptaciones fisiológicas especiales en comparación con los animales de vida libre. 1) El tegumento la protege contra la digestión por los líquidos digestivos alcalinos del huésped, pero es totalmente permeable al agua y a los nutrientes. Éstos consisten principalmente en aminoácidos y azúcares simples que han sido descompuestos por el huésped a partir de moléculas complejas. Los adultos son resistentes a los líquidos pancreáticos alcalinos. 2) La presión osmótica interna es inferior a la del líquido o tejido del huésped que le rodea. 3) La tolerancia al pH es alta, 4 a 11 (véase pár. 2-8). 4) Los tejidos tienen un alto contenido en glucógeno (hasta el 60 por ciento de la substancia seca) y muchos lípidos, pero muchas menos proteínas. Los ácidos grasos son derivados del metabolismo anaeróbico del glucógeno. Los hidratos de carbono en la dieta del huésped inducen el crecimiento, la longevidad y la producción de huevos, mientras que la eliminación de proteínas tiene poco efecto. 5) Si hay oxígeno se emplea en la respiración, pero predomina la respiración anaeróbica. 6) Los huevos que come el huésped intermediario deben estar sometidos a ácidos y a álcalis, por lo que sólo son expulsados en el intestino. Un cisticerco engullido por el huésped definitivo se encuentra con jugos digestivos ácidos y su vesícula es destruida por la digestión, pero el escólex invertido (expuesto sólo a los líquidos alcalinos) no; la bilis estimula al escólex a evaginarse.

Además de las adaptaciones de los cestodos ya mencionadas, hay otras que son comunes en los trematodos y cestodos y en los parásitos internos en general: 1) los órganos sensoriales están muy reducidos o faltan, 2) se han desarrollado algunos mecanismos para fijarse a los tejidos del huésped (ganchos, ventosas) y 3) normalmente existe una gran producción de huevos y una fase larvaria para facilitar la supervivencia e infección de nuevos huéspedes.

18-15 Otros Cestodos

En los diferentes vertebrados, desde los peces a los mamíferos, viven más de 1500 especies de tenias. La fase adulta suele alcanzarse en un huésped definitivo que se alimenta del huésped intermediario, cuya carne contiene las fases infecciosas. En los artrópodos se encuentran larvas de muchos grupos; en los mamíferos se encuentran las de la mayoría de CICLOFILÍDEOS. Algunas tenias son inofensivas; otras pueden producir efectos graves, y a veces la muerte, particularmente en la fase larvaria. Las infecciones en el hombre van decreciendo en los países civilizados debido a que se sabe mejor cómo puede evitarse la infección, a que se descubren y tratan las personas que contienen tenias y a causa de la inspección y congelación de la carne. A continuación se indican algunas de las tenias comunes:

Tenia del buey, *Taenia saginata.* Larvas en la carne del ganado, el gusano adulto en el hombre; de 4 a 12 m (puede llegar hasta 25 m) de longitud, el número de proglótides llega a 2000 (fig. 18-14). La preferencia por la carne de buey poco cocida puede ser la causa de un incremento en las infecciones de las poblaciones humanas.

Tenia del gato y del perro. *Taenia pisiformis.* Larvas en el hígado y mesenterios de los conejos, adultos en el perro y el gato.

Tenia del perro, *Dipylidium caninum.* Larvas en los piojos y pulgas de los perros, gato y hombre; adultos en los perros y gatos, ocasionalmente en el hombre; de 15 a 40 cm de longitud, no tiene más de 200 proglótides, cada una con dos series de órganos genitales.

Tenia de la rata, *Hymenolepis diminuta.* Larvas en las tijeretas, escarabajos de la harina, pulgas, otros insectos y miriápodos; los adultos, comunes en las ratas y en los ratones, ocasionalmente en el hombre; de 20 a 60 cm de longitud, de 800 a 1000 proglótides.

Tenia enana, *Hymenolepis nana.* No se requiere huésped intermediario, pero las moscas y los escarabajos de la harina pueden serlo; las larvas viven en las vellosidades intestinales y los adultos en el intestino del hombre y de los roedores; de 10 a 45 mm de longitud, hasta 200 proglótides.

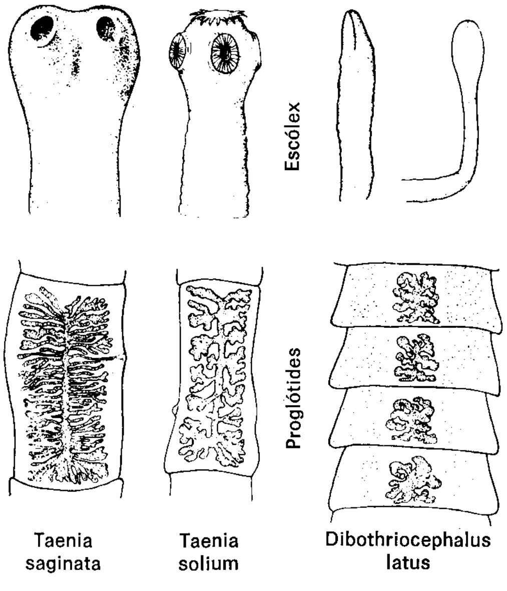


Fig. 18-14 Escólex y proglótides maduras de tres tenias humanas (buey, cerdo y peces).

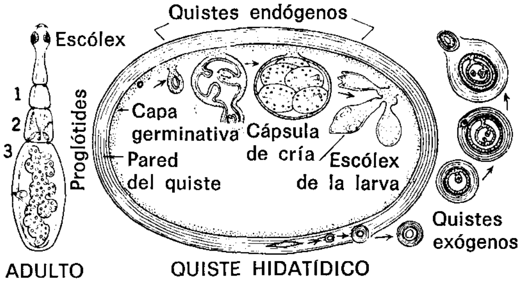
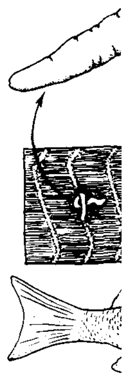


Fig. 18-15 Ciclo biológico de la tenia hidatídica, ***Echinococcus granulosus.*** El gusano adulto, de 3 a 6 mm de longitud, formado por tres proglótides (o cuatro), vive en los mamíferos carnívoros; la fase larvaria se halla en varios herbívoros domésticos y salvajes, y en el hombre, y forma quistes múltiples.

Tenia del cordero, *Moniezia expansa.* Larva en un ácaro de vida libre *(Galumna)*; adulto en el cordero, cabras, etc.; puede alcanzar hasta 6 m de longitud.

Tenia hidatídica, *Echinococcus granulosus* (figura 18-15). Adulto en el intestino del perro, lobo y chacal, solamente de 3 a 6 mm de longitud, con 3 (o 4) proglótides; larvas en el hombre, monos, ganado vacuno, cordero, cerdo, perro gato y otros animales domésticos o salvajes; en el hombre, los quistes larvarios alcanzan el tamaño de un balón de fútbol después de 12 a 20 años, y el tamaño depende del órgano invadido; el delicado revestimiento interno del quiste forma cápsulas de cría, cada una de las cuales contiene numerosos escólex; se forman quistes hijos, o exógenos, que pueden distribuirse por otros lugares del cuerpo; peligroso y algunas veces mortal para el hombre; casi cosmopolita. Otra tenia hidatídica, *E. multilocularis,* puede infectar al hombre. Los adultos se encuentran normalmente en las zorras, las larvas en diversos roedores.

Tenia de los peces, *Dibothriocephalus latus* (fig. 18-16). Primera fase larvaria (0,5 mm de longitud) en crustáceos copépodos *(Diaptomus, Cyclops),* y segunda (1 a 20 mm) en la perca, barbo, trucha y otros peces de agua dulce; gusano adulto en el hombre, cerdo, gato, perro, zorro u otros mamíferos, con hasta 4000 proglótides; infecciones en el hombre debidas a comer pescado crudo o insuficientemente cocido; común en Europa y Japón, también en el norte de los Estados Unidos.



EN LO

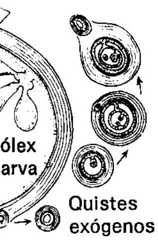
Fig. 18-
y pez h
Kükenth

Tipo Platelmint

Gusanos planos.
ventralmente, a
una epidermis cili
con ventosas o g
digestivo incompl
tonefridios provis
conductos; sin ce
de parénquima; s
teriores o un anill
dones nerviosos
órganos respirator
segmentación; de
ción interna; hu
y con células vit
fases larvarias; d
sitos; más de 10

Clase 1. Turbelar

Gusanos planos de
dermis con cilios,
numerosas glándu
mentados, algunas
de ordinario con



hidatídica, *Echino-*
3 a 6 mm de lon-
cuatro), vive en
ria se halla en va-
y en el hombre, y

asta 200 progló-

nsa. Larva en un
); adulto en el
anzar hasta 6 m

granulosus (figu-
o del perro, lobo
mm de longitud,
s en el hombre,
ro, cerdo, perro
os o salvajes; en
s alcanzan el ta-
spués de 12 a 20
órgano invadido;
no del quiste for-
de las cuales con-
orman quistes hi-
distribuirse por
ligroso y algunas
casi cosmopolita.
ltilocularis, puede
tos se encuentran
larvas en diversos

alus latus (fig. 18-
mm de longitud)
ptomus, Cyclops),
erca, barbo, trucha
gusano adulto en
zorro u otros ma-
ótides; infecciones
ner pescado crudo
omún en Europa y
e los Estados Uni-

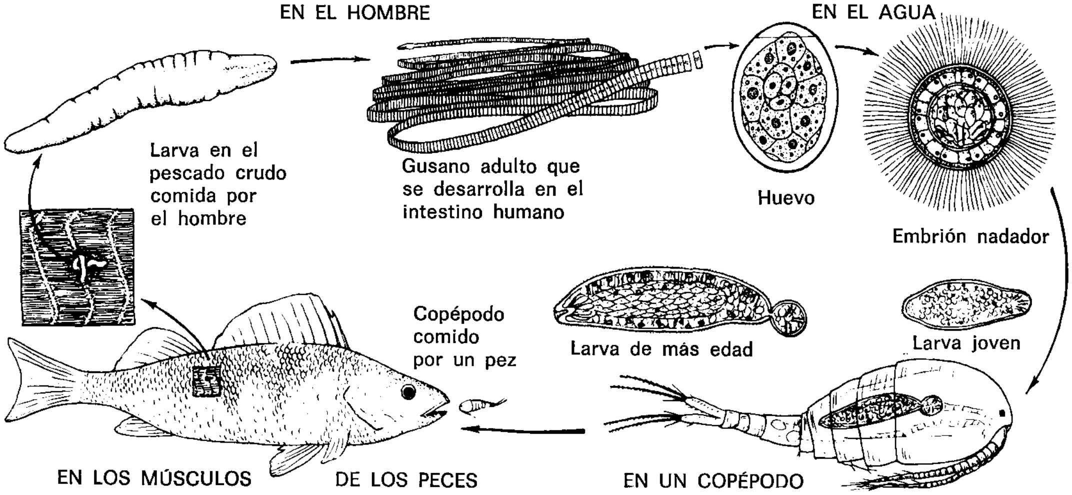

EN EL HOMBRE
EN EL AGUA
Larva en el pescado crudo comida por el hombre
Gusano adulto que se desarrolla en el intestino humano
Huevo
Embrión nadador
Copépodo comido por un pez
Larva de más edad
Larva joven
EN LOS MÚSCULOS
DE LOS PECES
EN UN COPÉPODO

Fig. 18-16 Ciclo biológico de la tenia ancha de los peces, *Dibothriocephalus latus.* Gusano adulto y pez huésped muy reducido; fases larvarias a distintos aumentos. *(Adaptado parcialmente de Kükenthal.)*

Clasificación

Tipo Platelmintos (Platyhelminthes)

Gusanos planos. Cuerpo blando, aplanado dorsoventralmente, a menudo alargado, cubierto por una epidermis ciliada o por una cutícula; algunos con ventosas o ganchos externos, o ambos; tubo digestivo incompleto o sin él; excreción por protonefridios provistos de células flamígeras, y con conductos; sin celoma; espacios del cuerpo llenos de parénquima; sistema nervioso con ganglios anteriores o un anillo nervioso y 1 a 3 pares de cordones nerviosos longitudinales; sin esqueleto ni órganos respiratorios o circulatorios, ni verdadera segmentación; de ordinario monoicos; fecundación interna; huevos microscópicos, con cáscara y con células vitelinas; desarrollo directo o con fases larvarias; de vida libre, comensales o parásitos; más de 10 000 especies.

Clase 1. Turbelarios (Turbellaria).

Gusanos planos de vida libre. Cuerpo indiviso; epidermis con cilios, rabditos en forma de bastón y numerosas glándulas mucosas; generalmente pigmentados, algunas especies con colores brillantes; de ordinario con boca ventral e intestino (excepto los ACELOS); el desarrollo suele ser directo; reproducción asexual en algunos.

Orden 1. Acelos (Acoela). Longitud de 1 a 4 mm; con boca y a veces faringe, pero sin intestino, protonefridios, oviductos o gónadas definidas; marinos. *Convoluta; Amphiscolops* sobre los sargazos; *Ectocotyla,* comensal sobre el cangrejo ermitaño.

Orden 2. Catenúlidos (Catenulida). Longitud de 0,9 a 9 mm, solos o en cadenas de hasta 32 zooides; alargados, filiformes, pálidos; faringe simple; intestino sin divertículos; 1 protonefridio medio; en aguas dulces estancadas. *Catenula, Stenostomum.*

Orden 3. Macrostómidos (Macrostomida). Longitud de 0,8 a 11 mm, solos o en cadenas de hasta 18 zooides; planos o cilíndricos; color pálido; epidermis de *Microstomum* a menudo con nematocistos adquiridos al alimentarse de hidras; faringe simple; intestino con pequeños divertículos laterales o un saco ciego preoral; 2 protonefridios; en aguas dulces. *Macrostomum, Microstomum.*

Orden 4. Neorrabdocelos (Neorhabdocoela). Longitud de 0,3 a 15 mm; incoloros o pálidos, algunos verdes con zooclorelas; faringe bulbosa; intestino variable; 2 protonefridios; en aguas saladas, salobres o dulces, algunos comensales o parásitos. *Mesostoma, Castrella, Castrada, Phaenocora.*

Orden 5. Temnocefálidos (Temnocephalida). Longitud hasta 14 mm; planos, mayormente sin color, de 2 a 12 tentáculos digitiformes en la parte anterior; un disco adhesivo posterior; faringe en forma de barril, intestino sacciforme; 2 protonefridios; comensal principalmente sobre crustáceos de agua dulce, y también sobre tortugas y caracoles. *Temnocephala.*

Orden 6. Arcoóforos (Archoophora) o *Proplicastomados (Proplicastomata).* Hasta 1 mm de longitud; faringe plegada; sin conductos femeninos; glándula frontal. *Proporoplana* constituye el único género, marino.

Orden 7. Lecitoepiteliados (Lecithoepitheliata). Hasta 6 mm de longitud; formas marinas o de agua dulce sin glándulas vitelinas y normalmente pene con estilete; faringe simple. *Prorhynchus, Geocentophora.*

Orden 8. Prolecitóforos (Prolecithophora), Holocelos (Holocoela) o *Cumulados (Cumulata).* Gusanos marinos y de agua dulce con glándulas vitelinas definidas, intestino simple y pene inerme. *Plagiostomum, Hydrolimax.*

Orden 9. Seriados (Seriata). Gusanos marinos y de agua dulce con intestino lobulado; faringe plegada; la mayoría con estatocisto; con numerosas glándulas vitelinas. *Monocelis, Otoplana, Bothrioplana.*

Orden 10. Tricládidos (Tricladida). Tríclados. Generalmente pequeños (de 2 o 3 hasta 500 mm); boca ventral media, con probóscide; intestino con 3 ramas; 1 a 4 túbulos protonefrídicos a cada lado. *Dugesia (= Euplanaria),* pigmentado, y *Procotyla* y *Dendrocoelum,* blanco lechoso, todos en aguas dulces; *Bdelloura,* sobre las branquias de las cacerolas de las Molucas; *Procerodes, Spalloplana,* blancos, sin ojos; *Bipalium,* común en los invernaderos; *Geoplana,* terrestre.

Orden 11 Policládidos (Polycladida). Policlados. Hasta 150 mm de longitud; generalmente delgados y ovales; muchos ojos; intestino con numerosas ramas irregulares; marinos, unos pocos pelágicos. *Notoplana (Leptoplana), Planocera; Stylochus,* se alimenta a menudo de ostras.

Clase 2. Trematodos (Trematoda).

Duelas. cuerpo indiviso, cubierto por cutícula (sin epidermis ni cilios); una o más ventosas para adherirse; boca generalmente anterior y tubo digestivo con 2 ramas; un ovario; todos parásitos.

Subclase 1. Monogenéticos (Monogenea). Ventosa oral débil o sin ella; extremo posterior con un disco adhesivo, generalmente con ganchos; 2 poros excretores, anteriores y dorsales; pocos huevos; larva ciliada; no hay huésped intermediario; principalmente ectoparásitos en vertebrados de sangre fría, unos pocos en los cefalópodos y crustáceos.

Orden 1. Monopistocotíleos (Monopisthocotylea). Trematodos con un órgano posterior (opistáptor) simple para adherirse, y una ventosa oral poco desarrollada (o ausente). *Gyrodactylus,* sobre las branquias de los peces de agua dulce.

Orden 2. Poliopistocotíleos (Polyopisthocotylea). Ventosa oral presente; opistáptor con varias ventosas distintas u otras modificaciones para la adhesión. *Polystoma,* la larva en las branquias de los renacuajos y el adulto en la vejiga de la orina de la rana.

Subclase 2. Aspidobotrios (Aspidobothrea). Sin ventosa oral ni órganos adhesivos anteriores; superficie ventral con una gran ventosa o una hilera de ventosas; 1 poro excretor, posterior; endoparásito en un huésped. *Aspidogaster,* en las cavidades pericárdica y renal y de los bivalvos de agua dulce (UNIÓNIDOS); *Stichocotyle,* delgado, en la válvula espiral y en el conducto biliar de las rayas.

Subclase 3. Digenéticos (Digenea). Generalmente 2 ventosas, una alrededor de la boca y una ventral; sin ganchos; 1 poro excretor, posterior; útero largo, numerosos huevos; 1 o más fases larvarias que se reproducen en los huéspedes intermediarios antes de experimentar la metamorfosis a la forma adulta; principalmente endoparásitos, larvas en los moluscos (también crustáceos y peces), adultos en los vertebrados.

Orden 1. Estrigeatoidos (Strigeatoidea). Larvas cercarias con colas bifurcadas; miracidios con 2 protonefridios (primitivos); *Schistosoma,* duela del hígado humano.

Orden 2. Equinostómidos (Echinostomida). Larvas cercarias con colas no bifurcadas; miracidios con 2 protonefridios; *Fasciola,* duela del hígado del cordero.

Orden 3. O
tilete; conduc
de la cola; *C*

Orden 4. P
tilete, cola sin
mus.

Clase 3. Cesto

Tenias. Cuerp
mis ni cilios e
to no hay tubo
generalmente
sión, con surc
en forma de h
cuerpo general
proglótides «s
2 sistemas re
ganchos; tod
huéspedes alte
de los vertebr

Subclase 1. Ce
viso; sin escól

Orden 1. A
tosas ni botrio
rador *Amphili*

Orden 2.
ventosa anteri
en forma de
Gyrocotyle, en
des.

Subclase 2. Eu
cintiforme, con
órganos adhesi

Orden 1. Pr
Escólex con 4
minal u órgan
peces de agua

Orden 2. Te
botrioideos (P
tridios, a men
en los elasmob

Orden 3. Di
escólex es una
tosas ni ganch
ceps, en el tib

tubo digestivo
sitos.

nea). Ventosa
ior con un dis-
chos; 2 poros
pocos huevos;
nediario; prin-
ados de sangre
s y crustáceos.

opisthocotylea).
ior (opistáptor)
a oral poco de-
sobre las bran-

opisthocotylea).
on varias vento-
s para la adhe-
ranquias de los
de la orina de

othrea). Sin ven-
nteriores; super-
o una hilera de
or; endoparásito
as cavidades pe-
s de agua dulce
o, en la válvula
las rayas.

). Generalmente
ca y una ventral;
terior; útero lar-
ises larvarias que
ntermediarios an-
fosis a la forma
tos, larvas en los
peces), adultos en

eatoidea). Larvas
miracidios con 2
tosoma, duela del

inostomida). Lar-
cadas; miracidios
ela del hígado del

Orden 3. Opistórquidos (Opisthorchida). Sin estilete; conductos excretores en la parte posterior de la cola; *Opisthorchis,* duela del hígado china.

Orden 4. Plagiórquidos (Plagiorchiida). Con estilete, cola sin conductos excretores; *Prosthogonimus.*

Clase 3. Cestodos (Cestoda).

Tenias. Cuerpo cubierto por cutícula, sin epidermis ni cilios externos; no pigmentados; en el adulto no hay tubo digestivo ni órganos de los sentidos; generalmente hay un escólex anterior para la adhesión, con surcos adhesivos (botrios) o excrecencias en forma de hoja (botridios), o ventosas o ganchos; cuerpo generalmente formado por una o numerosas proglótides «segmentos), cada una conteniendo 1 o 2 sistemas reproductores monoicos; embrión con ganchos; todos endoparásitos, de ordinario con huéspedes alternados, los adultos en los intestinos de los vertebrados.

Subclase 1. Cestodarios (Cestodaria). Cuerpo indiviso; sin escólex; larva con 10 ganchos.

Orden 1. Anfilinídeos (Amphilinidea). Sin ventosas ni botrios; con probóscide o músculo perforador *Amphilina,* en el celoma de los esturiones.

Orden 2. Girocotilídeos (Gyrocotylidea). Una ventosa anterior caliciforme y un órgano posterior en forma de roseta que sirve para la adhesión. *Gyrocotyle,* en el intestino de los peces quimeroides.

Subclase 2. Eucestodos (Eucestoda). Cuerpo largo, cintiforme, con 4 a 4000 proglótides; escólex con órganos adhesivos; embrión con 6 ganchos.

Orden 1. Proteocefaloideos (Proteocephaloidea). Escólex con 4 ventosas laterales y una ventosa terminal u órgano glandular. *Proteocephalus,* en los peces de agua dulce, anfibios y reptiles.

Orden 2. Tetrafilídeos (Tetraphyllidea) o *Filobotrioideos (Phyllobothrioidea).* Escólex con 4 botridios, a menudo con ganchos. *Phyllobothrium,* en los elasmobranquios.

Orden 3. Disculicepitídeos (Disculicepitidea). El escólex es una especie de cojinete grande sin ventosas ni ganchos; proglótides cuadradas. *Disculiceps,* en el tiburón gris. *Carcharias.*

Orden 4. Lecanicefaloideos (Lecanicephaloidea). Escólex formado por 2 partes, la superior con un disco o ramificaciones y la inferior con 4 ventosas. *Polypocephalus,* en los elasmobranquios.

Orden 5. Tripanorrincos (Trypanorhyncha) o *Tetrarrinquídeos (Tetrarhynchoidea).* Escólex con 4 botridios y 4 probóscides delgadas, espinosas y protráctiles. *Tentacularia (Tetrarhynchus),* larvas en los invertebrados marinos o en los peces óseos, adultos en los elasmobranquios.

Orden 6. Ciclofilídeos (Cyclophyllidea) o *Tenioideos (Taenioidea).* Escólex con 4 ventosas profundas y a menudo con ganchos en el extremo; aberturas sexuales laterales; proglótides libres o unidas en la fase adulta; incluye la mayoría de las tenias de los animales superiores y del hombre. *Dipylidium, Echinococcus, Hymenolepis, Moniezia, Taenia.*

Orden 7. Aporídeos (Aporidea). Escólex con 4 ventosas, rostro armado; sin glándulas vitelinas ni conductos sexuales ni poros. *Gastrotaenia,* en los cisnes.

Orden 8. Nipotenídeos (Nippotaeniidea). Pequeños; sin escólex; 1 ventosa terminal. *Nippotaenia,* en los peces de agua dulce del Japón.

Orden 9. Cariofilídeos (Caryophyllidea). Escólex poco definido, sin verdaderas ventosas o botrios; sólo una serie de órganos reproductores. *Caryophyllaeides,* en los peces de agua dulce; *Archigetes,* los maduros en los oligoquetos de agua dulce.

Orden 10. Espatebotrídeos (Spathebothridea). Escólex sin verdaderos botrios o ventosas; cuerpo sin proglótides; testículos en 2 bandas laterales. *Spathebothrium,* en los peces marinos.

Orden 11. Pseudofilídeos (Pseudophyllidea). Escólex no siempre definido, de 2 a 6 botrios, algunos carecen de órganos adhesivos. *Triaenophorus,* larvas en los copépodos, adultos en los peces de agua dulce. *Dibothriocephalus latus,* la tenia de los peces que infecta al hombre.

Bibliografía

Brumpt, E. 1949. Précis de parasitologie. 6.ª ed. París, Masson et Cie. XII + 2138 pp., 4 láms., 1308 figs.
Bychowsky, B. E. 1961. Monogenetic trematodes, their systematics and phylogeny. J. W. Hargis, Jr. (dir.),

traducido por P. C. Oustinoff. Washington, D. C., American Institute of Biological Sciences. XX + 627 pp., 315 figs.

Caullery, Maurice. 1952. Parasitism and symbiosis. Traducido por A. M. Lysaught. Londres, Sidgwick & Jackson, Ltd. XII + 340 pp., 80 figs.

Chandler, A. C. 1961. Introduction to parasitology. 10.ª ed. by E. C. P. Read Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XII + 822 pp., 342 figs.

Dawes, Ben. 1946. The Trematoda with special reference to British and other European forms. Nueva York, Cambridge University Press. XVI + 644 pp., 81 figs.

Erasmus, D. A. 1973. The biology of trematodes. Nueva York, Crane Russak and Co. 312 pp., ilus.

Faust, E. C., y **P. F. Russell.** 1964. Craig and Faust's Clinical parasitology. 7.ª ed. Filadelfia, Lea & Febiger. 1099 pp., 8 láms. color, 352 figs.

Florkin, M., y **B. T. Scheer.** 1968. Chemical zoology. Vol. II Porifera, Coelenterata and Platyhelminthes. Nueva York, Academic Press, Inc. XXVIII + 639 pp.

Grassé, Pierre-P. 1961. Traité de zoologie. París, Masson e Cie. Vol. 4, fasc. 1. Platyhelmintes, 692 pp., 587 figs. Clasificación por J. G. Baer y otros.

Hyman, Libbie H. 1951. Platyhelminthes. *En* The invertebrates. Nueva York, McGraw-Hill Book Company, Vol. 2, Platyhelminthes and Rhynchocoela. pp. 52-458, figs. 13-173. 1959. Vol. 5, Smaller coelomate groups, pp. 731-738.

——— y **E. R. Jones.** 1959. Turbellaria. *En* W. T. Edmondson (dir.), Ward and Whipple, Freshwater biology. 2.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. pp. 323-365, 72 figs.

Noble, E. R., y **G. A. Noble.** 1964. Parasitology. The biology of animal parasites. 2.ª ed. Filadelfia. Lea & Febiger. 724 pp., 3 láms. color, 381 figs.

Riser, N. W. y **M. P. Morse.** 1974. Biology of the Turbellaria. Nueva York, McGraw-Hill Book Co. XXV + 530 pp., ilus.

Wardle, R. A., y **J. A. McLeod.** 1952. The zoology of tapeworms. Minneápolis, The University of Minnesota Press. XXIV + 780 pp., 419 figs. Reimpreso en 1968. Nueva York, Stechert-Hafner, Inc.

Yamaguti, S. 1958. Systema helminthum. Vol. 1. The digenetic trematodes of vertebrates. Nueva York, Interscience Publishers, Inc. Partes 1 y 2, X + 1575 pp., 106 láms. 1959. Vol. 2. The Cestodes of vertebrates, 860 pp., 70 láms.

Tipo Nemertinos (Gusanos cintiformes)

18-16 Los Nemertinos

Estos gusanos son alargados, tienen el cuerpo blando, plano, insegmentado y capaz de estirarse y contraerse mucho. Algunos sólo alcanzan 5 mm de longitud, muchos tienen unos centímetros, y una especie puede alcanzar 30 m. La 650 especies existentes tienen colores variados, rojo, pardo, amarillo, verde o blanco; algunos tienen coloración uniforme y otros presentan bandas longitudinales o transversales. La mayor parte de los nemertinos son marinos, viven escondidos y arrollados debajo de las piedras, entre las algas o en agujeros, generalmentes en aguas someras, pero algunas habitan en aguas profundas y unos pocos son pelágicos. El género *Prostoma* vive en las aguas dulces, la forma tropical *Geonemertes,* en la tierra húmeda, *Malacobdella,* en la cavidad del manto de los moluscos bivalvos y *Carcinonemertes,* en las branquias o entre las masas de huevos de ciertos cangrejos. No son verdaderos parásitos.

18-17 Características

1. Simetría bilateral, tres capas germinativas.
2. Cuerpo alargado, blando, muy contráctil e insegmentado.
3. Probóscide eversible separada del tubo digestivo y en el interior de una cavidad llena de líquido (rincocele).
4. Tubo digestivo recto y completo.
5. Sin celoma ni órganos respiratorios; espacios del cuerpo llenos de mesénquima.
6. Sistema circulatorio con dos vasos sanguíneos longitudinales principales y a menudo vasos adicionales; sin corazón; dos conductos excretores laterales, ramificados, con células flamígeras.
7. Sistema nervioso con ganglios anteriores pares y un par de nervios laterales longitudinales; algunas especies también con troncos nerviosos dorsales y ventrales medios.
8. Sexos separados, con múltiples pares de gónadas y desarrollo directo o a través de una larva pilidium; reproducción asexual por fragmentación.
9. Pared del cuerpo con bandas musculares circulares y longitudinales en dos o tres capas.

Los Nemertinos parecen estar estrechamente relacionados con los Platelmintos y pueden haber derivado de una rama colateral de los Turbelarios, con los que comparten una serie de caracteres. Estos caracteres comprenden el plan acelomado del cuerpo, una epidermis ciliada compleja provista de rabditos y células glandulares, la presencia de un sistema excretor protonefrídico con

células flamíger
nervioso semejaı
na. No obstante
organizados que
culminación del
acelomados. Se
tener un tubo di
un sistema circ
única y un siste
sin órganos acce
bién se diferenci
vez de hermafro
sarrollo larvario,
muy diferente.

18-18 Estructur

La **epidermis,** bla
lumnares entrem
y sensoriales y e
tejido conjuntivo.
longitudinales y
ma llena los espa
culares, la vaina
tivo. La locomoc
cilios externos y
anterior, sobre la
puede salir la bla
de retraerse comp
dose como el de
está dentro de un
rior del cuerpo (fi
el ataque o la def
espinas en alguna
es muscular, y lo
dad llena de líqu

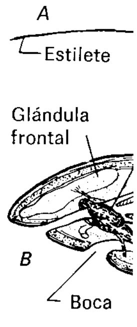


Fig. 18-17
tructura i
del cuerp

lcanzan 5 mm de
ntímetros, y una
650 especies exis-
), pardo, amarillo,
coloración unifor-
itudinales o trans-
emertinos son ma-
dos debajo de las
jeros, generalmen-
gunas habitan en
son pelágicos. El
uas dulces, la for-
ierra húmeda, *Ma-*
anto de los molus-
, en las branquias
ciertos cangrejos.

erminativas.
y contráctil e inseg-

a del tubo digestivo
lad llena de líquido

eto.
atorios; espacios del

os vasos sanguíneos
a menudo vasos adi-
conductos excretores
élulas flamígeras.
lios anteriores pares
es longitudinales; al-
on troncos nerviosos

les pares de gónadas
ivés de una larva pi-
al por fragmentación.
das musculares circu-
os o tres capas.

estar estrechamente
ELMINTOS y pueden
ma colateral de los
comparten una serie
es comprenden el plan
epidermis ciliada com-
células glandulares, la
etor protonefrídico con

células flamígeras, órganos sensoriales y sistema nervioso semejantes y falta de segmentación interna. No obstante, los nemertinos están mucho más organizados que los turbelarios y representan la culminación del desarrollo y de la evolución de los acelomados. Se diferencian de los turbelarios por tener un tubo digestivo completo con boca y ano, un sistema circulatorio cerrado, una probóscide única y un sistema reproductor más simplificado sin órganos accesorios ni aparato copulador, y también se diferencian por ser normalmente dioicos en vez de hermafroditas como los turbelarios. El desarrollo larvario, cuando tiene lugar, es también muy diferente.

18-18 Estructura e historia natural

La **epidermis,** blanda, está formada por células columnares entremezcladas con células glandulares y sensoriales y está sostenida por una dermis de tejido conjuntivo. Debajo de ella existen músculos longitudinales y circulares. Un tejido de **mesénquima** llena los espacios internos entre las cepas musculares, la vaina de la probóscide y el tubo digestivo. La locomoción se realiza por la acción de cilios externos y de los músculos. En el extremo anterior, sobre la boca, hay un poro por el cual puede salir la blanda **probóscide,** que también puede retraerse completamente dentro de él, invirtiéndose como el dedo de un guante; la probóscide está dentro de una cavidad **(rincocele)** en el interior del cuerpo (fig. 18-18). Se cree que sirve para el ataque o la defensa; está armada de estiletes o espinas en algunas especies. La vaina rincocélica es muscular, y los músculos actúan sobre la cavidad llena de líquido como un sistema hidráulico para impulsar hacia fuera a la probóscide. La retracción es efectuada por los músculos. El **tubo digestivo** es ciliado, se extiende a lo largo de todo el cuerpo, posee boca y ano y a veces también ciegos laterales pares; se alimentan de otros animales, tanto vivos como muertos. El **sistema circulatorio** comprende un par de vasos laterales longitudinales y, de ordinario, un vaso dorsal medio con conexiones transversales en la cabeza y alrededor del tubo digestivo (fig. 6-1). La sangre es roja o incolora y circula hacia adelante o hacia atrás, como resultado de los movimientos del cuerpo y las pulsaciones de los vasos. El curso es irregular. La sangre contiene corpúsculos que llevan pigmentos de colores diversos, que le dan a toda la sangre un color rojo, naranja, verde o amarillo.

La **respiración** se realiza por difusión a través de la pared del cuerpo. El **sistema excretor** comprende un par de conductos laterales con numerosas ramas, algunas con células flamígeras situadas cerca de los vasos sanguíneos. Los desechos son extraídos de la sangre por los bulbos flamígeros y son transportados a través de los conductos para que salgan por los nefridióporos. El **sistema nervioso** comprende dos grandes ganglios cerebroides en la región cefálica, cada uno de los cuales posee dos lóbulos; un lóbulo se halla situado en la parte dorsal y el otro en la ventral del rincocele y a ambos lados. Estos lóbulos se comunican mediante comisuras y rodean al rincocele. De estos ganglios salen dos grandes nervios laterales hacia la parte posterior, a lo largo de cada lado del cuerpo, con células ganglionares y conectivos transversales; algunas especies tienen un tronco nervioso dorsal medio y otro ventral medio con nervios debajo de la epidermis o entre los músculos. Los **órganos de los sentidos** comprenden algunos o

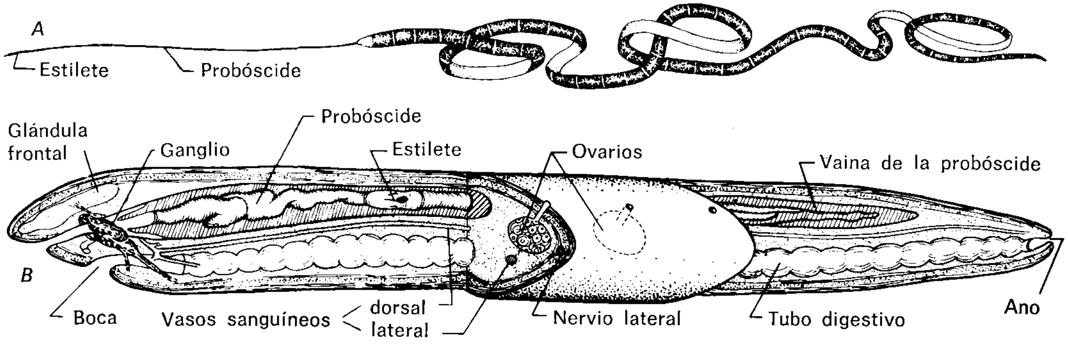


Fig. 18-17 Un nemertino (tipo NEMERTINOS). *A.* Forma externa con la probóscide extendida. *B.* Estructura interna, esquemático. Se ha separado la parte izquierda, a excepción de la porción media del cuerpo; la probóscide está retraída dentro de la vaina.

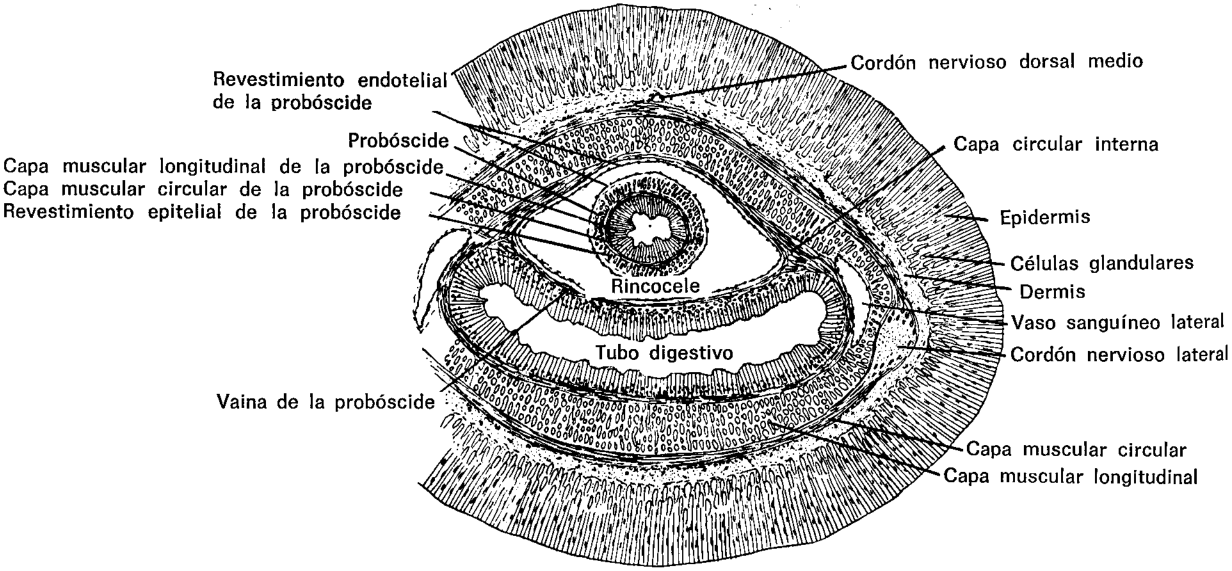

Revestimiento endotelial de la probóscide
Probóscide
Capa muscular longitudinal de la probóscide
Capa muscular circular de la probóscide
Revestimiento epitelial de la probóscide
Vaina de la probóscide
Rincocele
Tubo digestivo
Cordón nervioso dorsal medio
Capa circular interna
Epidermis
Células glandulares
Dermis
Vaso sanguíneo lateral
Cordón nervioso lateral
Capa muscular circular
Capa muscular longitudinal

Fig. 18-18 Un nemertino (tipo NEMERTINOS). Sección transversal mostrando la vaina rincocélica, el tubo digestivo y capas de la pared muscular. (*Según Hyman,* 1951.)

numerosos ocelos en la región cefálica, surcos cefálicos dispuestos de forma variada en la cabeza (probablemente quimiosensoriales), y los únicos órganos de los sentidos cerebrales o cefálicos que conectan con el encéfalo y cuya misión aún no se comprende. Cilios sensoriales táctiles se encuentran en gran parte del cuerpo.

Los sexos suelen estar separados (unas pocas especies son monoicas, algunas protándricas). El **sistema reproductor** está formado por unos sacos sencillos o por varios pares de gónadas situadas entre las bolsas intestinales, desarrolladas dentro del parénquima y que se abren directamente en la superficie del cuerpo cuando los óvulos y los espermatozoides están maduros. No existen órganos copuladores, y los óvulos y los espermatozoides son expulsados al agua del mar, lugar donde se efectúa la fecundación. La segmentación es espiral y determinada y da origen a una blástula hueca seguida por una gástrula maciza. Ciertos nemertinos (LINEIDOS) tienen una fase larvaria nadadora **(pilidium** o **pilidio)**; en otros el desarrollo es directo, y algunos son vivíparos. El pilidium sufre un extraño desarrollo para formar el adulto. Partes del ectodermo de pilidium se hunden dentro de la larva y se reordenan formando un gusano joven que posteriormente «saldrá» del pilidium. Los adultos tienen gran capacidad de regeneración y algunos se reproducen regularmente, durante el tiempo cálido, por fragmentación del cuerpo, dando lugar cada pedazo a un gusano completo.

Clasificación

Tipo Nemertinos (Nemertina) o Rincocelos (Rhynchocoela)

(véanse Características)

Clase 1. Anoplos (Anopla).

Probóscide inerme; boca posterior respecto al cerebro; sistema nervioso debajo de la epidermis o entre los músculos.

Orden 1. Paleonermetinos (Palaeonemertini). Músculos de la pared del cuerpo en 2 o 3 capas (los más internos circulares); dermis gelatinosa. *Tubulanus.*

Orden 2. Heteronemertinos (Heteronemertini). Músculos de la pared del cuerpo en 3 capas (los más internos longitudinales); dermis fibrosa. *Lineus, Cerebratulus.*

Clase 2. Enopl

La probóscide
respecto al cer
los músculos d

Orden 1. Hop
bóscide con 1 (
divertículos par
comensal en las
jos; *Prostoma,*
terrestre en las
lántico Norte a

Orden 2. Bdel
bóscide inerme;
Malacobdella, e
mejas marinas.

dorsal medio

circular interna

Epidermis

Células glandulares

Dermis

Vaso sanguíneo lateral

Cordón nervioso lateral

a muscular circular

muscular longitudinal

cocélica,

e el tiempo cálido,
dando lugar cada

Clasificación

a) o

rior respecto al ce-
de la epidermis o

(Palaeonemertini).
po en 2 o 3 capas
dermis gelatinosa.

(Heteronemertini).
po en 3 capas (los
dermis fibrosa. Li-

BIBLIOTECA TEMUCO

Clase 2. Enoplos (Enopla).

La probóscide puede estar armada; boca anterior respecto al cerebro; sistema nervioso dentro de los músculos de la pared del cuerpo.

Orden 1. Hoplonemertinos (Hoplonemertini). Probóscide con 1 o más estiletes; intestino recto con divertículos pares. *Paranemertes*; *Carcinonemertes,* comensal en las branquias y huevos de los cangrejos; *Prostoma,* en las aguas dulces; *Geonemertes,* terrestre en las costas; *Pelagonemertes,* en el Atlántico Norte a profundidades de 1000 m o más.

Orden 2. Bdelonemertinos (Bdellonemertini). Probóscide inerme; intestino sinuoso, sin divertículos. *Malacobdella,* en la cavidad del manto de las almejas marinas.

Bibliografía

Bayer, F. M., y **H. B. Owre.** 1968. The free living lower invertebrates. Nueva York, The Macmillan Company. VIII + 229 pp., 271 figs.

Coe, W. R. 1905. Nemerteans of the West and northwest coasts of North America. *Bull. Museum Comp. Zool.,* vol. 47, pp. 1-318, láms. 1-25, figs. 1-62.

———. 1943. Biology of the nemerteans of the Atlantic coast of North America. *Conn. Acad. Arts Sci. Trans.,* vol. 35, pp. 129-328, 4 láms., 1 en color.

Gibson, R. 1972. Nemerteans. Londres, Hutchinson & Co. (Publishers) Ltd. 224 pp., 33 figs., 2 láms.

Gontcharoff, Marie. 1961. Nemertiens. En P.-P. Grassé, Traité de zoologie. París, Masson et Cie. Vol. 4, fasc. 1, pp. 783-886, figs. 686-788, 3 láms. en color.

Hyman, L. H. 1951. Rhynchocoela. En The Invertebrates. Vol. 2, pp. 459-531, figs. 174-208. 1959. Vol. 5, pp. 738-739.

19

Tipos Pseudocelomados

Los PLATELMINTOS y los NEMERTINOS representan el máximo desarrollo de los metazoos que carecen de cavidad interna del cuerpo. La mayor parte de los animales, y todos los estudiados posteriormente, poseen cualquier clase de cavidad corporal llena de líquido cuando son adultos, aunque, en algunos tipos, esta cavidad está muy reducida. El que esta cavidad se desarrollara en todos los tipos afortunados y en la mayor parte de las especies animales sugiere que ha sido de utilidad para la supervivencia de los organismos. Los científicos han especulado y continúan especulando con su posible utilidad o utilidades y, aunque no hay una razón única universalmente aceptada, las razones sugeridas comprenden el aumento de libertad de movimiento para los órganos internos, capacidad para utilizar el líquido en los sistemas hidráulicos y en los esqueletos, existencia de un mayor espacio para los órganos internos, ayuda en la circulación de la substancia a través del cuerpo y en la locomoción (particularmente de los animales vermiformes).

Esta cavidad del cuerpo es el pseudoceloma; los animales pseudocelomados comprenden los siguientes tipos: ROTÍFEROS, GASTROTRICOS, NEMATODOS, NEMATOMORFOS, QUINORRINCOS, ACANTOCÉFALOS y ENTOPROCTOS. Se trata de un grupo muy diverso en el que a menudo las relaciones no resultan claras. Desde el punto de vista filogenético puede ser que algunos de los tipos no estén estrechamente relacionados o que no provengan de una línea ancestral única. Otros tipos parecen estar mucho más relacionados y, de hecho, antiguamente los ROTÍFEROS, GASTROTRICOS, NEMATODOS, NEMATOMORFOS y QUINORRINCOS se incluían en un grupo único: el de los ASQUELMINTOS.

Exceptuando a los NEMATODOS, los tipos pseudocelomados son pequeños en cuanto al número de especies y la mayoría lo son también en cuanto al tamaño; los rotíferos y los gastrotricos, por ejemplo, tienen el mismo tamaño que los protozoos ciliados.

Los grupos antes considerados ASQUELMINTOS comparten unas cuantas semejanzas, tales como la posesión de un pseudoceloma, carencia de una cabeza bien formada, cuerpo cubierto por una cutícula, restricción o falta de cilios epidérmicos, falta de sistemas respiratorio y circulatorio, faringe especializada y tubo digestivo completo. En la actualidad, los biólogos no están de acuerdo en si estos caracteres son lo suficientemente importantes como para conservar el tipo ASQUELMINTOS o si las considerables diferencias (estudiadas más adelante) entre estos grupos autorizan a dividirlos y

---

asignarles la categ
última vía porque
de las obras actual
los invertebrados.

19-1 Los Nemato

La clase NEMATODC
prende los gusanos
cuerpo alargado y
y una disposición
cales. Entre los m
probablemente el
insectos. Se ha ca
marinos del fondo
nematodos por met
buen suelo puede
área. Se encuentra
haya ningún otro
difundido. Muchos
en el agua y otro
tejidos o líquidos
también otros que
peculiares: las raíc
trigo, la resina de
intestino, la sangre
les. Suelen ser peq
canzar un metro d
croscópicos y resis
tales adversas.

19-2 Característic

1 Simetría bilatera
verdadera segme
2 Cuerpo cilíndric
extremos, cubier
epidermis única
dos a cuatro c
dorsal media, ve
3 Tubo digestivo
por un tubo rec
opuestos del cue
4 Pared del cuerp
dinales solament
que consiste en
5 Sin órganos res
nos excretores s
o sin ellos.

o resultan claras.
ico puede ser que
strechamente rela-
e una línea ances-
estar mucho más
uamente los ROTÍ-
os, NEMATOMORFOS
un grupo único:

, los tipos pseudo-
nto al número de
nbién en cuanto al
tricos, por ejemplo,
protozoos ciliados.
dos ASQUELMINTOS
nzas, tales como la
, carencia de una
bierto por una cu-
s epidérmicos, falta
latorio, faringe es-
mpleto. En la ac-
de acuerdo en si
emente importantes
ASQUELMINTOS o si
studiadas más ade-
izan a dividirlos y

asignarles la categoría de tipo. Hemos elegido esta última vía porque concuerda con la mayor parte de las obras actuales que tratan de la zoología de los invertebrados.

Tipo Nematodos

19-1 Los Nematodos

La clase NEMATODOS (Gr. *nematos,* filamento) comprende los gusanos cilíndricos no segmentados, de cuerpo alargado y cilíndrico con cutícula resistente y una disposición trirradial de las estructuras bucales. Entre los metazoos por su número ocupan probablemente el segundo lugar, después de los insectos. Se ha calculado que, en algunos fangos marinos del fondo, existen más de 4 millones de nematodos por metro cuadrado, mientras que en un buen suelo pueden haber miles de millones por área. Se encuentran por todas partes; tal vez no haya ningún otro tipo taxonómico de hábitat tan difundido. Muchos viven libremente en el suelo y en el agua y otros muchos son parásitos en los tejidos o líquidos de los animales y plantas. Hay también otros que viven restringidos a hábitats peculiares: las raíces de las plantas, las semillas del trigo, la resina de las heridas de los árboles y el intestino, la sangre u otros órganos de los animales. Suelen ser pequeños, pero algunos pueden alcanzar un metro de longitud. Sus huevos son microscópicos y resistentes a las condiciones ambientales adversas.

19-2 Características

1 Simetría bilateral; tres capas germinativas; sin verdadera segmentación, apéndices o probóscide.
2 Cuerpo cilíndrico alargado, ahusado por ambos extremos, cubierto por una cutícula resistente, epidermis única, con núcleos celulares reducidos a cuatro cordones dispuestos en posición dorsal media, ventral y lateral.
3 Tubo digestivo completo y permanente formado por un tubo recto con boca y ano en extremos opuestos del cuerpo.
4 Pared del cuerpo con fibras musculares longitudinales solamente; cavidad interior del cuerpo que consiste en un pseudocele sin revestimiento.
5 Sin órganos respiratorios ni circulatorios; órganos excretores simples en número de dos, uno o sin ellos.
6 Anillo nervioso alrededor del esófago en conexión con seis nervios anteriores y posteriores.
7 Los sexos suelen estar separados, los machos son menores que las hembras, gónadas continuas con conductos reproductores, únicas en el macho (o dobles); pares (o únicas) en la hembra; fecundación interna; huevos microscópicos, cada uno con una cubierta quitinosa; desarrollo determinado y directo, «larva» con varias mudas; sin reproducción asexual ni regeneración.
8 En general órganos internos con un número definido de células (constancia celular).

Los nematodos difieren de los gusanos planos por la forma, la ausencia de cilios y ventosas, la presencia del tubo digestivo completo y de cavidad del cuerpo, y por tener los sexos separados. Los músculos de los nematodos están todos alineados según el eje del cuerpo y sólo permiten encorvamientos dorsoventrales y laterales; por consiguiente, son menos complicados que los de los gusanos planos, nemertinos y anélidos.

La opinión de los zoólogos ha variado respecto a la posición real de los nematodos en la clasificación. A menudo se les ha considerado como una clase dentro del tipo ASQUELMINTOS, pero actualmente se consideran como un tipo separado.

19-3 Estructura de Ascaris

La lombriz intestinal común del hombre y el cerdo *(Ascaris lumbricoides)* presenta los caracteres generales de un nematodo (fig. 19-1). La hembra alcanza de 20 a 40 cm de longitud y unos 6 milímetros en su diámetro máximo; el macho es de tamaño menor y sólo llega a 15 o 25 cm de longitud. Los ejemplares frescos son amarillos o rosados. El **cuerpo** es alargado y redondo, apuntándose hacia ambos extremos. Está cubierto por una **cutícula** lisa, resistente y elástica, que tiene pequeñas estrías. A lo largo del cuerpo se distinguen cuatro **líneas longitudinales** blancuzcas, una dorsal, otra ventral y dos laterales. La **boca** se abre en el extremo anterior, entre tres **labios** redondeados; el labio dorsal posee dos papilas dobles y cada labio ventrolateral tiene una papila doble y dos papilas sencillas. El **ano** es una hendidura transversal próxima al extremo posterior de la superficie ventral. Los **machos** tienen un extremo posterior muy curvado y dos espículas copuladoras, o dardos, que salen del poro genital masculino, precisamente situado dentro del ano. La **hembra** es más recta y el

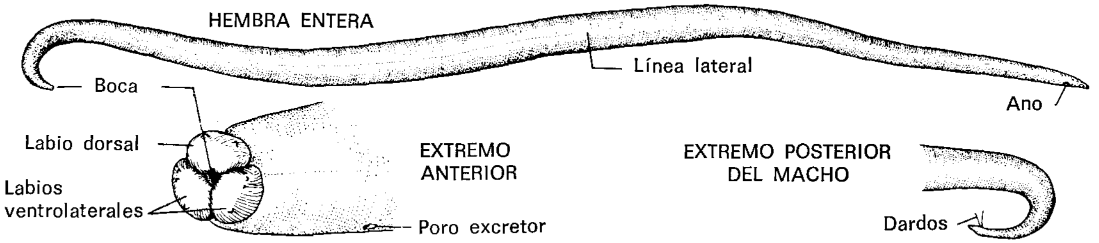

HEMBRA ENTERA
Boca
Línea lateral
Ano
Labio dorsal
Labios ventrolaterales
EXTREMO ANTERIOR
Poro excretor
EXTREMO POSTERIOR DEL MACHO
Dardos

Fig. 19-1 **Tipo NEMATODOS.** Rasgos externos de la lombriz intestinal del cerdo, *Ascaris lumbricoides.*

poro genital o vulva ocupa una posición ventral mediana, a una distancia aproximadamente de un tercio del extremo anterior.

La **pared del cuerpo** (fig. 19-2) es delgada y consta de: 1) una **cutícula** no celular secretada por la epidermis; 2) la **epidermis,** delgada capa protoplasmática que contiene núcleos pero no paredes celulares, por lo que es un sincicio, y 3) la **capa muscular,** de fibras longitudinales. Cada célula muscular está formada por una fibra de forma de huso, que se extiende longitudinalmente por debajo de la epidermis, y un proceso en forma de porra que contiene el núcleo y se halla en la porción media. El estrato muscular está dividido en cuatro partes longitudinales por los salientes internos en forma de costilla de las cuatro líneas laterales. Estas líneas y las células musculares constituyen el límite irregular externo de la cavidad del cuerpo o **pseudocele,** dentro de la que se hallan libres los demás órganos internos.

El **tubo digestivo** (fig. 19-3), recto, se extiende longitudinalmente a lo largo del cuerpo y está formado por: 1) la **boca;** 2) una pequeña **cavidad bucal;** 3) una **faringe** chupadora musculosa, o esófago, de poco más de un centímetro de longitud, que tiene por función engullir el alimento; 4) un largo y estrecho **intestino,** que no es muscular, formado por una sola capa de células endodérmicas altas, que absorben el alimento digerido, y 5) un corto **recto** que descarga por 6) el **ano.** No hay órganos circulatorios ni respiratorios. La parte interna de cada línea lateral contiene un **conducto excretor,** y los dos descargan mediante un pequeño poro ventral medio situado inmediatamente detrás de la boca. Hay un **anillo nervioso** que rodea el esófago; está conectado con seis cortos nervios anteriores y con seis **cordones nerviosos** posteriores, un cordón nervioso central y otro dorsal, situados sobre la línea longitudinal correspondiente, y otros en las paredes del cuerpo, con varias ramas laterales y conectivos transversales. En la superficie del cuerpo se hallan los principales órganos sensoriales

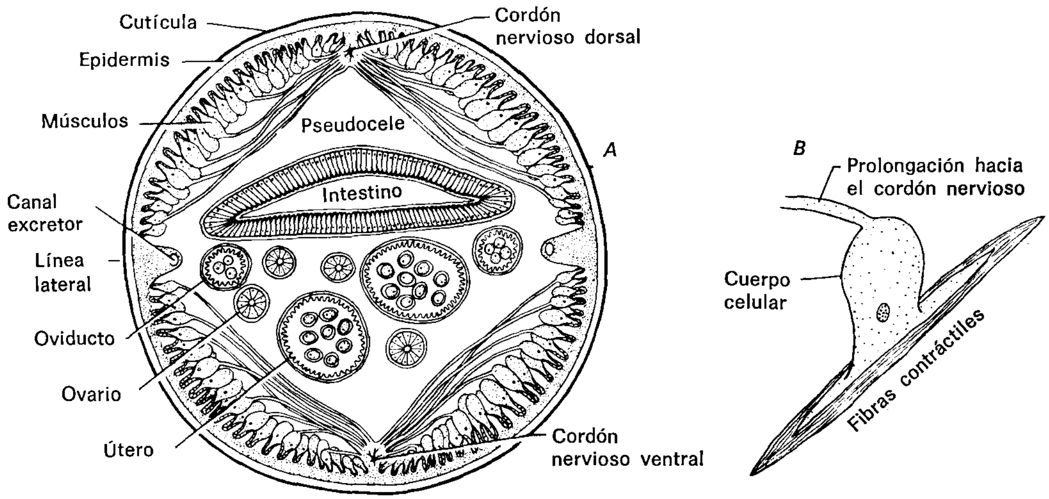

Cutícula
Epidermis
Músculos
Canal excretor
Línea lateral
Oviducto
Ovario
Útero
Cordón nervioso dorsal
Pseudocele
Intestino
A
Cordón nervioso ventral
B
Prolongación hacia el cordón nervioso
Cuerpo celular
Fibras contráctiles

Fig. 19-2 *Ascaris. A.* Sección transversal de una hembra. *B.* Célula muscular. Ambas aumentadas.

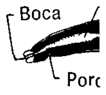
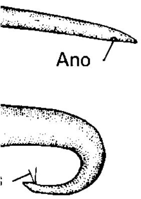


Fig. 1

y comprenden
vida libre tien
son excavacione
ficados. Algunos
Cada órgano
cerrado por su
vez mayor, arro
dentro de la c
excepto en el p
genital. La gón
reproductor. El
único; está form
ducen los esper
para su conduc
el almacenamien
ros; 4) el **conduc**
permatozoides, y
dos que se inser
rante la copulac
nino tiene forma
de longitud y fo
oviducto, y 3)
en 4) una **vagina**

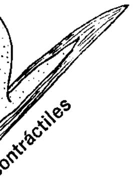
19-4 Historia n

El áscaris adult
tino de su huésp
blemas algo disti
bre. La locomoci
ción se realizan
tos dorsoventrale
al gusano vivo c
ped (también p
alimento se obtie
existentes en el
mediante el esófa
gestión pasan a
ser distribuidos
cuerpo a los den
mariamente anae
tinal del huésped
papilas sensitivas
estímulos químic



lumbri-

uerpo y está for-
pequeña **cavidad**
nusculosa, o esó-
etro de longitud,
alimento; 4) un
es muscular, for-
las endodérmicas
ligerido, y 5) un
el **ano.** No hay
rios. La parte in-
ene un **conducto**
iante un pequeño
diatamente detrás
oso que rodea el
is cortos nervios
viosos posteriores,
o dorsal, situados
pondiente, y otros
arias ramas latera-
n la superficie del
órganos sensoriales



mentadas.

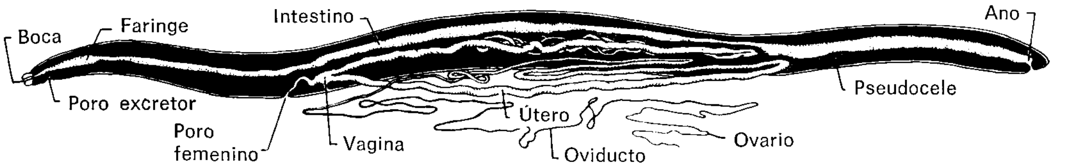


Fig. 19-3 *Ascaris.* Organización interna de una hembra.

y comprenden diversas papilas. Los nematodos de vida libre tienen **anfidios** quimiosensoriales, que son excavaciones cuticulares con cilios muy modificados. Algunos tienen manchas oculares.

Cada órgano reproductor es un tubo alargado, cerrado por su extremo interno, de diámetro cada vez mayor, arrollado hacia atrás y hacia adelante dentro de la cavidad del cuerpo y que es libre excepto en el punto en que comunica con el poro genital. La gónada se continúa con el conducto reproductor. El **sistema reproductor masculino** es único; está formado por: 1) los **testículos,** que producen los espermatozoides; 2) el **vaso deferente,** para su conducción; 3) la **vesícula seminal** para el almacenamiento de los espermatozoides maduros; 4) el **conducto eyaculador** para expulsar los espermatozoides, y 5) un saco que contiene dos **dardos** que se insertan en la vulva de la hembra durante la copulación. El **sistema reproductor femenino** tiene forma de —<, con las ramas de 125 cm de longitud y formadas por: 1) un **ovario;** 2) un **oviducto,** y 3) un **útero.** Los dos úteros se unen en 4) una **vagina** corta que se abre en 5) la **vulva.**

19-4 Historia natural

El áscaris adulto vive parásito dentro del intestino de su huésped, y la existencia le plantea problemas algo distintos que a un animal de vida libre. La locomoción y el mantenimiento de la posición se realizan principalmente por encorvamientos dorsoventrales del cuerpo. La cutícula protege al gusano vivo contra los jugos digestivos del huésped (también pueden intervenir antienzimas). El alimento se obtiene de los materiales semilíquidos existentes en el intestino del huésped; los chupa mediante el esófago musculoso y después de la digestión pasan a través de la pared intestinal para ser distribuidos por el líquido de la cavidad del cuerpo a los demás tejidos. La respiración es primariamente anaeróbica ya que el contenido intestinal del huésped contiene poco oxígeno libre. Las papilas sensitivas son probablemente receptores de estímulos químicos y táctiles.

19-5 Reproducción

Los machos y las hembras realizan la copulación dentro del intestino del huésped. Los huevos son fecundados en los oviductos de la hembra y cada uno se recubre de un caparazón resistente. Una hembra grande puede contener 27 millones de huevos en un momento dado y poner 200 000 o más por día. Los huevos salen de la hembra y pasan al intestino del huésped, del que son expulsados con las heces. Antes de que puedan infectar a otro huésped es necesario un período de desarrollo. En condiciones de sequía o frío pueden permanecer en vida latente durante muchos meses, pero en un lugar caliente, húmedo y sombreado, el desarrollo requiere de tres a cuatro semanas. Si estos huevos que contienen un embrión son engullidos por un huésped adecuado, con el alimento o con el agua, pasan al intestino. Allí las larvas (de 0,2 a 0,3 mm de longitud) salen del huevo, penetran en las venas o vasos linfáticos de la pared intestinal y, pasando por el corazón y los capilares pulmonares, se desplazan hasta los pulmones, mientras van creciendo de tamaño. En pocos días irrumpen en los conductos aéreos y se desplazan por la tráquea, esófago y estómago de nuevo hacia el intestino, donde crecen y alcanzan la madurez.

Para completar el ciclo biológico no es necesario un huésped intermediario (fig. 19-4). Los cerdos jóvenes suelen adquirir las larvas del suelo infectado o con la suciedad de las ubres de las marranas, al mamar. Los cerdos adultos son bastante inmunes a la infección; por lo tanto, los gusanos que contienen, es probable que los hayan adquirido cuando jóvenes. Es bastante común la infección del hombre por el áscaris, y en algunas localidades rurales muchas personas están infectadas. Los gusanos hallados en el hombre y el cerdo son iguales morfológicamente, pero difieren fisiológicamente en que los huevos infectantes del áscaris del hombre no suelen producir gusanos adultos en el cerdo y viceversa. El paso de muchas larvas por los pulmones puede producir una inflamación local y síntomas parecidos a una neumonía. Los áscaris adultos del

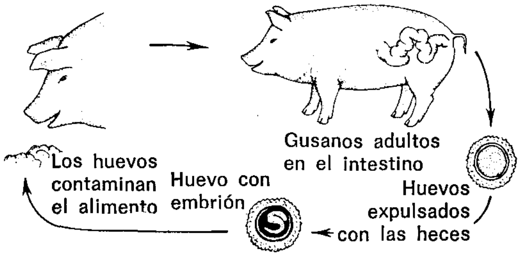

Los huevos contaminan el alimento
Huevo con embrión
Gusanos adultos en el intestino
Huevos expulsados con las heces

Fig. 19-4 *Ascaris.* Ciclo biológico en el cerdo.

intestino pueden producir secreciones tóxicas para el huésped y, si son muy numerosos, pueden obstruir el intestino. Los gusanos a veces emigran hasta la boca o la nariz y pueden penetrar en la pared del intestino para invadir otros órganos, causando enfermedades serias o la muerte del huésped. Algunos animales y hombres se sensibilizan a las secreciones de los ascáridos.

19-6 Otros Nematodos

Muchas especies, tanto parásitas como de vida libre, se parecen a *Ascaris* por su estructura general, pero difieren en distintos detalles. Algunos gusanos parásitos poseen dientes, ganchos o láminas cortantes en la boca, para adherirse y alimentarse; otros viven en las raíces de las plantas y poseen una aguda «lanza» hueca para pinchar las células y una faringe muscular para chupar los jugos celulares. La cutícula de muchas especies de vida libre posee diminutas cerdas, espinas o incluso hileras transversales de escamas que les ayudan a arrastrarse por el suelo. Algunos nematodos depredadores poseen grandes bocas rodeadas de dientes u otros órganos (fig. 19-5). En los distintos órdenes varía la estructura de la boca y el esófago, y hay pequeñas diferencias en los músculos, órganos excretores y estructuras reproductoras. Los machos poseen uno o dos dardos o carecen de ellos, y algunos tienen una bolsa caudal en el extremo posterior para retener a la hembra durante la cópula. La vulva ocupa una posición variada y las hembras de ciertas especies tienen un solo ovario, oviducto y útero.

Existe una gran variedad de nematodos de vida libre cuyos ciclos biológicos son prácticamente desconocidos. Se hallan en el suelo húmedo y en algunos desiertos, en la arena de las playas, en las aguas dulces, estancadas o saladas, en las costas y en el fondo de los lagos y ríos, en las cimas de las montañas, en las fuentes termales, en los mares polares y en el hielo. Los 8 centímetros superiores de 4000 m^2 de suelo aluvial pueden contener 3000 millones de nematodos y los 25 mm superiores de la arena de una playa, una tercera parte de esta cifra aproximadamente. Otros nematodos viven en distintas partes de las plantas: en las raíces, semillas, frutos, resinas, axilas de las hojas, grietas de la corteza y agallas; los huevos o las larvas de algunos son transportados por insectos. Son animales que se encuentran por todas partes. Se calcula que hasta ahora sólo ha sido descrita una quinta parte de los nematodos.

19-7 Fisiología y ecología

A pesar de que los nematodos mejor conocidos son parásitos, hay muchas formas de vida libre, y presentan todos los tipos de nutrición. Los nema-

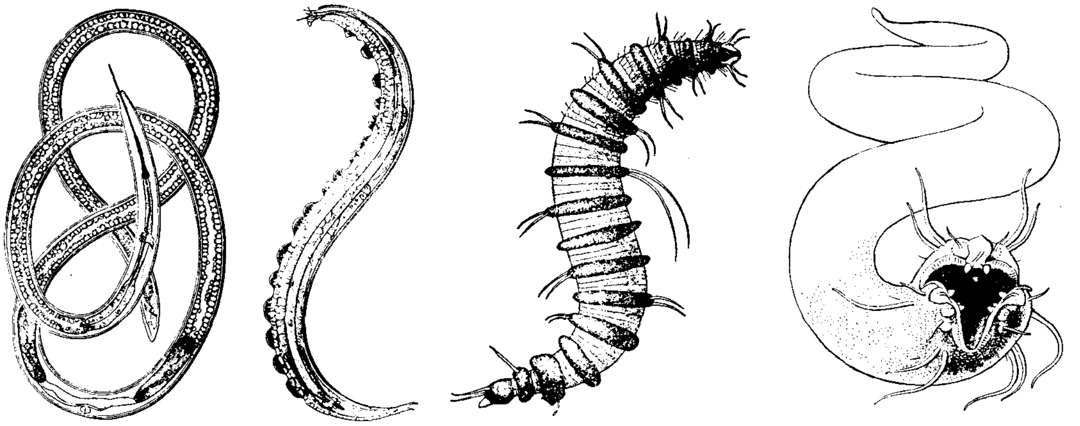

Xiphinema Bunonema Desmoscolex Nematodo depredador

Fig. 19-5 Algunos nematodos de vida libre; todos muy aumentados. (*Según Cobb,* 1915.)

---

todos pueden a
plantas, de det
Muchos son de
ras pueden ten
mandíbulas par
espina aguda p
cretados en el
digestión tiene
men. La absorci
intestino.

El sistema e
particularidad d
tamaño denomi
en las formas m
ductos en forma
das. Se descono
excretor simplifi
cipal desecho ni
de la pared del
ne en la osmorr

Los nematodo
vimiento más re
miformes debido
gitudinales. En
la interacción d
cutícula elástica
pseudoceloma. P
acuático constitu
locomoción de l
mayor parte del
matodos es el re
rios producidos
que actúan sobre
la película de a
tran utilizando l
dulas adhesivas.

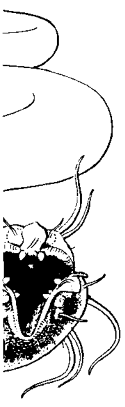
Los órganos s
matodos son div
midios. Los anfid
cutícula situadas
anterior y parece
fasmidios son es
el extremo poste
riales. Las manch
los nematodos y

Uno de los ca
productiva de los
zoide carece de
mientos ameboide
son dioicos y lo
El desarrollo de
tubo reproductor

distintos órde-
y el esófago, y
úsculos, órganos
ras. Los machos
n de ellos, y al-
el extremo pos-
ırante la cópula.
la y las hembras
ovario, oviducto

matodos de vida
ácticamente des-
úmedo y en al-
as playas, en las
as, en las costas
en las cimas de
les, en los mares
netros superiores
en contener 3000
mm superiores
era parte de esta
natodos viven en
las raíces, semi-
hojas, grietas de
o las larvas de
ectos. Son anima-
partes. Se calcula
scrita una quinta

ejor conocidos son
de vida libre, y
rición. Los nema-



lepredador

)

todos pueden alimentarse de algas, de líquidos de plantas, de detritos y de materia orgánica muerta. Muchos son depredadores. Las formas depredadoras pueden tener la boca modificada en forma de mandíbulas para asir a sus presas o en forma de espina aguda para punzarlas. Los enzimas son secretados en el esófago y en el intestino, donde la digestión tiene lugar extracelularmente en el lumen. La absorción tiene lugar también a partir del intestino.

El sistema excretor de los nematodos tiene la particularidad de poseer unas pocas células de gran tamaño denominadas **células riñón** *(renette cells)* en las formas más primitivas y un sistema de conductos en forma de H en las formas más avanzadas. Se desconoce la importancia de este sistema excretor simplificado ya que el amoniaco es el principal desecho nitrogenado y es excretado a través de la pared del cuerpo. No obstante quizás funcione en la osmorregulación.

Los nematodos tienen tipos y modelos de movimiento más restringidos que otros animales vermiformes debido a que tienen sólo músculos longitudinales. En general, la locomoción resulta de la interacción de los músculos longitudinales y la cutícula elástica y de la acción de ambos sobre el pseudoceloma. Parece que la presencia de un medio acuático constituye un requisito necesario para la locomoción de la mayoría de los nematodos. La mayor parte del movimiento direccional de los nematodos es el resultado de movimientos ondulatorios producidos por los músculos longitudinales que actúan sobre las partículas del substrato o sobre la película de agua. Algunos nematodos se arrastran utilizando las cerdas de la cutícula y/o glándulas adhesivas.

Los órganos sensoriales dominantes de los nematodos son diversas quetas y los **anfidios** y **fasmidios.** Los anfidios son fosas o depresiones de la cutícula situadas normalmente cerca del extremo anterior y parecen que son quimiorreceptores. Los fasmidios son estructuras glandulares situadas en el extremo posterior y son también quimiosensoriales. Las manchas oculares son poco comunes en los nematodos y se encuentran en pocas especies.

Uno de los caracteres únicos de la fisiología reproductiva de los nematodos es que el espermatozoide carece de flagelos y se desplaza por movimientos ameboides. La mayoría de los nematodos son dioicos y lo normal es la fecundación interna. El desarrollo de los huevos suele comenzar en el tubo reproductor femenino antes de su deposición. La embriología de los nematodos se caracteriza por la segmentación espiral y la pronta separación de las futuras gónadas de las células que constituirán el resto del cuerpo. La constancia celular es la norma en los órganos internos de los nematodos, y la mayor parte de los órganos alcanzan el número total de células aproximadamente cuando los huevos eclosionan. De los huevos salen gusanos jóvenes (a veces llamados larvas) que alcanzan el tamaño del adulto tras algunas mudas de la cutícula. Los adultos no mudan.

19-8 Relaciones con el hombre

Las numerosas especies de nematodos parásitos del hombre, animales domésticos y plantas cultivadas son de gran importancia práctica. Algunas de ellas no son perjudiciales o lo son poco, pero otras disminuyen la eficiencia del huésped y determinan en él la debilidad, la enfermedad o la muerte. Los efectos dependen de la especie de gusano, del número presente y de otros factores. Existen más de cincuenta especies parásitas del hombre. Otras muchas son parásitas del ganado y de las gallinas, de vertebrados salvajes de todas clases y de distintos invertebrados. Casi todos los órganos de los vertebrados pueden ser invadidos por alguna clase de nematodo. Cada especie suele hallarse sólo en un huésped o en unos pocos relacionados; ocasionalmente puede invadir otros, y de ordinario ocupa un órgano determinado. La mayor parte de nematodos parásitos poseen una fase de huevo o larva, de vida libre, en el suelo o en el agua, y las filarias requieren un huésped intermediario. A veces un huésped contiene un número enorme, por ejemplo medio litro de lombrices del estómago, en el hombre, o 40 000 en un mamífero de 25 kilos de peso. Las infecciones de lombrices intestinales pueden diagnosticarse buscando los huevos microscópicos en las heces, pues los de la mayor parte de las especies son de tamaño, forma y estructura característicos. El tratamiento para eliminarlos requiere el empleo de drogas que no tengan un efecto tóxico demasiado grande sobre el huésped, pero que actúen sobre el gusano, de manera que sea expulsado con las heces.

19-9 Nematodos de las raíces

Muchas especies de nematodos pequeños o microscópicos viven en las raíces de las plantas o cerca

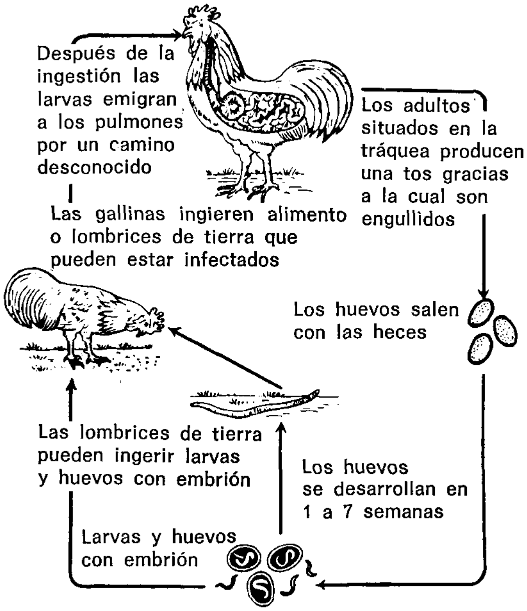

Después de la ingestión las larvas emigran a los pulmones por un camino desconocido
Los adultos situados en la tráquea producen una tos gracias a la cual son engullidos
Las gallinas ingieren alimento o lombrices de tierra que pueden estar infectados
Los huevos salen con las heces
Las lombrices de tierra pueden ingerir larvas y huevos con embrión
Los huevos se desarrollan en 1 a 7 semanas
Larvas y huevos con embrión

Fig. 19-6 Ciclo biológico de *Syngamus trachea. (De Koutz y Rebrassier, Ohio State University Press,* 1951.)

de ellas. Algunos, como el nematodo de la remolacha, *Heterodera schachtii,* sólo se hallan en una o pocas clases de plantas, pero otros están menos especializados. Los nematodos de las raíces, *Meloidogyne (Heterodera) radicicola* y *M. marioni,* se han citado en más de 1000 plantas diferentes, y comúnmente infectan más de 75 plantas cultivadas, árboles frutales o de sombra, arbustos y malas hierbas (fig. 19-7). Sus huevos son depositados en las raíces o en el suelo, y los individuos jóvenes, cuando salen del huevo, penetran en las raicillas para alimentarse de los tejidos de las mismas. Las raíces reaccionan con la formación de pequeñas agallas de tejido cicatricial —los nódulos de las raíces— alrededor del gusano. El nematodo macho adulto es alargado (de 1,2 a 1,5 mm de longitud), y la hembra se convierte en una masa blancuzca en forma de «lágrima» (de 0,8 por 0,5 milímetros) con un cuerpo hinchado que produce de 500 a 1000 huevos. Puede producirse la fecundación, pero no es necesaria. Los huevos son puestos en una secreción gelatinosa amarilla. El ciclo biológico requiere casi 3 meses a 14° C, pero menos de un mes si el suelo está a 27° C; por consiguiente, en los Estados cálidos del Sur y del Oeste de los Estados Unidos son posibles varias generaciones por año. Las larvas, dentro de las agallas, pueden soportar cierta sequedad y sobreviven a 0° C, pero a temperaturas inferiores mueren. Estos parásitos debilitan a las plantas o las matan, y el suelo infectado por estos gusanos, a menudo no produce cosechas aprovechables. Los nematodos pasan a suelos limpios mediante plantas, tierra, estiércol, utensilios de labranza o incluso mediante el riego con agua procedente de terrenos infectados. Una vez establecidos son difíciles de exterminar. Los agricultores han conseguido cepas seleccionadas de algunas plantas útiles, resistentes a los nematodos de las raíces. Ciertas substancias químicas (D-D, bromuro de metilo, etc.) se emplean para combatir los gusanos en los suelos infectados.

19-10 Anquilostoma

Constituye una de las plagas de la humanidad en las regiones tropicales y subtropicales húmedas. En las poblaciones de bajo nivel económico, que van descalzas y no emplean retretes higiénicos, están infectados del 50 al 95 por ciento de los individuos, y los trabajadores de las minas, túneles y alfarerías contienen a menudo anquilostomas. *Ancylostoma duodenale* y *Necator americanus* son co-

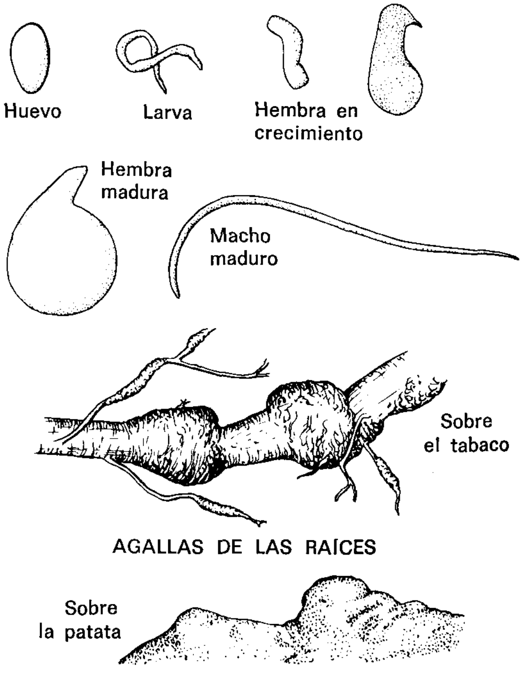
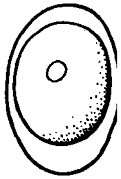

Huevo
Larva
Hembra en crecimiento
Hembra madura
Macho maduro
Sobre el tabaco
AGALLAS DE LAS RAICES
Sobre la patata

Fig. 19-7 El nematodo de las raíces. *Meloidogyne (Heterodera).* Huevo, larva y adultos todos muy aumentados. Agallas de las raíces producidas por los gusanos, aproximadamente de tamaño natural. (*Según Tyler,* 1933.)

---

munes en el ho
Estados Unido
El gusano ad
y posee en la l
tes (fig. 19-8). S
testino delgado
ños pedazos de
digestivo del g
chupadora. La
ducción de un
ción de la san
chupar más sa
que produce pu
prendido el gu
pierde sangre p
Los anquilos
tino del huéspe
huevos fértiles
En los lugares
tos huevos hac
ra 19-9) y las l
o de otros detri
y luego experir
0,5 mm de lon
Suele penetrar
lados de los p
circulan por la
razón y a los p
cavidades aérea
do luego al esó
nuevas mudas
rante algunos n



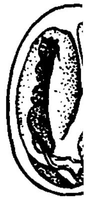
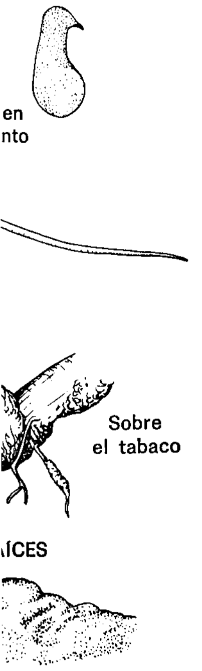


Fig. 1

. Estos parásitos
n, y el suelo in-
ıudo no produce
ıatodos pasan a
tierra, estiércol,
nediante el riego
infectados. Una
exterminar. Los
seleccionadas de
a los nematodos
s químicas (D-D,
lean para comba-
ctados.

la humanidad en
picales húmedas.
l económico, que
etretes higiénicos,
r ciento de los in-
s minas, túneles y
quilostomas. *Ancy-*
mericanus son co-



. *Meloidogyne (Hetero-*
muy aumentados. Aga-
s gusanos, aproximada-
'ler, 1933.)

munes en el hombre, el último especialmente en los Estados Unidos.

El gusano adulto tiene de 8 a 13 mm de longitud y posee en la boca unas láminas cortantes o dientes (fig. 19-8). Se adhiere a la pared interna del intestino delgado, donde la sangre, la linfa y pequeños pedazos de la membrana mucosa pasan al tubo digestivo del gusano por la acción de la faringe chupadora. La alimentación es ayudada por la producción de una secreción que impide la coagulación de la sangre del huésped. El gusano puede chupar más sangre de la que digiere, y la herida que produce puede sangrar después de haberse desprendido el gusano; por consiguiente, el huésped pierde sangre por el intestino y enferma de anemia.

Los anquilostomas se aparean dentro del intestino del huésped. Las hembras producen miles de huevos fértiles cada día, que salen con las heces. En los lugares húmedos, cálidos y sombreados estos huevos hacen eclosión en 24 a 48 horas (figura 19-9) y las larvas se alimentan de excrementos o de otros detritos orgánicos existentes en el suelo, y luego experimentan dos mudas. Cuando alcanzan 0,5 mm de longitud pueden ya infectar al hombre. Suele penetrar horadando la delgada piel de los lados de los pies y produce picazón. Las larvas circulan por la sangre y la linfa, pasan por el corazón y a los pulmones, desde los capilares a las cavidades aéreas, y suben hasta la tráquea, pasando luego al esófago y al intestino. Después de dos nuevas mudas maduran pronto y pueden vivir durante algunos meses e incluso algunos años. La invasión continuada del huésped mantiene la infección.

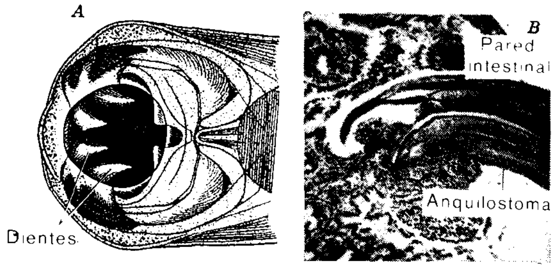


Fig. 19-8 Anquilostomas. *A.* Boca de *Ancylostoma duodenale* vista por delante, mostrando los dientes. *B. Ancylostoma caninum* adherido a la pared intestinal del perro. Ambos aumentados. *(Según Stiles; y Loess.)*

Los niños que contienen más de un centenar de anquilostomas pueden ser retrasados en el crecimiento físico y en el desarrollo mental; y las personas de todas las edades con numerosos gusanos enferman de anemia; su energía disminuye y su susceptibilidad a otras enfermedades aumenta. El tratamiento bajo supervisión médica consigue la eliminación de estos parásitos. El ir calzado y la higiene de los retretes impide la infección. En los perros, zorros, gatos, ganado vacuno, corderos y cerdos se hallan otras especies de anquilostomas.

19-11 Triquina

Trichinella spiralis se presenta en forma de una pequeña larva enquistada en los músculos estria-

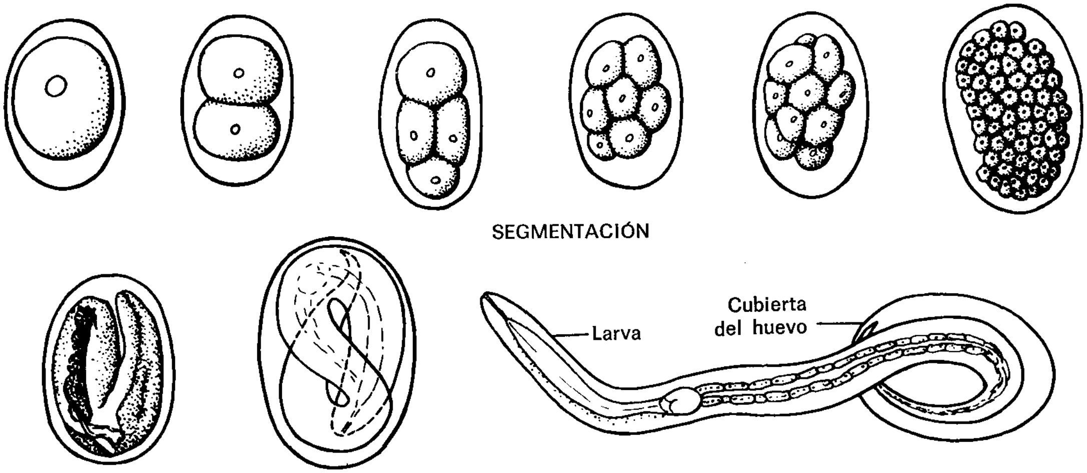
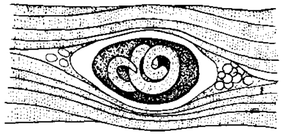


Fig. 19-9 Desarrrollo de *Ancylostoma duodenale. (Según Stiles, 1902.)*



Larva enquistada en el músculo

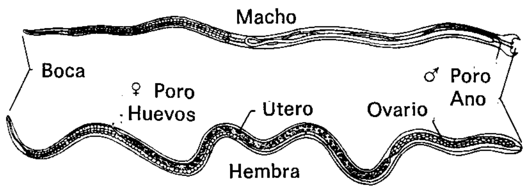


Fig. 19-10 La triquina, *Trichinella spiralis;* **aumentada.** Adultos en la parte inferior.

dos (fig. 19-10) de los cerdos, ratas domésticas y el hombre, y también en los gatos, perros, osos negros y osos polares. Si un individuo de cualquiera de estas especies come carne de otro que contenga larvas, los quistes se disuelven por los jugos digestivos y las larvas quedan libres en el intestino del nuevo huésped. En dos días, aproximadamente, alcanzan la madurez sexual y se aparean; en este momento los machos tienen 1,5 mm de longitud y las hembras de 3 a 4 mm. Éstas penetran en la pared del intestino y viven allí durante algún tiempo; cada una de ellas produce hasta 1500 larvas vivas de unos 0,1 mm de longitud, que entran en la linfa, son transportadas por la corriente circulatoria y penetran en los músculos esqueléticos. Crecen hasta alcanzar un milímetro aproximadamente, se arrollan y se enquistan, calcificándose luego. Estas larvas no pueden madurar a menos que otro mamífero susceptible coma la carne que las contiene, pero en el hombre pueden vivir durante meses e incluso años.

Las infecciones benignas no producen síntomas particulares y aproximadamente en el 16 por ciento de los individuos de los Estados Unidos existen algunas triquinas enquistadas. Las infecciones graves determinan la enfermedad llamada **triquinosis,** que puede ser grave y terminar con la muerte. Pronto se presentan dolores abdominales y trastornos intestinales; al extenderse las larvas aparece fiebre, los músculos se hinchan, se endurecen y duelen, y puede hacerse difícil el engullir el alimento y el respirar. No existe un tratamiento específico y la curación es lenta. Los cerdos, ratas y otros mamíferos se infectan al comer desechos de carnicería, basura o carcasas de animales que contienen larvas enquistadas. El hombre adquiere la infección comiendo cerdo (ocasionalmente carne de oso) que contenga los quistes microscópicos. El examen de los cerdos en los mataderos, en busca de triquina, es imposible económicamente y pueden pasar inadvertidas algunas infecciones. La única

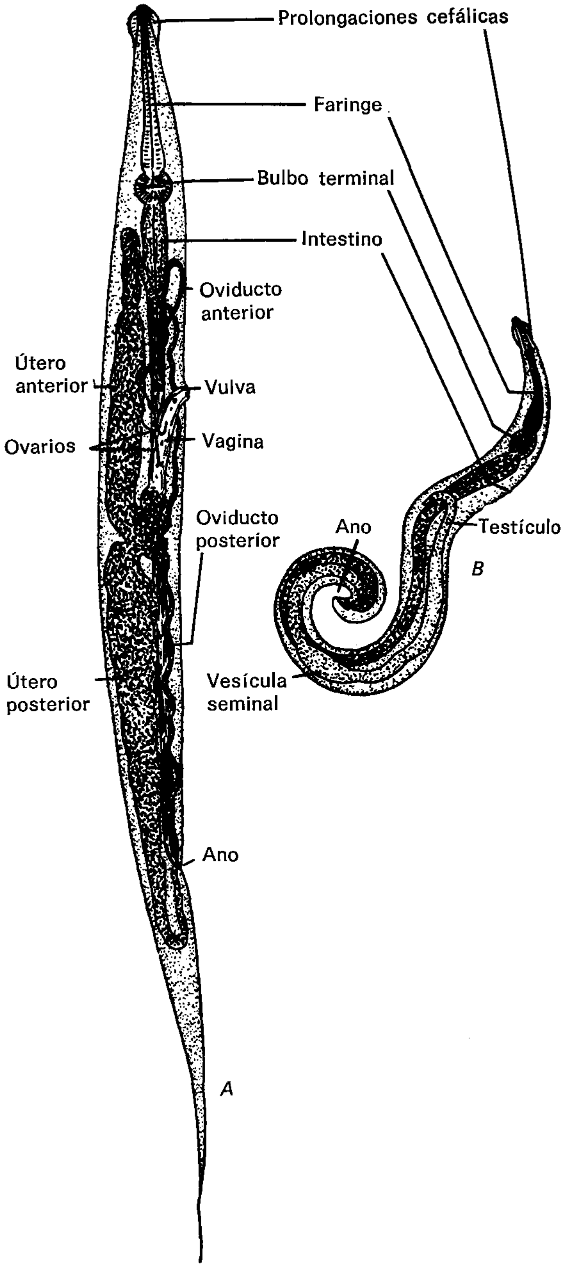


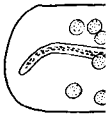
Fig 19-11 La lombriz intestinal *Enterobius vermicularis, A.* Hembra. *B.* Macho. (*De Hyman,* 1951.)

---

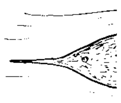
protección es c
lentando todas s
El color rosado
ba de cocción ir
y otros product
si no están perf
hasta —23° C d
larvas, pero la c

19-12 Lombrice

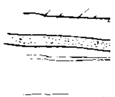
Uno de los nen
la lombriz intes
ra 19-11). Son c
y más comunes
que en los temp
vive en el intesti
a la región anal
La deposición d
hembra provoca
carse para alivia
los huevos, que,
sionarán y reinf
La incidencia d
ses tropicales p
Aunque las lomb
fermedades grav
ción puede origi
minución de la
siguiente, a un



Microf



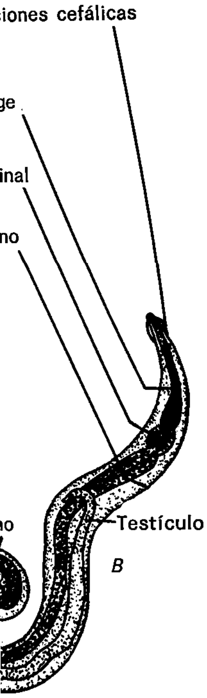
La



Larva n

Fig. 19-
y Samb

sionalmente carne
microscópicos. El
taderos, en busca
icamente y pueden
cciones. La única



terobius vermicularis, A.
51.)

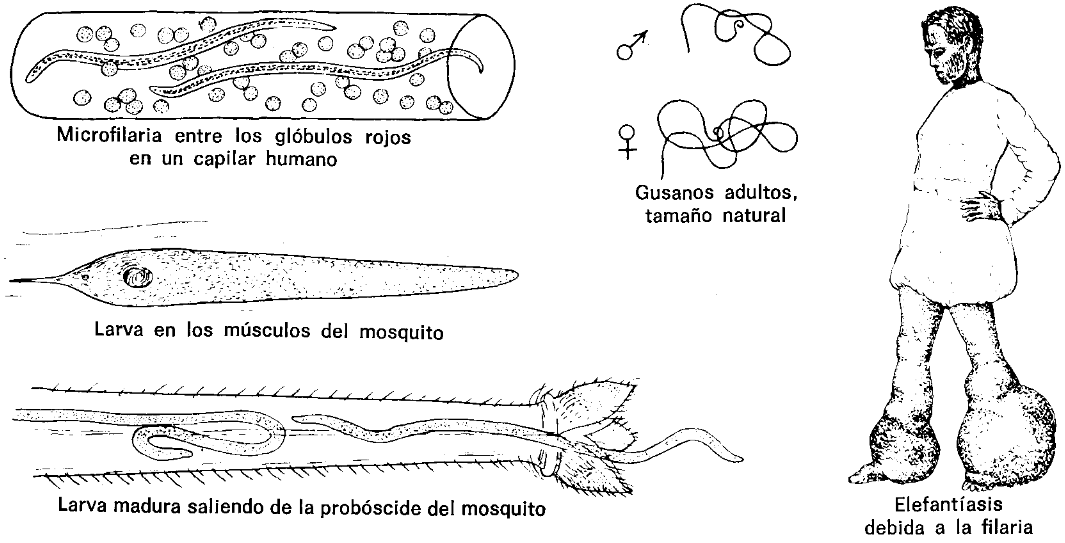
protección es *cocer completamente el cerdo,* calentando todas sus partes hasta 58° C por lo menos. El color rosado del cerdo recién asado es una prueba de cocción incompleta. El jamón, los embutidos y otros productos del cerdo pueden ser peligrosos si no están perfectamente cocidos. La refrigeración hasta —23° C durante tres días suele matar a las larvas, pero la cocción es más segura.

19-12 Lombrices intestinales

Uno de los nematodos parásitos más comunes es la lombriz intestinal *Enterobius vermicularis* (figura 19-11). Son comunes especialmente en los niños y más comunes también en los países tropicales que en los templados. La lombriz intestinal adulta vive en el intestino; desde allí las hembras emigran a la región anal del huésped para poner los huevos. La deposición de los huevos y el movimiento de la hembra provoca picazones en el huésped. Al rascarse para aliviar el picor el huésped puede tomar los huevos, que, si se ingieren posteriormente, eclosionarán y reinfectarán al huésped o a otro niño. La incidencia de la infección en los niños de países tropicales puede alcanzar el 100 por ciento. Aunque las lombrices intestinales no provocan enfermedades graves ni mortales, una fuerte infección puede originar indisposiciones intestinales, disminución de la resistencia y contribuir, por consiguiente, a un mal estado de salud.

19-13 Filaria

Las filarias del hombre y de varios vertebrados son nematodos que requieren un artrópodo como huésped intermediario para completar su ciclo. Uno de éstos es *Wuchereia bancrofti* (fig. 19-12), parásito humano de todas las regiones cálidas del globo. Las pequeñas larvas o microfilarias tienen unos 0,2 mm de longitud. Durante el día viven principalmente en los grandes vasos sanguíneos, pasando por la noche a los pequeños vasos de la piel, pero no producen ninguna molestia incluso si son numerosos. Si son ingeridos por ciertas clases de mosquitos nocturnos, las larvas pasan al estómago del insecto, luego a los músculos torácicos, experimentan metamorfosis, y cuando alcanzan 1,4 mm de longitud se desplazan a la probóscide. En la próxima «comida» del mosquito, las larvas se arrastran y penetran en la piel del hombre, pasan a los vasos linfáticos, en los ganglios linfáticos se arrollan y luego maduran. La hembra adulta tiene unos 80 mm de longitud y el macho 40 mm, pero ninguno de los dos sobrepasa los 0,3 mm de diámetro. Si ambos sexos se encuentran, se aparean y cada hembra produce un gran número de microfilarias. Los adultos obstruyen la circulación linfática y cuando son numerosos pueden, después de algunos años, producir la enfermedad llamada **elefantíasis,** en la cual las extremidades u otras partes del cuerpo adquieren una enorme hinchazón. En algunas localidades se produce un extraordinario



Microfilaria entre los glóbulos rojos en un capilar humano

Gusanos adultos, tamaño natural

Larva en los músculos del mosquito

Larva madura saliendo de la probóscide del mosquito

Elefantíasis debida a la filaria

Fig. 19-12 Fases del ciclo biológico de la filaria *Wuchereia bancrofti. (Según Francis; Fulleborn, y Sambon.)*

ajuste biológico; las microfilarias aumentan en los vasos superficiales de noche, cuando los mosquitos están en actividad.

19-14 Gusano de la Guinea

Dracunculus medinensis es un parásito del hombre en la India, Arabia y África. Se presenta en varios mamíferos del Antiguo Mundo, y en los Estados Unidos se ha hallado en el perro, el zorro, el visón y el mapache, pero no en el hombre. Las larvas se hallan en las pulgas de agua *(Cyclops)* que pueden ser engullidas por el huésped definitivo al beber agua. Al llegar al estómago del huésped las larvas salen y penetran hasta los tejidos subcutáneos, ocasionalmente hasta el corazón o las meninges. Allí, en un año de crecimiento o menos, las hembras alcanzan 1200 mm de longitud por 1 o 2 mm de diámetro (los machos son prácticamente desconocidos). Las hembras maduras grávidas emigran de ordinario a la extremidad inferior, especialmente al tobillo del huésped, donde se forma una úlcera. Cuando se sumerge el miembro en el agua las larvas salen para buscar el huésped intermediario. Los nativos de los países donde se halla esta enfermedad suelen eliminar al gusano arrollándolo en un bastón, unas pocas vueltas cada día. Son corrientes infecciones secundarias. Otra especie *(Ophiodracunculus ophidensis)*, que se halla en Michigan, tiene la fase larvaria en *Cyclops viridis*, puede hallarse presente en los renacuajos de rana y la fase adulta se halla en las serpientes acuáticas americanas *Thamnophis sirtalis*; las hembras alcanzan 250 mm de longitud.

Clasificación

Tipo Nematodos (Nematoda) o Nematelmintos (Nemathelminthes)

Gusanos cilíndricos. Cuerpo alargado, cilíndrico, a menudo con los extremos cónicos; cubierto por una cutícula; sin segmentación o cilios; tubo digestivo completo, recto; sin probóscide; sin músculos circulares; con cavidad del cuerpo (pseudocele); los sexos suelen estar separados; machos con cloaca y ordinariamente uno o dos dardos copuladores; las hembras sin cloaca; 12 000 especies.

Clase 1. Adenofóreos (Adenophorea) o Afasmidios (Aphasmidia).

Sin fasmidios (órganos sensoriales caudales); anfidios (órganos sensoriales anteriores) de forma variada, raramente en forma de poro; conductos excretores rudimentarios o sin ellos; celomacitos y tejido mesentérico bien desarrollado; los machos suelen carecer de alas caudales; en general de vida libre.

Orden 1. Cromadóridos (Chromadorida). Esófago formado por tres regiones y no alargado; glándulas esofágicas nunca duplicadas, multinucleadas o abriéndose anteriormente en el esófago.

Suborden 1. Monhisterinos (Monhysterina). Válvula esofágica intestinal no trirradiada o aplanada verticalmente; sin dientes o con 1 a 3 pequeños, o 6 que actúan hacia fuera; en las aguas dulces o saladas. *Monhystera, Plectus, Cylindrolaimus.*

Suborden 2. Cromadorinos (Chromadorina). Válvula esofágica intestinal trirradiada o aplanada verticalmente; 1 diente grande o 6 que actúan hacia dentro, o 3 mandíbulas; anfidios espirales, circulares, etc.; en aguas dulces o saladas. *Chromadora, Cyatholaimus, Desmoscolex.*

Orden 2. Enóplidos (Enoplida). Esófago formado por 2 partes (la anterior muscular, la posterior glandular), a menudo largo, cilíndrico o cónico; anfidios en forma de bolsa, alargados o en forma de poro.

Suborden 1. Enoplinos (Enoplina). Intestino sin músculos; sin ventosa caudal ni estilete; machos con dos dardos; de vida libre en las aguas saladas, salobres o dulces, y en el suelo. *Enoplus, Trilobus.*

Suborden 2. Dorilaiminos (Dorylaimina). Intestino sin músculos; sin ventosa ni glándulas caudales; machos con ninguno, 1 o 2 dardos. *Dorylaimus*, en el suelo o en agua dulce o salobre; *Trichinella spiralis; Trichuris (Trichocephalus) trichiura; Capillaria*, de forma de cabello, en el hígado, tubo digestivo y en otras partes de los vertebrados; *Mermis*, larvas en los insectos, los adultos de vida libre, pero no comen.

Suborden 3. Dioctofimatinos (Dioctophymatina). Intestino con cuatro series de músculos; machos

---

con ventosa c
nale, nematoc
de longitud, h
cavidad del cu
en el intestino

Clase 2. Secerné
Fasmidios (Phas

Con fasmidios;
excretor con co
seis celomacitos,
dulas hipodérmic

Orden 1. Rab
mado por tres re

Suborden 1. R
o 2 labios, o si
si hay alas ca
de vida libre y
tos de plantas
ven libres en
loides, Rhabd
hembras parás
libre.

Suborden 2. T
bios, o sin ell
tores laterales
ordinario trans
de las células
de los insectos.
dos; *Heteroder*
lacha, y *Meloic*
de las raíces;
ma, en los inse

Orden 2. Estr
bios, o sin ellos,
con ovopositor;
vertebrados terre
mus trachea; Anc
Trichostrongylus,
Metastrongylus, e

Orden 3. Asca
rio 3 labios granc
nos con 2 mand
posterior muscul
(sin músculos o
les terrestres, inse
terobius; Toxocar

rea) o

s caudales); anfi-
es) de forma va-
ro; conductos ex-
os; celomacitos y
lado; los machos
; en general de

adorida). Esófago
alargado; glándu-
multinucleadas o
esófago.

lonhysterina). Vál-
rradiada o aplana-
con 1 a 3 peque-
iera; en las aguas
Plectus, Cylindro-

hromadorina). Vál-
adiada o aplanada
le o 6 que actúan
anfidios espirales,
es o saladas. *Chro-*
oscolex.

a). Esófago forma-
iscular, la posterior
ilíndrico o cónico;
rgados o en forma

olina). Intestino sin
ni estilete; machos
e en las aguas sala-
el suelo. *Enoplus,*

Dorylaimina). Intes-
sa ni glándulas cau-
1 o 2 dardos. *Dory-*
a dulce o salobre;
is (Trichocephalus)
na de cabello, en el
otras partes de los
en los insectos, los
o comen.

(Dioctophymatina).
e músculos; machos

con ventosa caudal y un dardo. *Dioctophyma renale,* nematodo gigante, macho hasta 450 mm de longitud, hembra hasta 900 por 15 mm, en la cavidad del cuerpo de los mamíferos. *Hystrichis,* en el intestino de las aves.

Clase 2. Secernénteos (Secernentea) o Fasmidios (Phasmidia).

Con fasmidios; anfidios en forma de poro; sistema excretor con conductos laterales pares; cuatro a seis celomacitos, tejido mesentérico escaso; sin glándulas hipodérmicas caudales o laterales.

Orden 1. Rabdítidos (Rhabditida). Esófago formado por tres regiones, especialmente en las larvas.

Suborden 1. Rabditinos (Rhabditina). Con 6, 3 o 2 labios, o sin ellos; vagina corta y transversa; si hay alas caudales, con papilas; sin estilete; de vida libre y saprófagos en el suelo, o parásitos de plantas o animales. *Rhabditis,* algunos viven libres en el suelo, otros parásitos: *Strongyloides, Rhabdias,* generaciones alternantes de hembras parásitas y machos y hembras de vida libre.

Suborden 2. Tilenquinos (Tylenchina). 8 o 6 labios, o sin ellos; con estilete; conductos excretores laterales sólo en un lado; vagina corta, de ordinario transversa; se alimentan de líquidos de las células vivas o de la cavidad del cuerpo de los insectos. *Tylenchus,* nematodos de los prados; *Heterodera schachtii,* nematodo de la remolacha, y *Meloidogyne,* nematodos de los nódulos de las raíces; *Anguina,* en el trigo; *Chondronema,* en los insectos.

Orden 2. Estrongílidos (Strongylida). 6 o 3 labios, o sin ellos, pequeños; útero muy musculoso, con ovopositor; bolsa con radios; parásitos de los vertebrados terrestres. *Oesophagostomum; Syngamus trachea; Ancylostoma, Necator,* anquilostomas; *Trichostrongylus, Haemonchus,* en el estómago; *Metastrongylus,* en el pulmón.

Orden 3. Ascarídidos (Ascaridida). De ordinario 3 labios grandes, 6 pequeños o sin ellos; algunos con 2 mandíbulas laterales; vagina y útero posterior musculares; alas caudales con papilas (sin músculos o radios); parásitos de los caracoles terrestres, insectos y vertebrados. *Ascaris; Enterobius; Toxocara, Heterakis, Thelasoma.*

Orden 4. Espiruroideos (Spiruroidea). Esófago formado por 2 regiones, anterior muscular y posterior glandular; adultos en el tubo digestivo o en los tejidos de los vertebrados.

Suborden 1. Espirúridos (Spirurida). Glándulas esofágicas plurinucleadas, fasmidios larvarios en forma de poro; fases intermedias de ordinario en insectos. *Gonglyonema, Thelazia, Tetrameres.*

Suborden 2. Camalaninos (Camallanina). Glándulas esofágicas uninucleadas; fasmidios de las larvas, grandes, en forma de bolsa; los copépodos son huéspedes intermediarios. *Dracunculus medinensis,* gusano de Guinea; *Camallanus,* en las tortugas y peces.

Suborden 3. Filariínos (Filariina). Boca sin labios; anfidios pequeños o reducidos; adultos parásitos en los vertebrados; a menudo en los vasos sanguíneos o en los espacios celómicos. *Wuchereria, Filaria, Loa.*

Bibliografía

(Véanse los trabajos de Brump; Chandler; Faust y Russell; y Noble y Noble, citados en la bibliografía del cap. 18.)

Baylis, H. A., y **R. Daubney.** 1926. A synopsis of the families and genera of Nematoda. Londres, British Museum. XXXVI + 277 pp.

Chitwood, G. G., y **M. B. Chitwood.** 1974. Introduction to nematology. Baltimore, University Park Press. 334 pp., 200 figs.

Filipjev, I. N., y **J. H. Schuurmans Stekhoven, Jr.** 1941. A manual of agricultural helminthology (nematology). Leiden, Netherlands, E. J. Brill, NV. XV + 878 pp., 460 figs.

Florkin, M., y **B. T. Scheer** (dirs.). 1969. Chemical zoology. Vol. 3, Echinodermata, nematoda, and acanthocephala. Nueva York, Academic Press, Inc. XX + 687 pp., ilus.

Goodey, T. 1933. Plant parasitic nematodes. Nueva York, E. P. Dutton & Co., Inc. XX + 306 pp., ilus.

Goodey, J. B. 1963. Soil and freshwater nematodes. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XVI + 544 pp., ilus.

Human, L. H. 1951. Nematoda. *En* The invertebrates. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. Vol. 3, pp. 197-455, figs. 93-200. 1959. Vol. 5, pp. 742-747.

Kükenthal, W. y otros. 1928-1934. Handbuch der Zoologie. Berlín, Walter de Gruyter & Co. Nematoda, Vol. 2, pt. 1, sec. 4, pp. 249-402. figs. 267-426.

Lee, D. L. 1965. The physiology of the nematodes. San Francisco, W. H. Freeman and Co. X + 154 pp., 46 ilus.

Rogers, W. P. 1962. The nature of parasitism. Nueva York, Academic Press Inc. IX + 287 pp. 40 figs. *Da especial importancia a los nematodos.*

Sasser, J. N., y W. R. Jenkins (dirs.). 1960. Nematology. Fundamentals and recent advances with emphasis on plant parasitic and soil forms. Chapel Hill, N. C., The University of North Carolina Press, pp. XV + 480, ilus.

Throne, Gerald. 1961. Principles of nematology. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. XIV + 553 pp. ilus. *Nematodos parásitos de las plantas.*

Yamaguti, S. 1961. Systema helminthum. Vol. 3. The nematodes of vertebrates. Nueva York, Interscience Publishers, Inc. Parte 1, 679 pp. Parte 2, pp. 681-1261, 102 láms.

Tipo Nematomorfos (Gordiáceos)

19-15 Los Nematomorfos

Los gusanos gordiáceos (fig. 19-13) son parásitos largos y delgados de los insectos y crustáceos, pero viven libres cuando adultos. Según las especies miden de 10 a 700 mm de longitud, pero solamente de 0,3 a 2,5 mm de diámetro; las hembras son más largas que los machos. El exterior es de color opaco, amarillo, gris, pardo o negro. Los gusanos adultos pueden verse a menudo serpenteando en el agua de las lagunas, corrientes tranquilas, charcas de lluvia y abrevaderos. Su presencia en estos lugares, a veces en grandes cantidades, es la causa de una antigua creencia según la cual los gusanos «han cobrado vida» en el agua. Se conocen unas 80 especies. Todos son animales terrestres o de agua dulce, a excepción de *Nectonema*, que es marino.

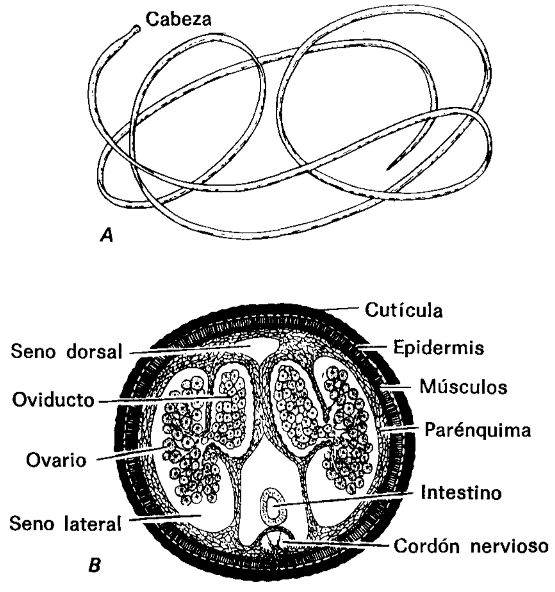


Fig. 19-13 **Tipo NEMATOMORFOS.** El gusano *Gordius*. *A.* Ejemplar entero. *B.* Sección transversal de una hembra, aumentada. *(Según Kukenthal.)*

19-16 Características

1 Cuerpo cilíndrico, redondeado y romo en los extremos; simetría bilateral; sin segmentación.
2 La superficie del cuerpo está formada por una cutícula provista de placas o papilas complejas.
3 1 capa de músculos longitudinales, incompleta, en los extremos del cuerpo.
4 Pseudocele abierto *(Nectonema)* o casi lleno de mesénquima (Gordioideos).
5 Tubo digestivo degenerado; los gusanos jóvenes absorben el alimento de los huéspedes, los adultos no se alimentan.
6 No hay órganos circulatorios, respiratorios o excretores.
7 Anillo nervioso alrededor del esófago y conectado con el cordón nervioso ventral medio (en *Nectonema* hay también un cordón dorsal).
8 Sexos separados, 1 o 2 gónadas en la cavidad del cuerpo; conductos reproductores pares que descargan en la cloaca; sin dardos copuladores, los huevos de los Gordioideos son diminutos y forman largos cordones gelatinosos e hinchados (¡hasta 230 cm de longitud!) sobre la vegetación acuática.

19-17 Historia natural

En *Gordius*, la larva (de hasta 0,25 mm de longitud) nada durante un día en el agua y luego se cree que se enquista sobre la vegetación húmeda. Si entonces es ingerida con el alimento por un grillo, un saltamontes o ciertos escarabajos, se abre camino hacia el hemocele del insecto, se alimenta de los tejidos circundantes y en el transcurso de varias semanas o meses se convierte en un adulto; si el huésped se acerca al agua, emerge el gusano.

La copulación s
espiral de los ex
y la emigración
al receptáculo s
es una forma n
de longitud y
Se han recogido
lántico Norte, e
otros lugares.

Estos animale
los nematodos
presencia de u
segmentación y
ro difieren en
llena de mesén
nervioso (o 2).

Tipo Nematon

Orden 1. Co
natatorias; pseu
nadas. *Paragor*
Gordius robust
1 mm de diáme

Orden 2. Ne
Dos hileras de c
1 gónada. Un
de longitud, ma
larvas parásitas

Hyman, L. H. 195
tes. Vol. 3, pp
Pennak, R. W. 1
invertebrates
232-239, 6 figs
Rauther, Max. 19
y otros, Handb
4, pp. 403-448,

19-18 Los Rotí

Son diminutos
miden menos d

n las especies mi-
l, pero solamente
hembras son más
: es de color opa-
Los gusanos adul-
teando en el agua
uilas, charcas de
en estos lugares,
la causa de una
os gusanos «han
nocen unas 80 es-
estres o de agua
a, que es marino.

y romo en los ex-
segmentación.
formada por una
papilas complejas.
nales, incompleta,

a) o casi lleno de

s gusanos jóvenes
iéspedes, los adul-

respiratorios o ex-

esófago y conecta-
ral medio (en *Nec-*
n dorsal).
en la cavidad del
es pares que des-
s copuladores, los
diminutos y for-
osos e hinchados
) sobre la vegeta-

0,25 mm de longi-
l agua y luego se
egetación húmeda.
imento por un gri-
carabajos, se abre
isecto, se alimenta
el transcurso de
erte en un adulto;
emerge el gusano.

La copulación se efectúa por un arrollamiento en espiral de los extremos posteriores de los dos sexos y la emigración de los espermatozoides del macho al receptáculo seminal de la hembra. *Nectonema* es una forma marina pelágica que alcanza 20 cm de longitud y está cubierta de cerdas natatorias. Se han recogido ejemplares en ambos lados del Atlántico Norte, en el Golfo de Nápoles y en algunos otros lugares.

Estos animales se han incluido a menudo entre los nematodos debido a la forma de su cuerpo, la presencia de una gruesa cutícula, la ausencia de segmentación y sólo musculatura longitudinal; pero difieren en que tienen la cavidad del cuerpo llena de mesénquima y en que poseen 1 cordón nervioso (o 2).

Clasificación

Tipo Nematomorfos (Nematomorpha)

Orden 1. Cordioideos (Cordioidea). Sin cerdas natatorias; pseudocele lleno de mesénquima; 2 gónadas. *Paragordius,* hasta 300 mm de longitud; *Gordius robustus,* hasta 890 mm de longitud, 0,5 a 1 mm de diámetro.

Orden 2. Nectonematoideos (Nectonematoidea). Dos hileras de cerdas natatorias; pseudocele vacío; 1 gónada. Un género, *Nectonema,* hasta 200 mm de longitud, marino, pelágico cerca de las costas, larvas parásitas en los crustáceos *(Palaemonetes).*

Bibliografía

Hyman, L. H. 1951. Nematomorpha. *En* The invertebrates. Vol. 3, pp. 455-472, figs. 201-208.

Pennak, R. W. 1953. Nematomorpha. *En* Fresh-water invertebrates of the United States. Cap. 10, pp. 232-239, 6 figs.

Rauther, Max. 1929. Nematomorpha. *En* W. Kükenthal y otros, Handbuch der Zoologie. Vol. 2, pt. 1, sec. 4, pp. 403-448, figs. 427-480.

Tipo Rotíferos

19-18 Los Rotíferos

Son diminutos o microscópicos (en su mayoría miden menos de 1 milímetro de longitud), de forma y color agradables, de movimientos activos, y son los favoritos de los microscopistas aficionados. Abundan en muchos ambientes de agua dulce e incluso en las axilas de las hojas de los musgos. La mayor parte de las 1700 especies existentes son de vida libre, pero algunas viven fijas dentro de tubos protectores; una pocas son parásitos externos e internos, y otras habitan en el agua salada. El nombre del tipo y de las formas comunes se refiere a los cilios móviles del extremo anterior del cuerpo, que aparentan la rotación de ruedas microscópicas. Esta área ciliada, la ausencia de cilios externos en otras partes del cuerpo y los movimientos de la faringe masticadora (mástax) sirven para distinguir a los rotíferos vivos de otros animales acuáticos microscópicos.

19-19 Características

1. Simetría bilateral, sin verdadera segmentación, tres capas germinativas cuerpo formado generalmente por un número fijo de células.
2. Cuerpo algo cilíndrico, con un disco ciliado anterior y un «pie» bifurcado en el extremo posterior.
3. La pared del cuerpo es un sincicio cubierto por una cutícula dura (loriga); cavidad del cuerpo sin revestimiento especial.
4. Tubo digestivo con aparato triturador complejo (mástax).
5. Dos protonefridios, arrollados y ramificados, con células flamígeras.
6. Un ganglio nervioso dorsal y varios nervios (no cordones), órganos de los sentidos en forma de penacho o manchas oculares.
7. Sexos separados; los machos suelen ser diminutos y degenerados o no existen; hembras con ovario, glándula vitelina y oviducto; reproducción partenogenética y sexual; de ordinario ovíparos; sin larva.

Los ROTÍFEROS se parecen a los PLATELMINTOS por poseer órganos excretores con células flamígeras (protonefridios) y a los NEMATODOS por estar formados por pocas células y tener la cavidad del cuerpo sin un revestimiento especial. Algunos rotíferos adultos se parecen a una larva trocófora. Como grupo, los rotíferos adultos presentan una gran variedad de estructuras, lo que sugiere que su historia geológica es larga. Desgraciadamente no se conocen fósiles, probablemente debido a su pequeño tamaño y a la falta de un esqueleto duro.

19-20 Estructura y función

Un rotífero típico como *Philodina* (fig. 19-14) posee una región **cefálica** anterior, un **tronco** ensanchado y un estrecho **pie** posterior en forma de cola, de ordinario móvil y que termina a menudo en dos **dedos** alargados. Cada dedo contiene una **glándula del cemento** que fabrica una secreción pegajosa mediante la cual el animal puede adherirse temporalmente a algún objeto. La **pared del cuerpo** es un delgado sincicio con un número constante de núcleos, cubierto por una fina cutícula (loriga) vítrea, semejante a quitina. En el extremo anterior hay un disco retráctil o **corona** (a menudo doble), bordeado de cilios. Estos cilios baten con un movimiento de remolino que arrastra agua, que contiene oxígeno y alimento, hacia el extremo cefálico, expulsa las substancias de desecho y sirve para la locomoción. El tubo digestivo está tapizado por cilios, excepto en la faringe, y comprende: 1) la **boca,** debajo de la corona; 2) una faringe muscular redondeada, o **máxtax,** provisto de un aparato triturador consistente en unas **maxilas** quitinoides provistas de **dientes,** que se emplean para coger, cortar y triturar el alimento; 3) un corto **esófago;** 4) un **estómago** de tamaño considerable, constituido por grandes células y un par de glándulas digestivas; 5) un corto **intestino;** 6) la **cloaca** oval, y 7) el **ano,** de posición dorsal, en el extremo del tronco. Algunas especies carecen de órganos digestivos, aparte del estómago. Entre la pared del cuerpo y el tubo digestivo existe un **pseudoceloma** lleno de líquido, sin revestimiento especial, con células sinciciales ramificadas. Los músculos del cuerpo se encuentran por debajo de la epidermis sincicial. Hay músculos longitudinales y circulares, pero no en capas diferentes como en los gusanos planos. Otros músculos sirven para retraer la corona y para mover o contraer el pie. La excreción la realizan dos **protonefridios** filiformes conectados con una gran **vesícula pulsátil** o **vejiga,** que descarga cantidades relativamente grandes de agua en la cloaca. El movimiento a través del riñón de cantidades tan grandes de agua indica que la vejiga tiene como función fundamental la regulación del agua y las sales (osmorregulación). Cada protonefridio está arrollado irregularmente y posee varias ramas laterales que se inician en células flamígeras. Un gran **ganglio nervioso,** dorsal respecto a la boca, da origen a nervios que se dirigen a los distintos órganos. Suele haber un par de cortos penachos sensitivos (antenas laterales) situados hacia atrás, en los lados del cuerpo; algunos rotíferos también poseen un penacho (o dos) encima del encéfalo, así como entre una y tres manchas oculares dorsales. El ectodermo forma la cubierta externa, los órganos nerviosos y el revestimiento de los extremos del tubo digestivo; el tubo digestivo medio es endodérmico y los otros órganos se forman del mesodermo.

La descripción anterior se refiere a una hembra típica *(Bdeloideos).* Las hembras dominan en las poblaciones de la mayor parte de los rotíferos y se desconocen los machos de algunas especies. Las hembras poseen un solo ovario y una glándula vitelina, que forman una unidad. Los huevos se des-

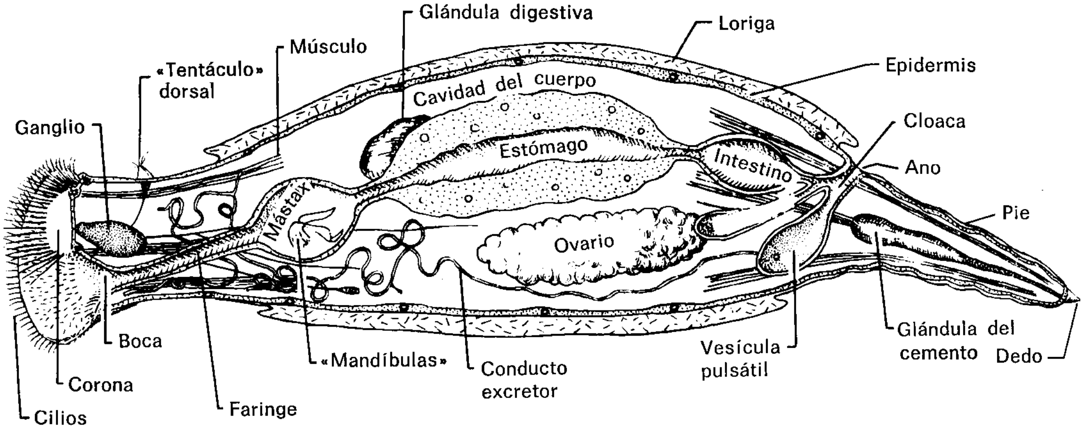


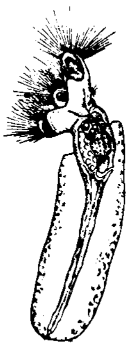
Fig. 19-14 Tipo ROTÍFEROS. Estructura de una hembra, en sección vista desde el lado izquierdo; muy aumentada. *(Según Delage y Herouard.)*

plazan por el ov
en las especies e
que la hembra,
corta vida; en la
testículo; éste se
un **pene** que pu
un pie.

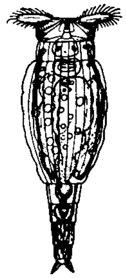
En varios rotíf
gado *(Rotaria n*
sacciforme *(Aspl*
o incluso esféric
de poseer costilla
ser largo, corto c
de timón al nad
sirve para saltar.
dos series concén
dificada en form
no con cilios *(C*
las y los dientes
ser empleadas p
capturar o asir s
rencias se emplea

19-21 Historia n

Los rotíferos son
diciones son apr



Collotheca

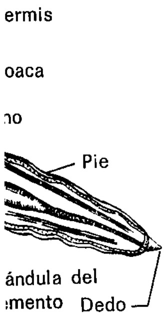


Philodina

Fig. 19-1

oceloma lleno de
, con células sin-
s del cuerpo se
idermis sincicial.
rculares, pero no
gusanos planos.
la corona y para
eción la realizan
ectados con una
ue descarga can-
gua en la cloaca.
de cantidades tan
ejiga tiene como
n del agua y las
rotonefridio está
varias ramas la-
s flamígeras. Un
specto a la boca,
en a los distintos
cortos penachos
iados hacia atrás,
rotíferos también
ima del encéfalo,
as oculares dorsa-
ierta externa, los
iento de los extre-
digestivo medio es
os se forman del

iere a una hembra
s dominan en las
e los rotíferos y se
unas especies. Las
y una glándula vi-
Los huevos se des-



izquierdo;

plazan por el oviducto hasta la cloaca. El macho, en las especies en que se conoce, es mucho menor que la hembra, carece de boca y de ano, y tiene corta vida; en la cavidad del cuerpo posee un gran **testículo;** éste se abre, mediante un conducto, en un **pene** que puede proyectarse dorsalmente o en un pie.

En varios rotíferos (fig. 19-15) el cuerpo es alargado *(Rotaria neptunius),* ancho *(Macrochaetus),* sacciforme *(Asplanchna),* aplanado *(Ascomorpha)* o incluso esférico *(Trochosphaera).* La loriga puede poseer costillas, anillos o espinas. El pie puede ser largo, corto o ausente; sirve para la fijación y de timón al nadar, y también en algunos casos sirve para saltar. La corona puede poseer una o dos series concéntricas de cilios o puede estar modificada en forma de embudo, con cerdas pero no con cilios *(Collotheca);* el mástax, las maxilas y los dientes son de forma variada y pueden ser empleadas por los rotíferos carnívoros para capturar o asir sus presas. Muchas de estas diferencias se emplean para la clasificación.

19-21 Historia natural

Los rotíferos son cosmopolitas y cuando las condiciones son apropiadas pueden hallarse las mismas especies en América, Eurasia y Australia. Dos lagos de iguales características físicas y biológicas pueden poseer las mismas asociaciones de rotíferos a pesar de estar separados por centenares de kilómetros; inversamente, otros dos de características distintas tendrán rotíferos completamente diferentes aunque estén muy próximos. La fauna de rotíferos de cualquier masa de agua experimenta cambios durante una sola estación estival, en lo que se refiere a las especies que la integran. La mayor parte son de vida libre y solitarios. Donde más abundan es en las aguas dulces tranquilas, con abundante vegetación acuática. Se encontraron más de un millón de individuos por litro de arena húmeda en la línea de la costa. Algunas especies nadan en el agua libre, pero la mayoría viven alrededor de las plantas acuáticas o sobre ellas. Menos de un centenar de especies son estrictamente marinas, pero también se encuentran en el mar algunas especies de agua dulce. También hay algunas especies que viven fijas, dentro de una cápsula protectora formada con sus propias secreciones o con partículas extrañas; así, *Collotheca* habita dentro de un tubo transparente, y *Floscularia* construye un tubo con «ladrillos esféricos» microscópicos. Ciertas especies son coloniales, algunas nadan libremente y otras son fijas. Los BDELOIDEOS

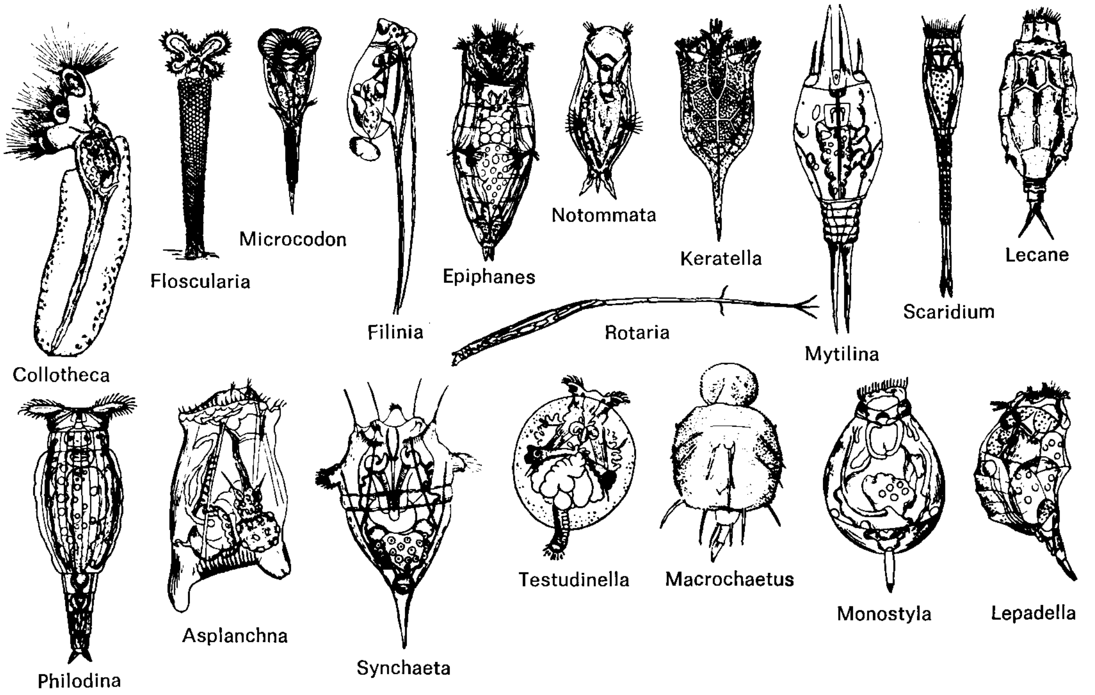


Fig. 19-15 Tipo ROTÍFEROS. Varios rotíferos, todos aumentados. (*Según Jennings,* 1901.)

comprenden las formas de agua dulce más comunes y mejor conocidas. Habitan típicamente en el fondo y pueden arrastrarse como sanguijuelas, pero también pueden nadar. Tras algunos años de desecación, algunas especies han sido devueltas a la vida activa humedeciéndolas tan sólo durante 10 minutos. *Seison nebaliae* vive como comensal sobre un crustáceo *(Nebalia)*. Entre los rotíferos son raros los verdaderos parásitos. *Pleurotrocha parasitica* es un parásito externo y *Albertia naidus* un parásito interno de anélidos de agua dulce, *Ascomorpha* vive dentro de las colonias del protozoo *Volvox,* y *Proades wernecki* forma agallas microscópicas en el alga *Vaucheria.*

Los rotíferos que se alimentan de algas unicelulares poseen dientes cortos y anchos; los que emplean jugos de plantas mayores tienen dientes puntiagudos para atravesar las células de las plantas y faringe muscular que actúa como una bomba para chupar los jugos; los de costumbres depredadoras poseen maxilas alargadas provistas de dientes, que pueden ser proyectadas fuera de la boca para capturar a los protozoos, rotíferos y otros animales empleados como alimento. Los rotíferos contribuyen a conservar limpia el agua por alimentarse de detritos orgánicos y de organismos. A su vez, algunos rotíferos sirven de alimento a pequeños gusanos y crustáceos, constituyendo un eslabón importante de la cadena de alimentación en las aguas dulces.

19-22 Reproducción (fig. 19-16 y 19-17)

Las hembras, en diferentes estaciones, suelen producir dos clases de huevos, de verano (amícticos) y de invierno (mícticos). Los primeros tienen una cubierta delgada, se desarrollan inmediatamente por partenogénesis y sólo producen hembras (amícticas); en aguas favorables pueden producirse una serie de generaciones de esta manera. Cuando ocurre algún cambio en las condiciones ambientales, todavía no precisado con exactitud, se origina una generación en que las hembras (mícticas) ponen huevos que, si no son fecundados, se desarrollan en machos. Si son fecundados por estos machos, los huevos forman «huevos de invierno» con cáscaras gruesas y resistentes, como los quistes de los protozoos. Éstos necesitan un período de reposo y pueden permanecer en vida latente durante largos períodos de tiempo, pueden sobrevivir a la desecación y a la congelación, y pueden ser arrastrados por el viento o transportados en las patas o plumas de las aves. Más adelante, en aguas favorables, se desarrollan y dan hembras que vuelven a iniciar la «fase de verano». Estos medios para sobrevivir a las condiciones adversas y para facilitar la dispersión explican las causas de la distribución universal de los rotíferos.

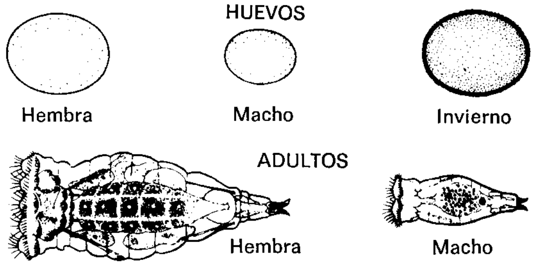


Fig. 19-16 Fases en el ciclo biológico de un rotífero, *Epiphanes senta;* todas aumentadas. (*Según Whitney,* 1916.)

Clasificación

Tipo Rotíferos (Rotifera)

(Rotatoria (Rotatoria); véanse Características)

Clase 1. Seisonáceos (Seisonacea).

Cuerpo alargado; corona reducida; 2 ovarios; los machos completamente desarrollados; sólo 2 especies. *Seison,* comensal sobre un crustáceo marino *(Nebalia).*

Clase 2. Bdeloideos (Bdelloidea).

Sin antenas laterales; dedos, de ninguno a 4, numerosas glándulas en los pies; 2 ovarios; machos desconocidos; la reproducción es obligatoriamente partenogenética. *Habrotrocha, Philodina, Rotaria (Rotifer).*

Orden 3. Monogonontes (Monogononta).

Dedos, de ninguno a 2; 1 ovario; suele haber machos, pero degenerados; *Proales, Mytilina, Epiphanes (Hydatina).*

Bibliografía

Donner, J. 1966. Rotifers. Nueva York, Warne & Co. Inc. XI + 80 pp., ilus.

ra. Cuando ocu-
nes ambientales,
l, se origina una
míticas) ponen
s, se desarrollan
or estos machos,
vierno» con cás-
os quistes de los
íodo de reposo y
te durante largos
vivir a la deseca-
n ser arrastrados
as patas o plumas
ias favorables, se
ielven a iniciar la
para sobrevivir
a facilitar la dis-
distribución uni-

Clasificación

Características)

).

da; 2 ovarios; los
ados; sólo 2 espe-
crustáceo marino

).

ninguno a 4, nu-
2 ovarios; machos
es obligatoriamente
Philodina, Rotaria

gononta).

o; suele haber ma-
s, Mytilina, Epipha-

Bibliografía

York, Warne & Co.

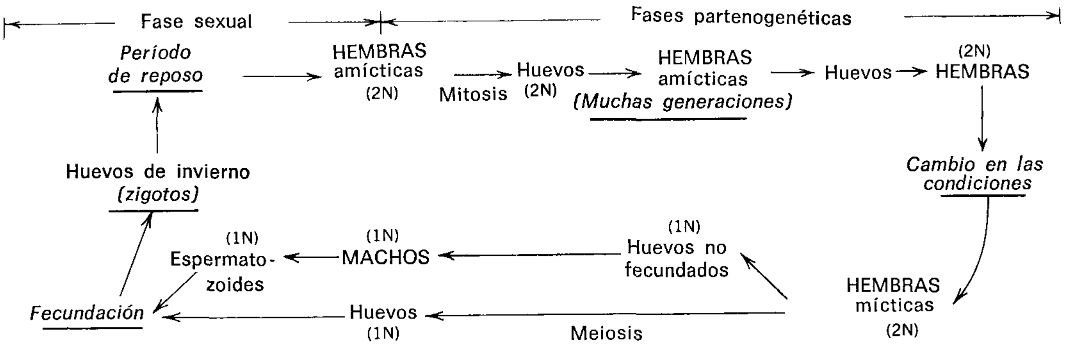

Fase sexual
Fases partenogenéticas
Período de reposo
HEMBRAS amícticas (2N)
Huevos (2N)
Mitosis
HEMBRAS amícticas
(Muchas generaciones)
Huevos
(2N) HEMBRAS
Cambio en las condiciones
Huevos de invierno (zigotos)
(1N) Espermato-zoides
(1N) MACHOS
(1N) Huevos no fecundados
HEMBRAS mícticas (2N)
Fecundación
Huevos (1N)
Meiosis

Fig. 19-17 **Esquema del ciclo biológico de un rotífero,** *Epiphanes senta.*

Edmondson, W. T. 1959. Rotifera. *En* W. T. Edmondsonn (dir.), Ward and Whipple, Fresh-water biology. 2.ª ed. Pp. 420-494, 125 figs.

Harring, H. K. 1913. Synopsis of the Rotatoria. *U. S. Natl. Museum Bull.* Vol. 81, pp. 7-226, ilus.

Hyman, L. H. 1951. Class Rotifera. *En* The invertebrates. Vol. 3, pp. 52-151, figs. 26-69. 1959. Vol. 5, pp. 739-740.

Pennak, R. W. 1953. Rotatoria. *En* Fresh-water invertebrates of the United States. Pp. 159-213, figs. 96-132.

Thane, Anne. 1974. Rotifera. *En* A. C. Giese y J. S. Pearse (dirs.) Reproduction of marine invertebrates. Nueva York, Academic Press, Inc. Vol. 1, pp. 471-484.

Wesenberg-Lund, C. 1929. *En* W. Kükenthal y otros, Handbuch der Zoologie. Vol. 2, parte 1, sec. 4, pp. 8-120, figs. 2-131.

Tipo Gastrotricos

19-23 Los Gastrotricos

Este grupo comprende unas 400 especies de formas microscópicas (0,07 a 2,0 mm de longitud) y de vida libre, comunes entre los sedimentos y los detritos del fondo de las aguas dulces y saladas. El número de especies está repartido casi por igual en las aguas dulces y saladas.

19-24 Características

1 Pequeños, vermiformes, superficie ventral plana, con cilios; simetría bilateral, sin segmentación
2 Superficie del cuerpo generalmente espinosa, escamosa o verrugosa; epidermis sincicial.
3 Pseudoceloma reducido a un pequeño espacio entre la pared del cuerpo y el tubo digestivo.
4 Tubo digestivo con faringe muscular y estómago-intestino recto, ano posterior.
5 Sistema excretor formado por 2 protonefridios con un solo bulbo flamígero cada uno o una o más «glándulas ventrales».
6 Normalmente con tubos adhesivos de forma diferente.
7 Sexos unidos o sólo hembras, algunas con dos clases de huevos; desarrollo directo.

19-25 Un gastrotrico típico (*Macrodasys,* fig. 19-18)

Es alargado y flexible, con el extremo posterior apuntado y provisto de glándulas del cemento para

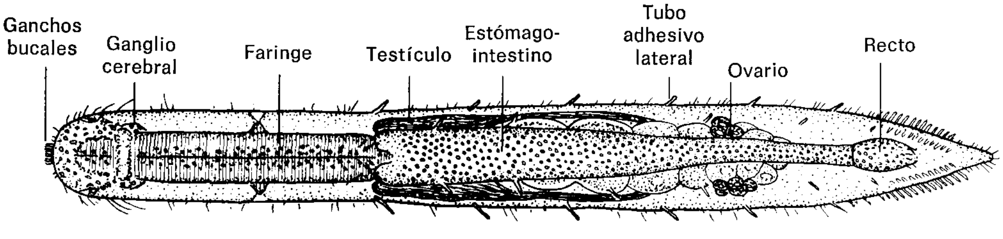

Ganchos bucales
Ganglio cerebral
Faringe
Testículo
Estómago-intestino
Tubo adhesivo lateral
Ovario
Recto

Fig. 19-18 **Tipo GASTROTRICOS.** *Macrodasys,* aumentado, aspecto externo en vista dorsal.

la adherencia temporal. La superficie ventral, plana, posee 2 bandas longitudinales de cilios que sirven para la locomoción, y sobre la superficie dorsal curva hay numerosas escamas alargadas, o espinas. La boca es anterior, rodeada de quetas y de finos pelos sensoriales. Los gastrotricos son omnívoros y las bacterias constituyen la mayor parte de su dieta. Ingieren el alimento mediante la acción bombeante de la faringe muscular. Bajo la pared del cuerpo existen finas bandas de músculos longitudinales y circulares. Se encuentran dos protonefridios sin ramificaciones con sólo células flamígeras que se abren en la parte medio ventral en los QUETONOTOIDEOS, pero no en los MACRODASIOIDEOS, en los que las glándulas ventrales realizan una función semejante. Un ganglio nervioso en forma de silla de montar comunica en la parte anterior con dos nervios longitudinales laterales y, mediante fibras, con los pelos sensoriales. Sólo se conocen las hembras en las especies de agua dulce y la reproducción es por partenogénesis, como en muchos rotíferos. Las formas marinas son monoicas. El simple ovario ocupa gran parte de la cavidad del cuerpo y produce de uno a cinco óvulos grandes provistos cada uno de una cáscara resistente. Los espermatozoides producidos en los testículos pasan al sistema femenino directamente a través de una estructura semejante a un pene o como espermatóforos fijos a la cutícula. Los huevos salen a través de un órgano X, una abertura separada o una rotura de la pared del cuerpo. Algunos huevos poseen ganchos que se fijan a los objetos sumergidos en el agua. El desarrollo es directo y las crías alcanzan la madurez en pocos días.

Los gastrotricos se parecen a los rotíferos en el tamaño, la presencia de cutícula, de epidermis sincicial y de protonefridios. Sin embargo, el sistema digestivo se parece al de los nematodos, al igual que las cerdas y la forma de la cutícula y los tubos adhesivos.

Clasificación

Tipo Gastrotricos (Gastrotricha)

Clase 1. Macrodasioideos (Macrodasyoidea).

Tubos adhesivos anteriores, laterales y posteriores; monoicos; costas marinas, entre la arena. *Cephalodasys, Macrodasys.*

Clase 2. Quetonotoideos (Chaetonotoidea).

Tubos adhesivos de ordinario sólo en la cola; 2 protonefridios; reproducción partenogenética (suele faltar el sistema masculino); principalmente en las aguas dulces sobre la vegetación. *Chaetonotus, Lepidodermella; Neodasys,* marino.

Bibliografía

Beauchamp, P. 1965. Classe des gastrotriches. En P. P. Grassé (dir.), Traité de zoologie. París. Masson et Cie. Vol. 4, pp. 1381-1430.

Brunson, R. B. 1959. Gastrotricha. *En* W. T. Edmondson (dir.), Ward and Whipple, Fresh-water biology. 2.ª ed. Pp. 406-419, 34 figs.

Hummon, William D. 1974. Gastrotricha. En A. C. Giese y John S. Pearse (dirs.). Reproduction of marine invertebrates. Nueva York, Academic Press, Inc. Vol. 1, pp. 485-506.

Hyman, L. H. 1951. Class Gastrotricha. *En* The invertebrates. Vol. 3, pp. 151-170, figs. 70-81, 1959. Vol. 5, pp. 740-741.

Pennak, R. W. 1953. Gastrotricha. *En* Fresh-water invertebrates of the United States. Pp. 148-158, 6 figuras.

Remane, Adolph. 1936. Gastrotricha. *En* Bronn, Klassen und Ordungen des Tierreichs. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig. Vol. 4, div. 2, libro 1, parte 2, pp. 1-242, ilus.

Tipo Quinorrincos (Equinoderos)

19-26 Los quinorrincos

Este grupo está constituido por unas 70 especies de gusanos marinos que alcanzan hasta 1 mm de longitud (fig. 19-19) y que se encuentran en el fango del fondo y en la arena de los mares de poca profundidad y también en los profundos. Se alimentan de algas y detritos.

19-27 Características

1 Simetría bilateral, cuerpo formado por 13 (o 14) anillos imbricados (zonitos); el primero forma

---

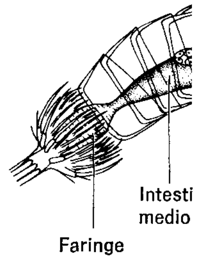


Fig. 19-19 Tipo QUINO
aumentada.

la cabeza, y el se
tiles.
2 Cutícula quitinos
terales, pero sin
3 La cavidad del cu
4 La boca se halla
cabeza, faringe y
la, el estómago-in
ano terminal, en
5 Hay 2 tubos excre
flamígera flagelad
dorsalmente en el
6 Sistema nervioso
vioso alrededor d
cordón nervioso v
hay manchas ocul
7 Sexos separados, c
abren ventralment
lino con espinas c
8 El desarrollo comp
niles.

19-28 Historia natu

Los QUINORRINCOS
la mayoría de recole
europeas, los inform
de África, del Japón
tas de las dos Amér
de distribución univ
van en el fango, en
y el fango, donde se
unos cuantos se alir
tructura de su cuerpo
trotricos y rotíferos
grupos fundamentalm

notoidea).

ılo en la cola; 2
tenogenética (sue-
principalmente en
:ión. *Chaetonotus,*
ıo.

Bibliografía

gastrotriches. En
ıologie. París. Mas-
).

En W. T. Edmond-
·resh-water biology.

rotricha. En A. C.
). Reproduction of
·k, Academic Press,

richa. *En* The inver-
ȷs. 70-81, 1959. Vol.

En Fresh-water in-
tes. Pp. 148-158, 6

ha. *En* Bronn, Klas-
ichs. Leipzig, Aka-
3eest & Portig. Vol.
242, ilus.

s

ır unas 70 especies
:an hasta 1 mm de
; encuentran en el
e los mares de poca
:ofundos. Se alimen-

mado por 13 (o 14)
; el primero forma

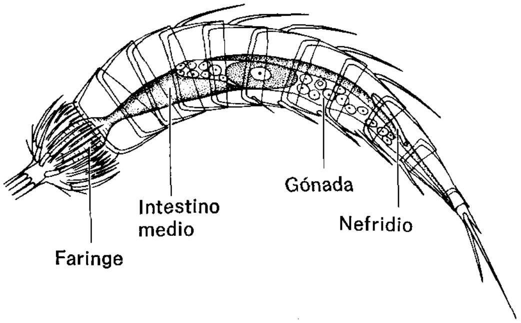


Fig. 19-19 Tipo QUINORRINCOS, *Echinoderes,* vista dorsal aumentada.

la cabeza, y el segundo el cuello, ambos retráctiles.

2 Cutícula quitinosa, con espinas dorsales y laterales, pero sin cilios.
3 La cavidad del cuerpo es un pseudocele.
4 La boca se halla en el extremo anterior de la cabeza, faringe y esófago revertidos por cutícula, el estómago-intestino sin revestimiento y el ano terminal, en un anillo retráctil.
5 Hay 2 tubos excretores, cada uno con una célula flamígera flagelada y un conducto que se abre dorsalmente en el tronco, en el anillo 9.
6 Sistema nervioso en la epidermis, un anillo nervioso alrededor de la faringe conectado con un cordón nervioso ventral medio; en unos pocos hay manchas oculares.
7 Sexos separados, cada uno con 2 gónadas que se abren ventralmente junto al ano; sistema masculino con espinas copuladoras.
8 El desarrollo comprende una serie de fases juveniles.

19-28 Historia natural

Los QUINORRINCOS son poco conocidos. Aunque la mayoría de recolecciones se hacen en las costas europeas, los informes que se tienen de especies de África, del Japón y de la Antártida y de las costas de las dos Américas indican que el grupo es de distribución universal. Los quinorrincos excavan en el fango, en la zona de contacto del agua y el fango, donde se alimentan de los sedimentos; unos cuantos se alimentan de diatomeas. La estructura de su cuerpo es semejante a la de los gastrotricos y rotíferos y se diferencian de estos dos grupos fundamentalmente por la falta de cilios, el cuerpo notablemente articulado y la cabeza retráctil. Se parecen a los nematodos pero difieren de ellos por tener órganos excretores flagelados pares y órganos sexuales también pares. Los quinorrincos tienen los sexos separados, pero no se distinguen virtualmente. Los jóvenes son diferentes de los adultos y alcanzan el estado de adulto tras sufrir algunas mudas. Los adultos no mudan.

Clasificación

Tipo Quinorrincos (Kinorhyncha) o Equinoderos (Echinodera)

Orden 1. Homalorrágidos (Homalorhagida).

Cabeza y cuello retráctiles; el primer anillo del tronco tiene 3 placas ventrales. *Pycnophyes, Trachydemus.*

Orden 2. Ciclorrágidos (Cyclorhagida).

Sólo el primer anillo de la cabeza es retráctil. *Echinoderes, Campyloderes, Centroderes, Caterla, Semnoderes.*

Bibliografía

Higgins, R. P. 1965. The homalorhagid Kinorhyncha of northeastern U.S. coastal waters. *Trans. Am. Microscop. Soc.,* vol. 84, pp. 65-72.

———. 1968. Taxonomy and postembryonic development of the Cryptorhage, a new suborder for the mesopsammic kinorhynch genus *Cateria. Trans. Am. Microscop. Soc.,* vol. 87, pp. 21-39.

——— 1974. Kinorhyncha. En A. C. Giese y J. S. Pearse (dirs.). Reproduction of marine invertebrates. Nueva York, Academic Press, Inc. Vol. 1, pp. 507-518, 14 figs.

Hyman, L. H. 1951. Class Kinorhyncha. *En* The invertebrates. Vol. 3, pp. 170-183, figs. 82-86.

Remane, Adolph. 1936. Kinorhyncha. *En* Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig KB. Vol. 4, div. 2, libro 1, parte 1, pp. 243-372, figs. 210-297.

Zelinka, Karl. 1928. Monographie der Echinodera. IV + 396 pp., 27 col. pls., 73 figs.

Tipo Acantocéfalos (Gusanos de cabeza espinosa)

19-29 Los Acantocéfalos

Estos parásitos de estructura y función peculiar viven, en estado adulto, en los intestinos de los vertebrados, y, en estado de larva, en los artrópodos. El rasgo distintivo del que toma nombre el grupo (Gr. *acanthos,* espina + *kephale,* cabeza) es la **probóscide** cilíndrica anterior provista de hileras de espinas recurvadas que sirven para la fijación del gusano en el tubo digestivo del huésped (figs. 19-20 y 19-21).

19-30 Características

1 Vermiformes, la hembra generalmente mayor que el macho; simetría bilateral; extremo anterior con probóscide retráctil y armada de ganchos.
2 Cutícula delgada, secretada por una epidermis sincicial que contiene conductos y grandes vesículas.
3 Una capa externa de músculos circulares y otra interna de músculos longitudinales.
4 La cavidad del cuerpo es un pseudocele.

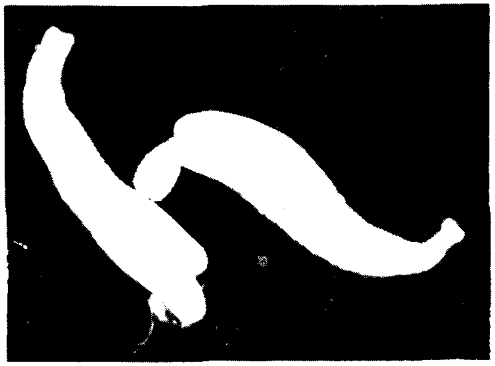


Fig. 19-20 Tipo ACANTOCÉFALOS: Dos gusanos acantocéfalos del intestino de la nutria marina. *(Cortesía de Gary McDonald.)*

5 La región del cuello posee dos sacos internos alargados (lemniscos) que sirven para el almacenamiento de líquido cuando la probóscide está retraída.
6 No hay órganos digestivos ni circulatorios ni respiratorios.
7 2 protonefridios o ninguno.
8 Ganglio nervioso en la vaina de la probóscide y nervios a la probóscide y al cuerpo.
9 Sexos separados, gónadas en el ligamento existente entre la vaina de la probóscide y el extremo posterior; el macho con dos testículos; el ovario de la hembra no es persistente.
10 Constancia de núcleos en el cuerpo.

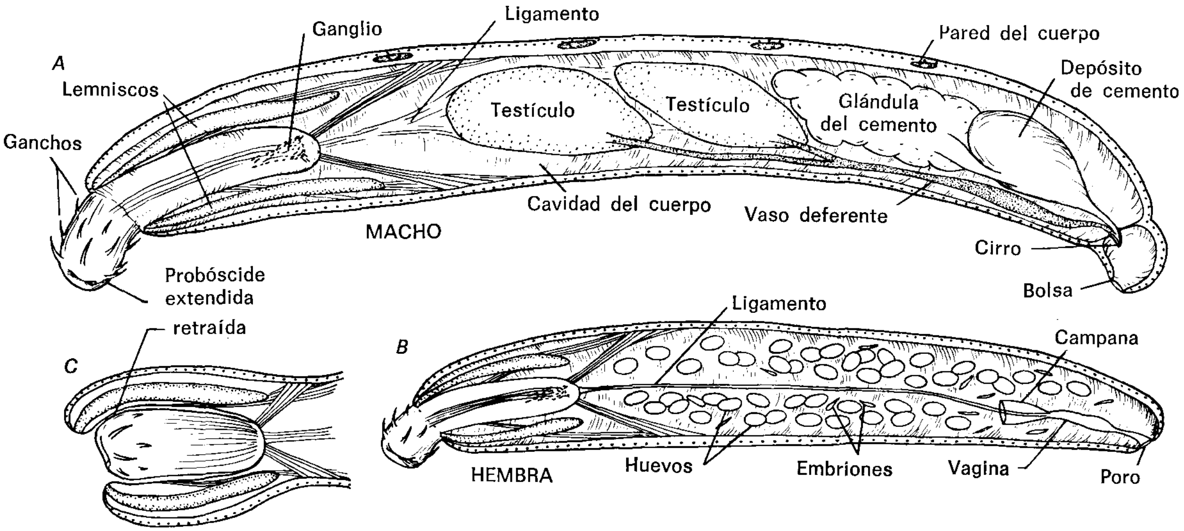


Fig. 19-21 Tipo ACANTOCÉFALOS. Gusano de cabeza espinosa, aumentado, y con la parte izquierda del cuerpo separada para mostrar la estructura interna. *A.* Macho. *B.* Hembra (reducida). *C.* Extremo anterior con la probóstide retraída. *(Adaptado de Lynch,* 1936.)

19-31 Historia

Los acantocéfal
tinal de los ve
rectamente del
tozoides pasan
nital situado e
campana y son
de un pene ex
sobre el ligame
del cuerpo y al
mente, quedan
desarrollo conti
ma una fase la
ces la larva se
son liberadas
Cuando los hue
intermediario (
netran en el he
el nombre de **a**
lógico se requie
a su vez comid
Las 500 espe
de 1,5 a 650 m
vertebrados, de
de los que para
sarrollarse en
vertebrados acu
ceos. Pueden d
testinal del hué
número. *Macra*
mún en los ce
macho mide de
hembra de 100
ped intermedia
junio (ESCARAB
midos por los
Los ACANTOC
mintos porque
cutícula y una
que tenían relac
en la estructura
sencia de proto
las verdaderas

Tipo Acantoc
(véanse Caracte

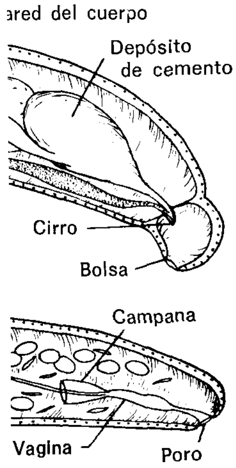
Orden 1. Arq
la). Las espinas

s gusanos acantocéfa-
ı. *(Cortesía de Gary*

ɪlos sacos internos
ven para el almace-
la probóscide está

ni circulatorios ni

a de la probóscide
al cuerpo.
ı el ligamento exis-
obóscide y el extre-
ı dos testículos; el
persistente.
cuerpo.



te Izquierda
ıda). *C.* Ex-

19-31 Historia natural

Los acantocéfalos adultos se fijan a la pared intestinal de los vertebrados y absorben el alimento directamente del intestino del huésped. Los espermatozoides pasan a través de un conducto al poro genital situado en una bolsa posterior en forma de campana y son transferidos a la hembra a través de un pene extensible. Los óvulos se desarrollan sobre el ligamento, son descargados en la cavidad del cuerpo y allí son fecundados y luego, generalmente, quedan rodeados por tres membranas. El desarrollo continúa en la hembra hasta que se forma una fase larvaria provista de ganchos y entonces la larva se encierra en una cubierta. Después son liberadas y salen del huésped con las heces. Cuando los huevos son consumidos por el huésped intermediario (artrópodo), las larvas emergen y penetran en el hemocele. En esta fase la larva recibe el nombre de **acántor.** Para completar el ciclo biológico se requiere que el huésped intermediario sea a su vez comido por el huésped del gusano adulto.

Las 500 especies o más de acantocéfalos miden de 1,5 a 650 mm de longitud y parasitan diversos vertebrados, desde peces a mamíferos. Las larvas de los que parasitan huéspedes terrestres suelen desarrollarse en insectos, y las de los que parasitan vertebrados acuáticos se desarrollan en los crustáceos. Pueden dañar considerablemente la pared intestinal del huésped cuando se presentan en gran número. *Macracanthorhynchus hirudinaceus* es común en los cerdos y ocasional en el hombre; el macho mide de 50 a 100 mm por 3 a 5 mm, y la hembra de 100 a 650 mm por 4 a 10 mm. Su huésped intermediario es la larva del escarabajo de junio (ESCARABEIDOS), los cuales son a menudo comidos por los cerdos cuando están pastando.

Los ACANTOCÉFALOS se asemejan al tipo asquelmintos porque poseen una epidermis sincicial, una cutícula y una constancia nuclear. Se ha afirmado que tenían relación con los TURBELARIOS basándose en la estructura del sistema nervioso y en la presencia de protonefridios; resulta difícil determinar las verdaderas relaciones.

Clasificación

Tipo Acantocéfalos (Acanthocephala)
(véanse Características)

Orden 1. Arquiacantocéfalos (Archiacanthocephala). Las espinas de la probóscide son concéntricas; hay protonefridios; 2 sacos en el ligamento persistentes en las hembras; 8 glándulas del cemento en los machos; en huéspedes terrestres. *Gigantorhynchus,* en los osos hormigueros; *Macracanthorhynchus,* en los coleópteros y en los cerdos; *Moniliformis,* en los coleópteros y en los roedores.

Orden 2. Paleacantocéfalos (Palaeacanthocephala). Espinas de la probóscide en hileras radiales alternas; sin protonefridios; sacos del ligamento transitorios en las hembras; de ordinario 6 glándulas del cemento en los machos; principalmente en huéspedes acuáticos. *Leptorhynchoides,* en los anfípodos y peces; *Polymorphus,* en los crustáceos y aves acuáticas; *Acanthocephalus,* en los isópodos, peces y anfibios.

Orden 3. Eoacantocéfalos (Eocanthocephala). Espinas de la probóscide dispuestas radialmente; sin protonefridios; sacos del ligamento persistentes en las hembras; glándula del cemento sincicial con depósito de reserva; en huéspedes acuáticos. *Neoechinorhynchus,* en artrópodos acuáticos y peces.

Bibliografía

Baer, J. C. 1961. Acanthocéphales. *En* P.-P. Grassé, Traité de zoologie. París, Masson et Cie. Vol 4, fasc. 1, pp. 733-782, figs. 616-685.

Florkin, M., y **B. T. Scheer** (dirs.). 1969. Chemical zoology, Vol. 43, Echinodermata, Nematoda and Acanthocephala. New York, Academic Press, Inc., XX + 687 pp., ilus.

Hyman, L. H. 1951. Acanthocephala. *En* The invertebrates. Vol. 3, pp. 1-52, figs. 1-25. 1959. Vol. 5, p. 739.

Meyer, A. 1933. Acanthocephala. *En* Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, Akademische Verlagsgesselschaft Geest & Portig KG. Vol. 4, pt. 2, libro 2, sec. 2, pp. 333-582, ilus.

Ward, H. L. 1951; 1952. The species of Acanthocephala described since 1933. *Tenn. Acad. Sci. J.,* vol. 26, pp. 131-149; vol. 27, pp. 282-311.

20

Miscelánea de tipos

Mesozoos
Gnatostomúlidos
Priapúlidos
Briozoos
Forónidos
Braquiópodos
Entoproctos
Sipúnculos
Equiuros
Pentastómidos
Tardígrados
Pogonóforos
Onicóforos
Quetognatos
Hemicordados

Además de los tipos principales descritos en otros capítulos, existen otros grupos de animales pluricelulares que, con frecuencia, no son estudiados por los principiantes de zoología y que tienen menos importancia ecológica y menos cantidad de especies o individuos. Se describen aquí con el objeto de completar la descripción del Reino Animal. La mayor parte de estos animales son de agua salada, algunos de agua dulce y hábitats terrestres, y un grupo es parásito. Algunos son abundantes y comunes, mientras que otros son raros.

La mayoría de los tipos tratados en este capítulo son animales celomados que entran en una de las dos principales líneas de los celomados. Un grupo puede denominarse protostomas menores porque pertenece a la línea de los protostomas dentro de la evolución de los invertebrados. Comprenden los Sipunculoideos, Equiuroideos, Pentastómidos, Tardígrados, Onicóforos y Pogonóforos. El segundo grupo puede denominarse deuterostomas menores porque muestran los caracteres de esta línea. Están incluidos en este grupo los Hemicordados y Quetognatos. Finalmente hay un grupo que presenta una mezcla de rasgos de protostomas y de deuterostomas, pero que tienden a tener más características propias de los protostomas. Los tres tipos de este grupo están relacionados entre sí por poseer una corona tentacular ciliada denominada lofóforo y se denominan colectivamente lofoforados. Comprenden los tipos Briozoos, Forónidos y Braquiópodos. Los Enioproctos se sitúan cerca de este último grupo por motivos que se estudiarán más adelante. Los Priapuloideos constituyen un grupo enigmático de afinidad incierta. Los dos tipos restantes, Mesozoos y Gnatostomúlidos, son acelomados y difíciles de situar en cualquier esquema filogenético. Se estudian en primer lugar.

La existencia de pequeños tipos es una consecuencia lógica de la evolución: en el pasado se originaron y florecieron varios grupos. Algunos se extinguieron completamente, mientras que otros persisten con representación menos numerosa en los tiempos presentes. Los briozoos y los braquiópodos abundaron en los mares paleozoicos hace unos 200 millones de años y actualmente son menos abundante
como los rotífe
tos fósiles que
tipos existentes
a partir de la
de las formas

20-1 Mesozoo

Los Mesozoos
son organismos
gusano, que p
de todos los an
lógico muy co
de invertebrado
(fig. 20-1) son
fridios de los p
nominados **nem**
tud y están for
25 células somá
ra cada especie
axiales reprodu
anteriores form
repetida de las
metos, en los qu
que se desarroll
vermiformes qu
tor y se desarr
Por este proces
ción en los jóve
podo llega al es
nematógeno em
rente denominad
producen larvas
te **rombágenos.**
los rombágenos
desconoce el res

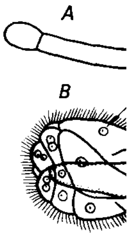


Fig. 20-
nemató

onóforos. El se-
euterostomas me-
res de esta línea.
Hemicordados y
grupo que pre-
rotostomas y de
tener más carac-
as. Los tres tipos
entre sí por po-
a denominada lo-
nente lofoforados.
Forónidos y Bra-
sitúan cerca de
que se estudiarán
s constituyen un
ierta. Los dos ti-
ostomúlidos, son
a cualquier esque-
primer lugar.
os es una conse-
en el pasado se
rupos. Algunos se
entras que otros
nos numerosa en
os y los braquió-
paleozoicos hace
tualmente son me-

nos abundantes. Las formas de cuerpo blando tales como los rotíferos o los foronídeos, no poseen restos fósiles que indiquen sus relaciones con otros tipos existentes, y estas relaciones se han deducido a partir de la embriología y morfología comparada de las formas vivientes.

Tipo Mesozoos

20-1 Mesozoos

Los Mesozoos (Gr. *mesos,* medio + *zôon,* animal) son organismos macizos, pequeños, de forma de gusano, que poseen la organización más sencilla de todos los animales pluricelulares y un ciclo biológico muy complicado. Todos son endoparásitos de invertebrados marinos. Los Diciemos *(Dicyema)* (fig. 20-1) son todos parásitos comunes en los nefridios de los pulpos y calamares. Los adultos, denominados **nematógenos,** alcanzan 7 mm de longitud y están formados por una capa externa de unas 25 células somáticas ciliadas (número constante para cada especie) que rodean a una o más células axiales reproductoras. Las ocho o nueve células anteriores forman un casquete polar. La escisión repetida de las células axiales produce células (agametos, en los que no se ha observado maduración) que se desarrollan asexualmente formando larvas vermiformes que luego se desprenden del progenitor y se desarrollan formando nuevos individuos. Por este proceso se crea rápidamente una población en los jóvenes cefalópodos. Cuando el cefalópodo llega al estado adulto, las células axiales del nematógeno empiezan a producir una larva diferente denominada **infusorígena.** Los mesozoos que producen larvas infusorígenas se llaman actualmente **rombágenos.** Las larvas infusorígenas salen de los rombágenos y del cefalópodo huésped, pero se desconoce el resto del ciclo biológico.

Los Ortonéctidos son parásitos raros de los tejidos y las cavidades de los gusanos planos, nemertinos, ofiuroideos y anélidos, y de una almeja. Se conocen unas 43 especies de mesozoos.

20-2 Características

1 Todos parásitos; simetría bilateral o ninguna.
2 Células en 2 capas, número constante en una especie; la capa interna es reproductiva, no digestiva.
3 Sin segmentación ni sistemas de órganos.
4 Ciclo biológico complejo, generaciones alternadas, sexuales y asexuales, posiblemente en huéspedes diferentes.

Los Mesozoos se parecen a algunos protozoos coloniales por poseer cilios externos durante gran parte de su ciclo biológico, por tener digestión intracelular, realizada por las células externas, y por poseer células reproductoras especiales (como en *Volvox).* Sus dos capas celulares, en cambio, no son comparables al ectodermo y al endodermo de los Metazoos y carecen de cavidad digestiva interna. Cabe admitir que sean intermedios entre los protistas y los pluricelulares o bien que constituyan formas degeneradas relacionadas posiblemente con los Platelmintos. Se han considerado parecidos a la larva plánula de los cnidarios. Su posición taxonómica es incierta.

Clasificación

Tipo Mesozoos (Mesozoa)
(véase antes)

Clase 1. Diciemos (Dicyema).

Forma usual (nematógeno) hasta 7 mm de longitud; cuerpo alargado, de simetría bilateral; una célula interna.

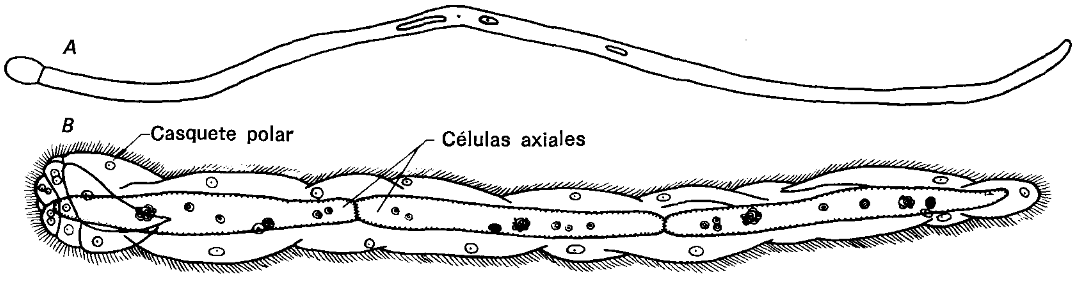


Fig. 20-1 **Tipo MESOZOOS.** *Dicyema. A.* Esquema de un individuo adulto, 3 mm de longitud. *B.* Fase nematógena joven, 0,4 mm. (*Adaptado de McConnaughey,* 1949.)

Orden 1. Diciémidos (Dicyemida). Adultos ciliados sobre toda la superficie. *Dicyema.*

Orden 2. Heterociémidos (Heterocyemida). Adultos sin cilios. *Conocyema, Microcyema.*

Clase 2. Ortonéctidos (Orthonectida).

Las formas sexuales miden menos de 1 mm de longitud; el cuerpo del adulto es un plasmodio plurinucleado con células internas reproductoras. *Rhopalura.*

Bibliografía

Grassé, P.-P. 1961. Traité de zoologie. Vol. 4, Fasc. 1, pp. 693-729, figs. 588-615.

Hyman, L. H. 1940. Mesozoa. *En* The invertebrates. Vol. 1, pp. 233-247, figs. 68-71. 1959. Vol. 5, pp. 713-715.

McConnaughey, B. H. 1949. Mesozoa of the family Dicyemidae from California. *Univ. Calif. Berkeley Publ. Zool.*, vol. 55, pp. 1-34, 7 láms.

———, 1951. The life cycle of the dicyemid Mesozoa, *Ibid.*, pp. 295-335, 13 figs.

Stunkard, H. W. 1954. The life history and systematic relations of the mesozoa.

———. 1972. Clarification of taxonomy in the Mesozoa. *Syst. Sys. Zool.*, vol. 21, pp. 210-214.

Tipo Gnatostomúlidos

20-3 Los Gnatostomúlidos

Los GNATOSTOMÚLIDOS (Gr. *gnath,* mandíbula + *stoma,* boca) es el tipo más recientemente descrito. Estos animales son organismos cilíndricos, vermiformes, a menudo semitransparentes, cuyo tamaño oscila desde unos pocos cientos de micrómetros hasta 1 mm (fig. 20-2).

20-4 Características

1 Superficie externa completamente ciliada; cada célula con un solo cilio.
2 Faringe muscular con mandíbulas pares y una placa basal cuticularizada.
3 Sin ano.
4 Hermafroditas.
5 Simetría bilateral.

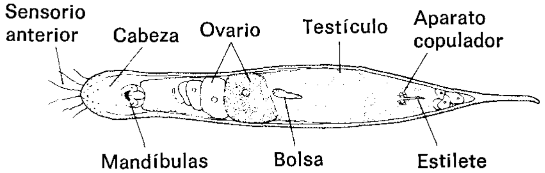


Fig. 20-2 **Tipo GNATOSTOMÚLIDOS.** *Gnathostomula.* Esquema de un individuo adulto, aproximadamente 1 mm. (*Adaptado de Kersteuer,* 1969.)

20-5 Historia natural

Los gnatostomúlidos tienen un cuerpo completamente ciliado en el que cada célula epidérmica lleva un solo cilio, un sistema sensorial de largos cilios rígidos anteriormente, una boca ventral reforzada por placas cuticulares provistas de dientes, y la presencia, en la cavidad bucal, de mandíbulas que van desde el tipo simple de pinzas hasta tipos complejos con numerosos dientes. Estos animales tienen un sistema digestivo consistente en grandes células que rodean una cavidad pero carecen de ano. Los gnatostomúlidos son hermafroditas y poseen un sistema reproductor complicado. El sistema nervioso es sencillo y está situado debajo de la epidermis. Hay una concentración de tejido nervioso junto al extremo anterior. No hay sistema circulatorio, pero recientemente se ha encontrado un sistema excretor. El sistema muscular consta de un grupo par de fibras longitudinales situadas por debajo de una fina capa de músculos circulares. Los huevos son expulsados a través de la pared del cuerpo, el desarrollo tiene lugar en el ambiente externo, y los animales salen del huevo con la forma del adulto pero sin ciertas estructuras adultas tales como las mandíbulas, que se adquieren con el desarrollo posterior.

Los gnatostomúlidos son casi únicos entre los animales metazoos por el hecho de que son primariamente habitantes de ambientes marinos anaeróbicos con barro o arena y barro, donde probablemente se alimentan de bacterias y hongos. Parece que en tales áreas son muy abundantes. La distribución geográfica del tipo va desde los trópicos hasta las regiones polares.

Los gnatostomúlidos parece que están estrechamente emparentados con los platelmintos, con los que comparten caracteres tales como la falta de ano, epidermis ciliada, boca ventral y sistema reproductor hermafrodita y complejo. No obstante, también se consideran muy afines a los rotíferos y gastrotricos, con los que comparten caracteres de

---

la estructura fa
mente es prefe
debido a la mez

Tipo Gnatostc

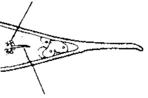
Orden 1. Filo
tema reproducto
cuerpo muy ala

Orden 2. Bu
Sistema reprodu
te con vagina;
thiella, Gnathost

Ax, P. 1956. Die
Wurmgruppe a
Wiss. Lit. Ma
530-562.
———. 1960. D
stypen im Tie
Wittenberg, A.
Riedl, R. J. 1969.
ence, vol. 163,
Sterrer, W. 1971.
Vie et Milieu,
———. 1971. Gn
J. S. Gray (dirs
fauna. Smithso
———. 1974. Gn
S. Pearse (dirs
brates. Nueva
———. 1972. Sy
Gnathostomulid

20-6 Los Priapú

Son seres cilíndri
rillos o pardos,
habitan el barro
poco profundas d
el norte, y desde



:hostomula. Esque-
nte 1 mm. (Adap-

ıerpo completa-
·lula epidérmica
ısorial de largos
boca ventral re-
'istas de dientes,
l, de mandíbulas
inzas hasta tipos
Estos animales
tente en grandes
pero carecen de
mafroditas y po-
icado. El sistema
debajo de la epi-
e tejido nervioso
' sistema circula-
ıcontrado un sis-
lar consta de un
situadas por de-
)s circulares. Los
la pared del cuer-
ambiente externo,
:on la forma del
adultas tales co-
eren con el desa-

únicos entre los
le que son prima-
; marinos anaeró-
, donde probable-
y hongos. Parece
ıdantes. La distri-
lesde los trópicos

ue están estrecha-
telmintos, con los
como la falta de
ıtral y sistema re-
lejo. No obstante,
ıes a los rotíferos
ırten caracteres de

la estructura faríngea y cerdas sensoriales. Actualmente es preferible considerarlos un tipo aparte debido a la mezcla de caracteres que presenta.

Clasificación

Tipo Gnatostomúlidos (Gnathostomulida)

Orden 1. Filospermoideos (Filospermoidea). Sistema reproductor carente de vagina, bolsa y pene; cuerpo muy alargado. *Hapagnatha, Pterognathia.*

Orden 2. Bursovaginoideos (Bursovagionoidea). Sistema reproductor con bolsa y pene y generalmente con vagina; cuerpo más corto y recio. *Agnathiella, Gnathostomula, Austrognathia.*

Bibliografía

Ax, P. 1956. Die Gnathostomulida, eine rätselhafte Wurmgruppe aus dem Meeressand. *Abhandl. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Math.-Naturw. Kl.*, Núm. 8, pp. 530-562.

———. 1960. Die Entdeckung neuer Organisation stypen im Tierreich. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg, A. Ziemsen Verl. 116 pp.

Riedl, R. J. 1969. Gnathostomulida from America. *Science*, vol. 163, pp. 445-452.

Sterrer, W. 1971. On the biology of Gnathostomulida. *Vie et Milieu*, Supl., vol. 22, pp. 493-508.

———. 1971. Gnathostomulida. *En* N. C. Hulings y J. S. Gray (dirs.), A manual for the study of meiofauna. Smithsonian Cont. Zoology, núm. 76.

———. 1974. Gnathostomulida. *En* A. C. Giese y J. S. Pearse (dirs.). Reproduction of marine invertebrates. Nueva York, Academic Press, Inc.

———. 1972. Systematic and evolution within the Gnathostomulida. *Syst. Zool.*, vol. 21, pp. 151-173.

Tipo Priapúlidos

20-6 Los Priapúlidos

Son seres cilíndricos, vermiformes (fig. 20-3), amarillos o pardos, de hasta 15 cm de longitud, que habitan el barro o la arena en el fondo de aguas poco profundas desde Boston y la costa belga hacia el norte, y desde la Patagonia por el sur hasta la Antártida. Unos pocos viven hasta 460 m de profundidad. Algunos han sido extraídos del barro del fondo de Tomales Bay, en California, a 18 m de profundidad. Viven en el barro pero pueden minar y dejar montoncitos de arena en el fondo. Sólo se conocen 8 especies.

20-7 Características

1 Simetría bilateral, tres capas germinativas, sin segmentación.
2 Cuerpo cilíndrico y carnoso, que comprende una probóscide anterior retráctil con hileras longitudinales de espinas y papilas, un tronco con anillos y repliegues superficiales y, generalmente, una o dos prolongaciones posteriores provistas de excrecencias blandas y huecas parecidas a branquias.
3 Pared del cuerpo blanda, constituida por una cutícula externa, epidermis y músculos circulares y longitudinales.
4 Tubo digestivo recto, con faringe muscular, intestino de pared delgada y ano terminal.
5 Espacio del cuerpo grande, posiblemente eucelomado, indiviso, conectando con las excrecencias posteriores, tapizado por una delgada membrana y lleno de un líquido que contiene células redondeadas.
6 Dos órganos excretores (protonefridios) que conectan con los conductos sexuales.

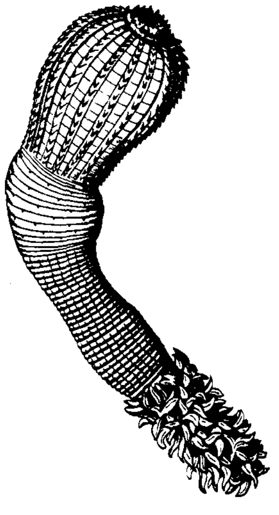


Fig. 20-3 Tipo PRIAPÚLIDOS. *Priapulus,* forma externa x 1 ½. *(De Wolcott, Animal biology.)*

7 Sistema nervioso subepitelial, con un anillo alrededor de la boca (sin ganglio dorsal) y un cordón nervioso ventral con ganglios.
8 Sexos separados, un par de gónadas.
9 Fase larvaria dentro de una cápsula.

Poco se sabe acerca de la biología de los priapúlidos aparte que se trata de depredadores de movimientos lentos que se alimentan de gusanos poliquetos bénticos a los que capturan con las espinas de su probóscide evaginable (introverso). Aunque tienen una forma larvaria muy semejante a un rotífero, la secuencia completa de los acontecimientos del desarrollo biológico no ha sido nunca descrita. Se ignora cómo se forma la cavidad del cuerpo, y el grupo ha sido incluido con diversos tipos. Los priapúlidos presentan muchos caracteres en común con el grupo asquelminto de los pseudocelonados (nematodos, quinorrincos, rotíferos y gastrotricos), entre los que se incluyen la cutícula, la probóscide evaginable como los quinorrincos y una forma larvaria semejante a los rotíferos. Carece de la constancia celular que muestran la mayoría de los asquelmintos y tienen tejidos celulares en lugar de la distribución sincicial común a la mayor parte de los asquelmintos. Si se mantiene la idea reciente de que la cavidad del cuerpo es un celoma verdadero, estarían más alejados de los asquelmintos de lo que los caracteres morfológicos sugieren. El grupo se incluye aquí provisionalmente debido a la incertidumbre existente con respecto a su cavidad del cuerpo.

Bibliografía

Baltzer, F. 1931. Priapulida. *En* W. Kükenthal, Handbuch der Zoologie. Vol. 2, pt. 2, sec. 9, pp. 1-14, 14 figs.
Hyman, L. H. 1951. Priapulida. *En* The invertebrates. Vol. 3, pp. 183-197, figs. 87-92.
Shapeero, W. L. 1961. Phylogeny of the Priapulida. Science, vol. 113, pp. 879-880.
Van der Land, J. 1970. Systematics, zoogeography and ecology of the Priapulida. Zool. Verhandelingen. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden, núm. 112, 118 pp., 4 láms., 89 figs.

Lofoforados

Los tres tipos que constituyen los lofoforados son morfológicamente muy diferentes en estado adulto, pero comparten un rasgo anatómico común: el lofóforo. El **lofóforo** es un pliegue anterior de la pared del cuerpo que rodea a la boca y que está provisto de tentáculos huecos y ciliados. Las partes huecas de los tentáculos son prolongaciones del celoma. Además del lofóforo característico, todos estos animales carecen de una cabeza bien definida y son sésiles. Los lofoforados son un enigma, ya que por su embriología tienden a presentar una mezcla de caracteres propios de los protostomas y de los deuterostomas. Los caracteres de los protostomas tienden a dominar; las larvas son trocóforas modificadas en los forónidos y briozoos, y la boca deriva del blastóporo en los forónidos y braquiópodos, pero en los tres tipos el modelo de segmentación tiende a ser radial en vez de espiral, lo cual es un carácter de los deuterostomas. Los braquiópodos presentan también la formación de un mesodermo enterocélico. Debido a esta mezcla de caracteres, la inclusión de estos tipos en cualquier filogenia resulta difícil. Se les suele considerar cercanos al tronco básico a partir del cual se originaron los protostomas y deuterostomas.

Tipo Briozoos (animales musgo)

20-8 Los Briozoos

Muchos briozoos (Gr. *bryon,* musgo + *zôon,* animal) son pequeñas colonias en forma de penacho, adheridas a objetos sumergidos en aguas poco profundas. Es el mayor y más abundante de los tipos lofoforados. Todos son coloniales, con individuos muy pequeños. Algunos tienen aspecto de hidroides o corales, pero su estructura interna es mucho más avanzada. Su forma les ha valido el nombre de «animales musgo» y «zoófitos» (animales semejantes a plantas), y la gran cantidad de individuos que forman una colonia les dio el nombre de Polizoos (Gr. *poly,* muchos). Algunos zoólogos utilizan el término Ectoproctos para los Briozoos, puesto que los Entoproctos (pár. 20-18) se separaron de los Briozoos. La mayor parte de los briozoos son cespitosos y otros forman delgadas incrustaciones sobre las rocas, conchas o algas. Todos los miembros del tipo son acuáticos, y la mayoría de ellos son marinos, pero un orden está restringido a las aguas dulces (fig. 20-4). Los briozoos se hallan a menudo entre las algas marinas que son prensadas y secadas por los aficionados en la costa. Están ampliamente distribuidos como organismos incrustan-

Boca
Ano
Intestino
Estó-
mago
Gónada
C

Fig. 20-4 Tipo BR
lla. A. Colonia, t
de una colonia, m
tendidos y contr
colonia entera es

tes. Algunos br
lofoforados po
consta de difer
zados para las
La mayoría c
en rocas del O
especies vivient
del Paleozoico.
formación de rc
chas de las espe
lógico de existe
geográfica; por
correlaciones e
objeto tienen in
de los testigos e
en busca de pet

20-9 Caracterí

1 Simetría bilat
minativas.
2 Coloniales, in
una cámara s
limórficos.
3 Tubo digestiv
rodeada por
tentáculos cili
lofóforo.
4 Celoma bien
marinas) o en
ganos circulat
5 Sin nefridios.

ınterior de la pa-
a y que está pro-
ados. Las partes
olongaciones del
acterístico, todos
ıeza bien definida
n un enigma, ya
a presentar una
los protostomas
cteres de los pro-
larvas son trocó-
los y briozoos, y
n los forónidos y
ıpos el modelo de
en vez de espiral,
euterostomas. Los
la formación de
ıido a esta mezcla
ıtos tipos en cual-
les suele conside-
partir del cual se
ıterostomas.

ınimales musgo)

nusgo + *zôon*, ani-
forma de penacho,
en aguas poco pro-
ndante de los tipos
les, con individuos
ıspecto de hidroides
:erna es mucho más
ılido el nombre de
(animales semejan-
d de individuos que
ıombre de POLIZOOS
zoólogos utilizan el
Briozoos, puesto que
se separaron de los
e los briozoos son
gadas incrustaciones
ıs. Todos los miem-
la mayoría de ellos
stá restringido a las
)riozoos se hallan a
s que son prensadas
n la costa. Están am-
rganismos incrustan-

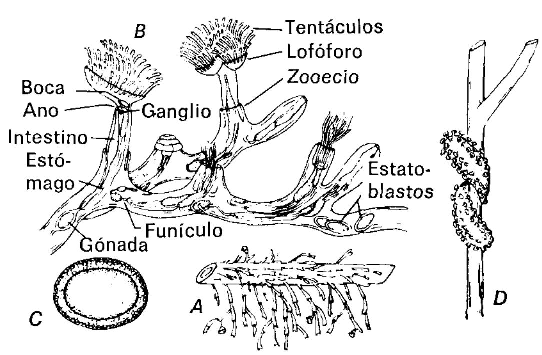


Fig. 20-4 Tipo BRIOZOOS. Briozoos de agua dulce. *Plumatella. A.* Colonia, tamaño natural, sobre una ramita. *B.* Parte de una colonia, muy aumentada, que muestra individuos extendidos y contraídos. *C.* Estatoblasto. *D. Cristatella,* la colonia entera es de vida libre. (*Según Allman,* 1856.)

tes. Algunos briozoos marinos son únicos entre los lofoforados porque son polimorfos. Cada colonia consta de diferentes formas o individuos especializados para las diferentes funciones.

La mayoría de los órdenes de briozoos aparecen en rocas del Ordoviciense. Se conocen unas 4000 especies vivientes y una cantidad mayor a partir del Paleozoico. Sus esqueletos contribuyeron a la formación de rocas calizas en muchos estratos. Muchas de las especies tuvieron un corto período geológico de existencia pero una amplia distribución geográfica; por ello resultan útiles para establecer correlaciones entre estratos geológicos. Con este objeto tienen importancia económica en el estudio de los testigos extraídos en los sondajes realizados en busca de petróleo.

20-9 Características

1 Simetría bilateral, sin segmentación, 3 capas germinativas.
2 Coloniales, individuos diminutos, cada uno en una cámara separada (zooecio); algunos son polimórficos.
3 Tubo digestivo completo, en forma de U; boca rodeada por un lofóforo retráctil provisto de *tentáculos ciliados;* el ano se abre por fuera del lofóforo.
4 Celoma bien desarrollado en dos partes (formas marinas) o en tres (formas de agua dulce), sin órganos circulatorios ni respiratorios.
5 Sin nefridios.
6 Un ganglio nervioso entre la boca y el ano.
7 Sexos generalmente unidos, las gónadas desarrolladas a partir del peritoneo; óvulos fecundados en el celoma o externamente y desarrollados por lo común en un zooecio modificado denominado ooecio, entre los tentáculos, en el celoma o en una parte del individuo reproductor; la larva es una trocófora; colonias formadas por gemación asexual y también por estatoblastos en las especies de agua dulce.

20-10 Estructura e Historia natural

Bugula es un briozoo común que crece en forma de penachos ramificados de color pardo o púrpura, de 5 a 8 cm de longitud, adherido a objetos sumergidos en aguas poco profundas (fig. 20-5). Cada «rama» comprende numerosos individuos de menos de 1 mm de longitud, estrechamente unidos formando cuatro hileras longitudinales. Un individuo, o **zooide,** consiste en una cámara tubular quitinosa, o **zooecio,** que tiene dentro las partes blandas vivas, o **polípido.** Muchos briozoos marinos son polimorfos. En *Bugula* los zooecios de los zooides típicos con lofóforos tienen en su parte externa zooides más pequeños y muy modificados que reciben el nombre de **avicularios.** Un aviculario tiene la forma de una cabeza de ave, con mandíbulas que se abren y cierran rápidamente para impedir que pequeños animales se fijen sobre ellos. El extremo anterior, o **introverso,** del polípido vivo, es una cresta redondeada, o **lofóforo,** provisto de un círculo de **tentáculos** delgados, huecos, flexibles y ciliados. El lofóforo tiene forma de U en los briozoos de agua dulce, es circular en los briozoos marinos. Los cilios de los tentáculos crean una corriente de agua que entra por la parte superior del círculo de tentáculos y sale entre los tentáculos. La corriente y los cilios arrastran hacia la boca organismos microscópicos que sirven de alimento. El lofóforo puede contribuir también a la respiración. El lofóforo y partes asociadas del polípido pueden retraerse con rapidez en el zooecio mediante la acción del gran **músculo retractor** (fig. 20-5). Para proyectar el introverso hacia fuera, el briozoo contrae otros músculos, denominados **músculos parietales,** que actúan aumentando la presión del líquido celómico, y de este modo se evagina el introverso hidráulicamente.

El **tubo digestivo** es completo, con un revestimiento parcialmente ciliado y fibras musculares que permiten el desplazamiento del alimento por

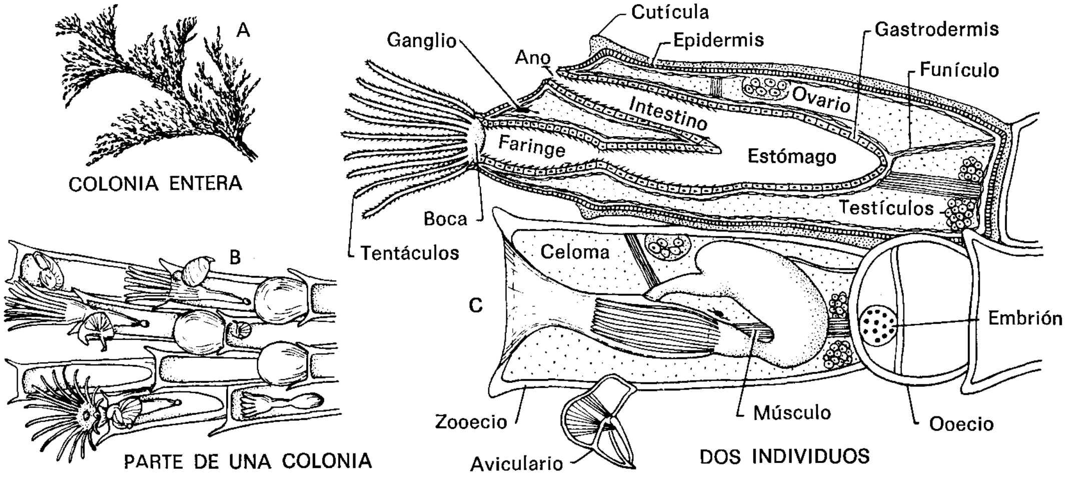


Fig. 20-5 Tipo BRIOZOOS. Estructura de *Bugula*. *A*. Colonia entera, tamaño natural. *B*. Parte de una colonia, aumentada. *C*. Dos individuos en sección longitudinal, el superior extendido y el inferior contraído.

peristalsis. Comprende la boca entre los **tentáculos,** una **faringe** amplia, un **esófago** delgado, un **estómago** ensanchado en forma de U o V y un **intestino** delgado que conduce al **ano,** que se abre justamente por fuera del lofóforo. La región dorsal está muy reducida, de modo que la boca y el ano están muy juntos. No hay órganos circulatorios ni respiratorios ni excretores. La cavidad del cuerpo es un celoma verdadero dividido por septos y lleno de un líquido que contiene celomacitos. La respiración tiene lugar por toda la superficie del cuerpo y el líquido celómico funciona como sistema circulatorio. Los celomacitos del líquido celómico engloban el material de desecho. Algunos briozoos poseen un **ganglio nervioso** inmediatamente por debajo del lofóforo, con fibras que van a los tentáculos y a otros lugares del cuerpo. La epidermis de la pared del cuerpo secreta el **zooecio.** En algunas circunstancias el lofóforo y el tubo digestivo pueden degenerar en un individuo. En este caso, la pared del cuerpo produce un polípido nuevo.

Bugula es monoico; tanto los ovarios como los espermarios se desarrollan a partir del revestimiento celómico, y los óvulos y los espermatozoides son descargados en el celoma. Los huevos se desarrollan en la mayoría de los briozoos marinos. En *Bugula,* el desarrollo tiene lugar en una cámara externa especial denominada **ooecio.** Los huevos abandonan el celoma a través de un celomaporo, mientras que los espermatozoides lo abandonan a través de los poros de los ápices de los tentáculos. Cada huevo se convierte en una larva ciliada semejante a una trocófora que es expulsada al mar presta para fijarse, con el extremo apical hacia abajo, como una **ancéstrula,** y fundar una nueva colonia por gemación asexual. Los individuos tienen una vida corta: degeneran en unas pocas semanas y luego se regeneran por completo.

20-11 Otros Briozoos

Los zooides mayores no exceden de 3 mm de longitud por 1 mm de diámetro, y muchos son diminutos. Según las especies el zooecio puede ser tubuloso, cónico o en forma de urna, y de ordinario es calcáreo o quitinoso. Los cilindros gelatinosos de *Alcyonidium* tienen de 60 a 90 cm de longitud. Algunos briozoos *(Penetrantia)* horadan las conchas de los moluscos y percebes. Las formas de agua dulce (FILACTOLEMADOS) producen grandes cámaras gelatinosas que tienen los zooides en la superficie y poseen un método especial de reproducción asexual que les permite sobrevivir cuando las condiciones son desfavorables. Yemas internas, llamadas **estatoblastos,** se forman en el funículo y quedan encerradas en una cubierta quitinosa. Cuando la colonia originaria muere y se descompone, quedan libres en el agua, flotando o hundiéndose; pueden sobrevivir a las heladas y a la desecación y producir luego nuevas colonias. Los briozoos de agua dulce (por ejemplo, *Paludicella*) pueden de-

---

sarrollarse en
tidad tal que

Tipo Briozoc

Polizoos (Po
véanse Caract

Clase 1. Filac

Lofóforo en fc
ga sobre la bc
lonias monom
estatoblasto cc
en aguas dulce
da o reptante;
puestos sobre l
zooecios; *Cris*
tinosa de 25 c

Clase 2. Gimn

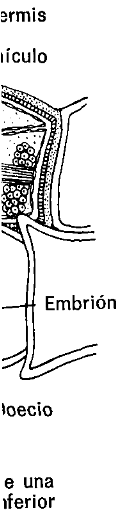
Lofóforo circu
boca; pared d
menudo polim
palmente mari
yoría de las fo

Orden 1. Ct
quitinosos o g
mismo diámet
un pliegue flex
está provisto d
formando incru
Ordoviciense a
tia, marinos; *l*

Orden 2. Qu
quitinosos o ca
rios; suele hal
Bugula, Menip
Membranipora,
y sargazos.

Clase 3. Esteno

Zooecios tubul
sin opérculo; l



a larva ciliada
es expulsada al
extremo apical
ı, y fundar una
xual. Los indi-
generan en unas
in por completo.

de 3 mm de lon-
nuchos son dimi-
:io puede ser tu-
a, y de ordinario
ndros gelatinosos
) cm de longitud.
horadan las con-
s. Las formas de
ducen grandes cá-
zooides en la su-
ecial de reproduc-
evivir cuando las
emas internas, lla-
en el funículo y
a quitinosa. Cuan-
y se descompone,
lo o hundiéndose;
y a la desecación
s. Los briozoos de
icella) pueden de-

sarrollarse en las cañería de agua, a veces en cantidad tal que las obstruyen.

Clasificación

Tipo Briozoos (Bryozoa)

Polizoos (Polyzoa) o Ectoproctos (Ectoprocta); véanse Características)

Clase 1. Filactolemados (Phylactolaemata).

Lofóforo en forma de U; un labio (epistoma) cuelga sobre la boca; pared del cuerpo muscular; colonias monomorfas; el huevo de invierno es un estatoblasto con una cubierta quitinosa. Reciente, en aguas dulces. *Plumatella,* colonia muy ramificada o reptante; *Pectinatella,* los zooides están expuestos sobre la superficie de la masa gelatinosa de zooecios; *Cristatella mucedo,* masa reptante gelatinosa de 25 cm de longitud, en las charcas.

Clase 2. Gimnolemados (Gymnolaemata).

Lofóforo circular; no hay labio colgante sobre la boca; pared del cuerpo sin músculos; colonias a menudo polimorfas; zooecios complejos; principalmente marinos; incluye muchos fósiles y la mayoría de las formas vivientes.

Orden 1. Ctenostomas (Ctenostomata). Zooecios quitinosos o gelatinosos, no calizos; orificio del mismo diámetro que el zooecio y cerrado por un pliegue flexible de la pared del cuerpo, el cual está provisto de pliegues. Las colonias son bajas, formando incrustaciones sobre las rocas o conchas. Ordoviciense a Reciente. *Alcyonidium, Penetrantia,* marinos; *Paludicella,* en las aguas dulces.

Orden 2. Quilostomas (Cheilostomata). Zooecios quitinosos o calizos, en forma de caja, con aviculares; suele haber opérculo: Jurásico a Reciente. *Bugula, Menipea,* colonias formando penachos; *Membranipora,* colonias incrustantes sobre quelpos y sargazos.

Clase 3. Estenolemados (Stenolaemata)

Zooecios tubulares, calizos; aberturas terminales; sin opérculo; los embriones en grandes ovocélulas. Cámbrico superior a Reciente. †*Archaeotrypa,* Cámbrico superior; *Crisia, Tubulipora,* marinos.

Bibliografía

Bassler, R. S. 1953. Bryozoa. *En* R. C. Moore (dir.), Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence, Kansas, Geological Society of America. Pt. G. 253 pp., 175 figs.

Hyman, L. H. 1959. Phylum Ectoprocta. *En* The invertebrates. Vol. 5, pp. 275-515, figs. 98-182.

Larwood, G. P. (dir.). 1973. Living and fossil Bryozoa. Nueva York, Academic Press, Inc. XVII + 634 pp., ilus.

Osburn, R. C. 1950. Bryozoa of the Pacific coast of America, pt. 1, Cheilostomata-Anasca. *Allan Hancock Pacific Expeditions,* vol. 14, pp. 1-269, 29 láminas; 1952, parte 2, Cheilostomata-Ascophora, vol. 14. pp. 270-611, 64 láms.; 1953, parte 3, Cyclostomata, Ctenostomata, Entoprocta, and addenda, vol. 14, pp. 612-841, 82 láms.

Rogick, M. D. 1959. Bryozoa. *En* W. T. Edmondson (dir.), Ward and Whipple, Fresh-water biology. 2.ª ed. Pp. 495-507, 17 figs.

Ryland, J. S. 1970. Bryozoans. Londres, Hutchinson University Library. 199 pp., ilus.

Tipo Forónidos

20-12 Los Forónidos

Son organismos alargados, vermiformes y sedentarios que habitan en el fondo de mares poco profundos. Pueden hallarse aislados o agrupados, pero no forman colonias. Cada individuo se aloja por separado en un tubo secretado por él mismo; este tubo es quitinoso, de textura correosa o membranosa, y de él salen los tentáculos, que se extienden para capturar el alimento (figura 20-6). Algunas de las 15 o más especies miden menos de 1 mm de longitud, pero *Phoronopsis viridis,* de la costa del Pacífico, crece hasta 20 cm o más, con tubos que alcanzan 20 a 45 cm de longitud.

20-13 Características

1 Simetría bilateral, 3 capas germinativas, sin segmentación.
2 Cuerpo cilíndrico, coronado por un lofóforo que es una doble espiral, provisto de 20 a 500 o más tentáculos huecos y ciliados dispuestos en dos

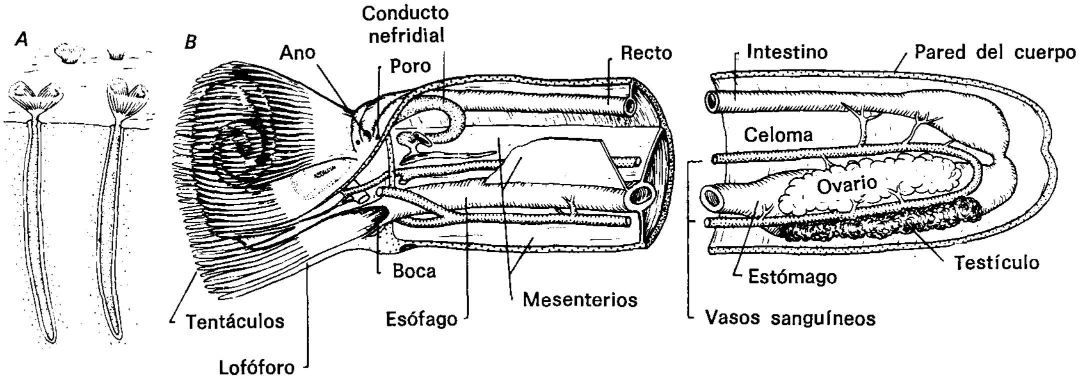


Fig. 20-6 **Tipo FORÓNIDOS.** *Phoronis. A.* Grupo de individuos en la disposición que tienen cuando están vivos, en la arena o el barro del fondo en aguas poco profundas, cada individuo dentro de un tubo excavado por él mismo. *B.* Estructura interna, aumentada y en parte esquemática; lado izquierdo del lofóforo y pared del cuerpo levantados; sólo se representa parte del mesenterio lateral izquierdo. (*Según Benham,* 1889.)

hileras que están unidas por sus bases formando una cresta.

3 Pared del cuerpo formada por cutícula, epidermis, músculos circulares (capa) y músculos longitudinales (haces).

4 Tubo digestivo en forma de U, la boca dentro del lofóforo y el ano fuera de él.

5 El celoma ocupa todo el cuerpo y se extiende al interior de los tentáculos, y está lleno de líquido.

6 Sistema circulatorio cerrado, formado por 2 troncos que se contraen longitudinalmente, con ramas laterales en el cuerpo y vasos hacia las bases de los tentáculos; en la sangre hay corpúsculos que contienen hemoglobina.

7 No hay órganos respiratorios.

8 Dos nefridios ciliados que se abren cerca del ano.

9 Tejido nervioso debajo de la epidermis, un anillo alrededor de la boca y fibras (algunas gigantes) hacia las diversas partes del cuerpo.

10 Sexos unidos, las gónadas (testículos, ovarios) se desarrollan junto a los vasos sanguíneos a partir del peritoneo, los gametos son liberados en el celoma y expulsados a través de los nefridios; la larva (actinotroca) se parece a una trocófora.

20-14 Historia natural

Los forónidos se alimentan, como los demás lofoforados, extendiendo sus tentáculos recubiertos de moco en la columna de agua, en la que los cilios de los tentáculos producen una corriente descendente entre las hileras de tentáculos. El moco de los tentáculos o los surcos existentes entre las hileras de tentáculos atrapan a los organismos planctónicos, que son transportados hasta la boca. Cuando estos animales quedan al descubierto por la marea baja o son molestados se esconden dentro de sus tubos. El lofóforo, si se rompe, puede regenerarse. El cuerpo y los tentáculos de las diversas especies son rojos, anaranjados o verdes, y, cuando son numerosos, pueden dar una coloración brillante al fondo del mar. En Nápoles las colonias de *Phoronis hippocrepia* forman con sus tubos entrelazados, una red de 5 a 8 cm de espesor sobre los postes sumergidos.

Los forónidos son más avanzados que los briozoos porque poseen un sistema circulatorio y un sistema excretor, una dotación de órganos necesaria en un animal de este tamaño. Al igual que los briozoos, los forónidos descargan los gametos en el celoma y de allí son expulsados a través de los nefridios. La fecundación es externa, pero los huevos y embriones pueden desarrollarse en el lofóforo. La forma resultante es una larva característica denominada **actinotroca,** que posteriormente se fijará y dará lugar a un adulto.

Bibliografía

Benham, W. B. 1889. The anatomy of *Phoronis australis. Quart. J. Microscop. Sci. n. s.,* vol. 30, pp. 125-158. láms. 10-13.

Cori, C. J. 1937.
Handbuch der
5-138, figs. 82-
Dawydoff, C., y
P.-P. Grassé, 1
1008-1053, figs
Emig, C. C. 1977
vol. 17, pp. 21
Hyman, L. H. 19
Vol. 5, pp. 228

20-15 Los Braç

Tienen una ser
bivalvos porque
dos valvas, pero
de laterales com
dos han habitac
abundó la vida
chas son fósiles
los estratos roco
para correlacion
456 géneros de
mesozoicas; los
tes no son más q
en otro tiempo
Se han descrito
género viviente
mo era en el Or
de años; posibl
viente más anti
vientes son ma
están fijos en el
cuentran en agı
conchas oscila e
fósiles tenían 38
(L. *brachio,* bra
lofóforo que hay
vulgar inglés *la*
con una lámpar

20-16 Caracterí

1 Simetría bilat
germinativas.

2 Concha extern
les, generalme
la fijación.

del cuerpo
estículo

uando
tro de
; lado
nterio

corriente descen-
los. El moco de
es entre las hile-
rganismos planc-
ta la boca. Cuan-
bierto por la ma-
onden dentro de
npe, puede rege-
s de las diversas
verdes, y, cuando
loración brillante
colonias de *Pho-*
; tubos entrelaza-
sor sobre los pos-

dos que los brio-
circulatorio y un
de órganos nece-
año. Al igual que
argan los gametos
sados a través de
externa, pero los
esarrollarse en el
; una larva carac-
a, que posterior-
a adulto.

Bibliografía

of *Phoronis austra-*
s., vol. 30, pp. 125-

Cori, C. J. 1937. Phoronidea. *En* W. Kükenthal y otros, Handbuch der Zoologie. Vol. 3, pt. 2, sec. 5, pp. 5-138, figs. 82-151.

Dawydoff, C., y **P.-P. Grassé.** 1959. Phoronidiens. *En* P.-P. Grassé, Traite de zoologie. Vol. 5, fasc. 1, pp. 1008-1053, figs. 835-875, 1 lám. en color.

Emig, C. C. 1977. Embriology of Phoronida. *Am. zool.*, vol. 17, pp. 21-37.

Hyman, L. H. 1959. Phoronida. *En* The invertebrates. Vol. 5, pp. 228-274, figs. 82-97.

Tipo Braquiópodos

20-15 Los Braquiópodos

Tienen una semejanza externa con los moluscos bivalvos porque poseen una concha externa con dos valvas, pero éstas son dorsal y ventral en lugar de laterales como en los moluscos. Los braquiópodos han habitado en el fondo del mar desde que abundó la vida animal en el Cámbrico. Sus conchas son fósiles muy extendidos y abundantes en los estratos rocosos de origen marino, y son útiles para correlacionar tales depósitos. Se conocen unos 456 géneros de las rocas paleozoicas y 177 de las mesozoicas; los 68 géneros y 260 especies vivientes no son más que lo que queda de las que vivieron en otro tiempo y que ahora están extinguidas. Se han descrito unas 30 000 especies fósiles. El género viviente *Lingula* no es muy diferente de como era en el Ordoviciense, hace unos 400 millones de años; posiblemente es el género de animal viviente más antiguo. Todos los braquiópodos vivientes son marinos, solitarios, y, de ordinario, están fijos en el fondo; en su mayor parte se encuentran en aguas templadas. El tamaño de las conchas oscila entre 5 mm y 7,5 cm, pero algunos fósiles tenían 38 cm de anchura. El nombre del tipo (L. *brachio,* brazo + Gr. *pous,* pie) se refiere al lofóforo que hay dentro de la concha, y el término vulgar inglés *lamp shell* se refiere a su semejanza con una lámpara de aceite romana.

20-16 Características

1 Simetría bilateral, sin segmentación, tres capas germinativas.
2 Concha externa, valvas dorsal y ventral desiguales, generalmente con un pedúnculo carnoso para la fijación.
3 Boca precedida de un lofóforo ancho, con dos ramificaciones; tubo digestivo con o sin ano.
4 Celoma bien desarrollado, lleno de líquido; sistema circulatorio abierto; sangre inodora, con celomacitos.
5 Excreción mediante uno o dos pares de nefridios que sirven también como conductos reproductores.
6 Un anillo nervioso alrededor de la citofaringe.
7 Sexos generalmente separados, cada uno con gónadas pares; los óvulos y espermatozoides son descargados en el agua; larva ciliada nadadora; no hay reproducción asexual.

Los BRAQUIÓPODOS son semejantes a los briozoos y forónidos porque poseen un lofóforo para alimentarse. En los braquiópodos el lofóforo está incluido en el interior de la concha y presenta arrollamientos y repliegues que aumentan el área de su superficie para alimentarse. Las conchas de los braquiópodos se abren dejando sólo un corto espacio cuando se alimentan; el agua portadora del alimento es impulsada hacia el interior de la concha por los cilios del lofóforo. Las partículas alimenticias quedan atrapadas en el moco de los tentáculos y son transportadas a la boca a través de los cilios.

20-17 Estructura e Historia natural
(Magellania)

Las partes blandas están contenidas entre dos fuertes **valvas** calcáreas en forma de cuchara, cubiertas externamente con un perióstraco orgánico (figura 20-7). La valva ventral, que es mayor, tiene un **pico** que se proyecta hacia atrás y que está perforado para que pueda salir por él el **pedúnculo** carnoso mediante el cual el animal se fija permanentemente al fondo del mar (fig. 20-8). El verdadero **cuerpo** ocupa solamente la parte posterior del espacio comprendido entre las valvas. La pared del cuerpo consiste en una epidermis externa, un tejido conjuntivo fuerte y un revestimiento celómico ciliado. Dos pliegues dobles de esta pared se extienden hacia adelante y forman los **lóbulos del manto** dorsal y ventral, que tapizan la superficie interna de las respectivas valvas y que poseen finas papilas que penetran en la substancia de la concha. Una delgada asa caliza sostiene un **lofóforo** grande en forma de W que se fija a la superficie anterior del cuerpo y se sitúa en el espacio comprendido entre los lóbulos del manto (fig. 20-8). La boca se

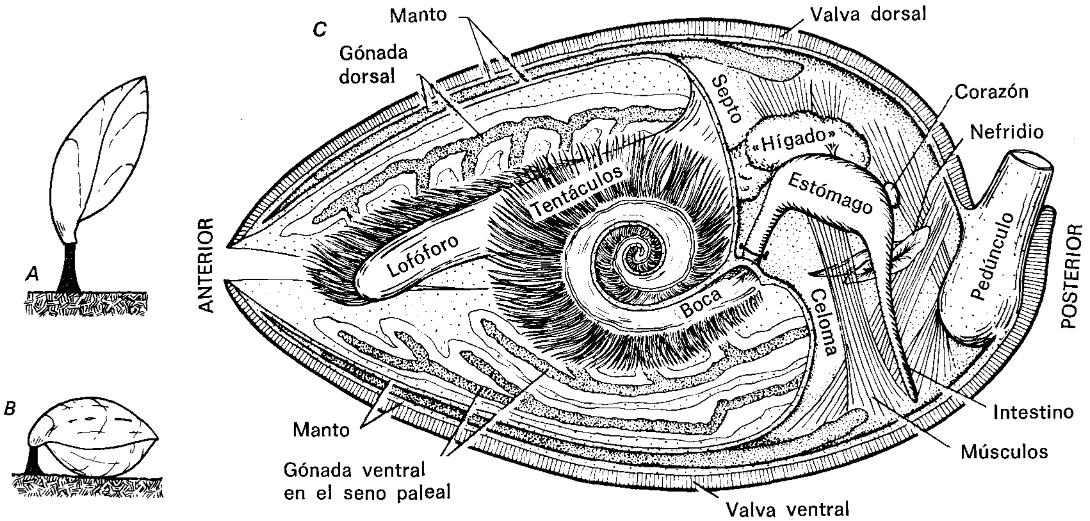


Fig. 20-7 Tipo BRAQUIÓPODOS. *A, B.* Posiciones típicas de los braquiópodos vivos. *C. Magellania,* estructura interna vista desde el lado izquierdo; conchas cortadas por la línea media, manto y lofóforo del lado izquierdo separados. *(A, B, según Shrock y Twenhofel, Invertebrate paleontology).*

abre desde la base del lofóforo a una corta **citofaringe** seguida del **estómago,** más grande, con un par de **glándulas digestivas** o «hígado», y un **intestino** ciego. Tres pares de **músculos** sirven para cerrar y abrir las valvas, y otros dos pares, que se fijan al pedúnculo y a la concha, permiten al animal realizar movimientos. El gran **celoma,** lleno de líquido, contiene los órganos internos, que son sostenidos por los mesenterios; ramificaciones del celoma se extienden hasta los lóbulos del manto y el lofóforo. Hay un pequeño **corazón** contráctil y un canal sanguíneo dorsal medio. El sistema circulatorio es abierto; la sangre vuelve a través de los espacios de los tejidos. A cada lado del intestino hay un gran **nefridio** para la excreción, con un nefrostoma que se abre en el celoma y una pequeña abertura a la cavidad del manto. Un **anillo nervioso** rodea la citofaringe, con nervios hacia diversos órganos, pero no existen órganos de los sentidos especiales. Los sexos suelen estar separados; en cada uno hay dos **gónadas,** dorsal y ventral respectivamente, y los nefridios sirven de conductos re-

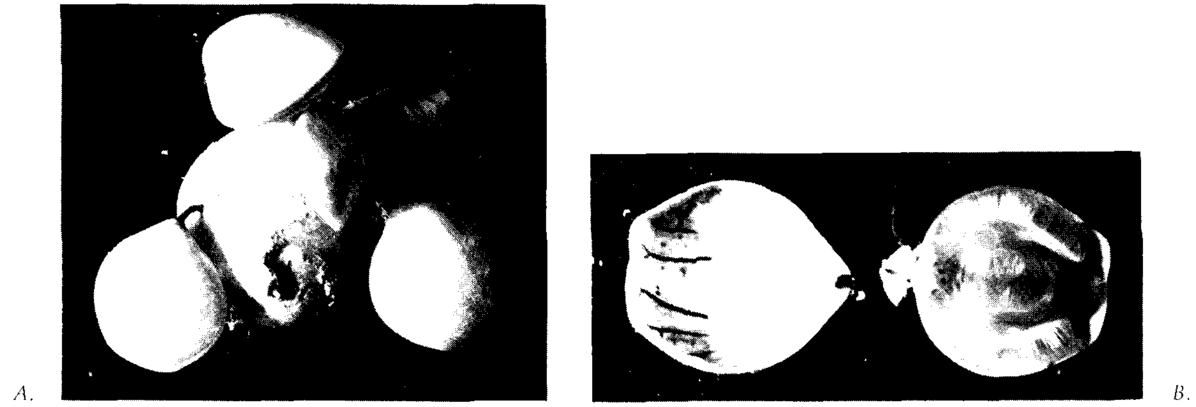


Fig. 20-8 Tipo BRAQUIÓPODOS. *A. Laqueus californicus* fijo a una roca. *B. Laqueus californicus* abierto y mostrando el gran lofóforo. *(Cortesía de G. McDonald.)*

---

productores, de
tozoides al exte
convierte en ur
algo peculiar, (
y da lugar al ad

Tipo Braquióp
(véanse Caracte

Clase 1. Inartic

Dos valvas casi
que contienen fc
ni soporte calcá
completo, con a

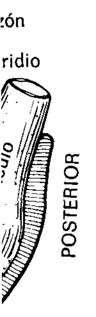
Orden 1. Atr
emerge por una
cha con fosfato
ciente. *Lingula,* (
dia, en ambas c
líneas de la ma
arena con su pe

Orden 2. Neot
lo emerge de ur
solamente. Cám
ventral plana, ac
nica.

Clase 2. Articul

Valvas dorsal y
samente por pr
con charnela y g
dúnculo y soport
digestivo ciego;

Beauchamp, P. de,
P.-P. Grassé, Tr
pp. 1380-1499, fi
Hyman, L. H. 1959.
Vol. 5, pp. 516-6



ınia,
anto
eon-

. sistema circu-
a través de los
o del intestino
:eción, con un
a y una peque-
Un **anillo ner-**
ios hacia diver-
de los sentidos
separados; en
ventral respec-
ɜ conductos re-

ɔrnicus

productores, descargando los óvulos y los espermatozoides al exterior. El óvulo fecundado crece y se convierte en una larva de vida libre y de carácter algo peculiar, que más adelante se metamorfosea y da lugar al adulto.

Clasificación

Tipo Braquiópodos (Brachiopoda)
(véanse Características)

Clase 1. Inarticulados (Inarticulata).

Dos valvas casi iguales, de substancia quitinoide, que contienen fosfato cálcico; sin charnela, ni pico ni soporte calcáreo para el lofóforo; tubo digestivo completo, con ano.

Orden 1. Atremados (Atremata). El pedúnculo emerge por una escotadura de ambas valvas; concha con fosfato de calcio. Cámbrico inferior a Reciente. *Lingula,* océanos Pacífico e Indico, y *Glottidia,* en ambas costas de América, viven entre las líneas de la marea y excavan en el barro o en la arena con su pedúnculo largo y contráctil.

Orden 2. Neotremados (Neotremata). El pedúnculo emerge de una escotadura de la valva ventral solamente. Cámbrico a Reciente. *Crania,* valva ventral plana, adherida a la roca, valva dorsal cónica.

Clase 2. Articulados (Articulata).

Valvas dorsal y ventral desiguales, formadas densamente por prismas calizos oblicuos ($CaCO_3$); con charnela y generalmente con pico para el pedúnculo y soporte calcáreo para el lofóforo; tubo digestivo ciego; sin ano. Cámbrico a Reciente.

Bibliografía

Beauchamp, P. de, y **J. Roger.** 1960. Brachiopodes. *En* P.-P. Grassé, Traité de zoologie. Vol. 5, fasc. 2, pp. 1380-1499, figs. 1270-1370.

Hyman, L. H. 1959. Brachiopoda. *En* The invertebrates. Vol. 5, pp. 516-609, figs. 183-212.

Moore, R. C. (dir.). 1965. Treatise on invertebrate paleontolog, pt. H, Brachiopoda. Vol. 1, XXXII + 521 pp., 397 figs.; vol. 2, pp. 523-927, figs. 378-746. Lawrence, Kansas, Geological Society of America.

Muir-Wood, H. M. 1955. History of the classification of the Phylum Brachiopoda. Londres, British Museum of Natural History. 124 pp., 12 figs.

Rudwick, M. J. S. 1970. Living and fossil brachiopods. Londres, Hutchinson University Library. 199 pp., 99 figs.

Schrock, R. R., y **W. H. Twenhofel.** 1953. Principles of invertebrate paleontology. Pp. 260-349, 60 figs.

Tipo Entoproctos

20-18 Los Entoproctos

Los ENTOPROCTOS (Camptozoos) son pequeños organismos (desde microscópicos hasta 5 mm de altura) coloniales o solitarios, que viven adheridos a los organismos acuáticos y a otros objetos sumergidos en aguas costeras poco profundas (fig. 20-9). El cuerpo es un **cáliz** en forma de vaso, ligeramente aplanado lateralmente, bordeado por un círculo de **tentáculos** ciliados, que son prolongaciones de la pared del cuerpo. Dentro del círculo de tentáculos se abre la boca en un lado y el ano en el otro, este último a menudo sobre un cono. La base del cáliz está unida a un pedúnculo que sirve para la fijación. Los organismos pueden ser solitarios, con

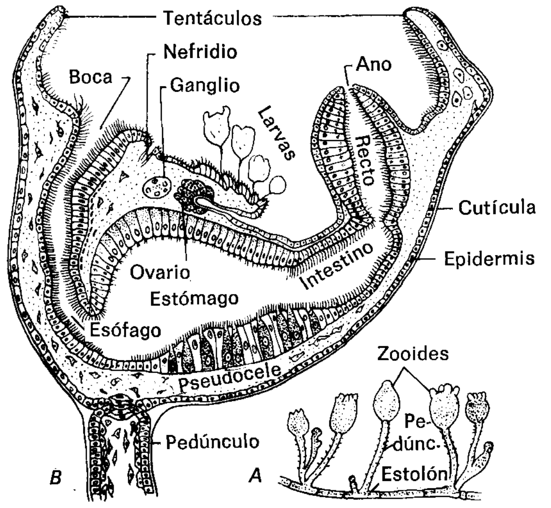


Fig. 20-9 Tipo ENTOPROCTOS. *Pedicellina. A.* Parte de una colonia. *B.* Cáliz, sección media, aumentada. (*Modificado de Becker,* 1937.)

un solo pedúnculo que fija el cáliz al substrato, o coloniales, con algunos pedúnculos conectados a una placa basal o con pedúnculos que surgen de un estolón basal, separados entre sí una cierta distancia.

Algunas especies tienen protuberancias en el pedúnculo que contienen músculos y son responsables del peculiar movimiento de cabeceo que presentan estos animales. El cuerpo posee una delgada cutícula por debajo de la epidermis. En el interior del cáliz se encuentra un gran tubo digestivo en forma de U rodeado por un pseudoceloma lleno de gelatina. Estos animales se habían incluido entre los Briozoos, a los que se parecen superficialmente, pero, al poseer un pseudoceloma en lugar del verdadero celoma de los Briozoos, fueron agrupados en un tipo aparte. No obstante, un trabajo reciente realizado con las larvas sugiere que están muy emparentados con los Briozoos, y algunos investigadores los reunificarían. Se estudian aquí por este motivo y también porque es difícil descubrir cualquier relación con los otros tipos pseudocelomados.

20-19 Características

1. Simetría bilateral, sin segmentación, tres capas germinativas.
2. Zooides individuales diminutos, cada uno conteniendo un cáliz, un pedúnculo y una base ensanchada.
3. Borde del cáliz, retráctil y circular, rodeado por una serie de numerosos tentáculos largos, activos y ciliados.
4. La boca y el ano se abren dentro del círculo de tentáculos, que son prolongaciones de la pared del cuerpo.
5. Tubo digestivo en forma de U, completo, ciliado, con esófago, estómago y recto.
6. El espacio interior del cuerpo es un pseudocele lleno de parénquima gelatinoso.
7. Músculos limitados a los tentáculos y al pedúnculo.
8. Sin órganos circulatorios o respiratorios.
9. Un par de protonefridios para la excreción.
10. Ganglios nerviosos presentes.
11. Monoicos o sexos separados; 2 gónadas, con conductos.
12. Los huevos y las larvas se desarrollan en el ovario, luego las larvas trocóforas nadan libremente en el agua antes de fijarse para crecer.
13. A menudo pierden el cáliz durante períodos desfavorables y más tarde lo regeneran a partir del pedúnculo.

20-20 Historia natural

De las 60 o más especies conocidas, *Urnatella gracilis*, que suele hallarse por parejas, es la única forma de agua dulce; vive debajo de las piedras en las aguas corrientes de los Estados orientales y centrales y en el lago Erie, en los Estados Unidos. *Loxosomella* y *Loxosoma* se desarrollan a partir de yemas que se separan, de manera que cada individuo es independiente; muchos viven como comensales sobre los anélidos marinos y menos frecuentemente sobre esponjas o ascidias. *Pedicellina* y *Barentsia* son formas coloniales comunes, que crecen sobre las conchas y las algas en las aguas marinas poco profundas. La reproducción sexual es por gemación. Las yemas pueden producirse en el cáliz de las especies solitarias y del estolón de las formas coloniales. La reproducción sexual es por óvulos fecundados en el ovario que luego se desarrollan en un **vestíbulo** situado en el centro del cáliz. De los huevos salen larvas trocóforas ciliadas que no se diferencian de las de los anélidos y moluscos. Después de nadar un breve período, la larva se fija y se metamorfosea dando lugar a un adulto. Los entoproctos son filtradores y extraen los pequeños organismos de la corriente de agua que pasa a través de los tentáculos. Los cilios de los tentáculos originan la corriente y atrapan los organismos. Cuando son molestados, los entoproctos pliegan los tentáculos sobre la parte superior del cáliz.

Clasificación

Tipo Entoproctos (Entoprocta).
(véanse Características)

Loxosomátidos (Loxosomatide). Solitarios, pedúnculo adherido mediante un disco adhesivo sencillo; sobre las esponjas, poliquetos, ascidias y otros animales. *Loxosoma, Loxocalyx.*

Pedicelínidos (Pedicellinidae). Coloniales, con estolones basales. *Pedicellina, Barentsia.*

Urnatélidos (Urnatellidae). La pequeña colonia se forma a partir de una placa basal. Un género, *Urnatella,* de agua dulce.

Brien, Paul. 1959
de zoologie. V
834.
Hyman, L. H. 19
Vol. 3, pp. 521
Mariscal, R. N. 1
and life histor
(M. Sars, 1835
311-338.
Nielsen, C. 1964.
lia. Vol. 1, pp.
———. 1966. On
dae (Entoproct
———. 1966. Sor
the Atlantic co
pp. 249-275.
———. 1971. Ent
ectoproct relat

Prc

Este es un grup
comparten rasg
protostomas. Sin
te muy relaciona
relaciones con c
mas. Se agrupan

20-21 Los sipur

Se trata de un p
de gusanos mari
la arena o el fa
de rocas vacías,
cerca de rocas u
interior. Si se les
rior, rebordeado,
corta o incluso
(fig. 20-10). La r
te grandes cuyo t
72 cm.

20-22 Caracterís

1 Simetría bilat
mitos.

partir del

ıatella gra-
s la única
las piedras
ɪrientales y
los Unidos.
ın a partir
ue cada in-
n como co-
menos fre-
Pedicellina
ıes, que cre-
s aguas ma-
n sexual es
ucirse en el
tolón de las
xual es por
ego se desa-
l centro del
óforas cilia-
s anélidos y
período, la
lugar a un
es y extraen
nte de agua
.os cilios de
atrapan los
os entoproc-
arte superior

lasificación

:arios, pedún-
adhesivo sen-
ɔs, ascidias y
yx.
loniales, con
ntsia.
queña colonia
l. Un género,

Bibliografía

Brien, Paul. 1959. Endoproctes. *En* P.-P. Grassé, Traité de zoologie. Vol. 5, fasc. 1, pp. 927-1007, figs. 736-834.

Hyman, L. H. 1951. Entoprocta. *En* The invertebrates. Vol. 3, pp. 521-554, figs. 209-223.

Mariscal, R. N. 1965. The adult and larval morphology and life history of the entoproct *Barentsia gracilis* (M. Sars, 1835). J. Morphol., volumen 116, páginas 311-338.

Nielsen, C. 1964. Studies on Danish Entoprocta. *Ophelia.* Vol. 1, pp. 1-76.

———. 1966. On the life cycle of some Loxosomatidae (Entoprocta). *Ibid.*, vol. 3, pp. 221-247.

———. 1966. Some Loxosomatidae (Entoprocta) from the Atlantic coast of the United States. *Ibil.*, vol. 3, pp. 249-275.

———. 1971. Entoproct life cycles and the entoproct/ectoproct relationship. *Ibid.*, vol. 9, pp. 209-341.

Protostomas menores

Este es un grupo formado por pequeños tipos que comparten rasgos comunes del desarrollo de los protostomas. Sin embargo, no están necesariamente muy relacionados, y algunos muestran estrechas relaciones con ciertos tipos mayores de protostomas. Se agrupan aquí por razones de conveniencia.

Tipo Sipúnculos

20-21 Los sipuncúlidos

Se trata de un pequeño tipo de unas 330 especies de gusanos marinos no segmentados que viven en la arena o el fango a poca profundidad o dentro de rocas vacías, el disco del talo de ciertas algas, cerca de rocas u horadándolas y alojándose en su interior. Si se les molesta, retraen el extremo anterior, rebordeado, y adoptan la forma de una porra corta o incluso la de una semilla de cacahuete (fig. 20-10). La mayoría son animales relativamente grandes cuyo tamaño oscila entre los 2 mm y los 72 cm.

20-22 Características

1 Simetría bilateral, 3 capas germinativas, sin somitos.
2 Cuerpo de ordinario obtusamente cilíndrico en su parte posterior, con una porción anterior estrecha y retráctil (introverso) provista de finas papilas quitinosas y terminada en un círculo de tentáculos ciliados, cortos y huecos.
3 Pared del cuerpo formada por una cutícula ligeramente rugosa, una epidermis, una dermis con glándulas y órganos de los sentidos, y 3 capas de músculos: circulares, oblicuos y longitudinales.
4 Boca en el centro de los tentáculos, tubo digestivo delgado, con un surco ciliado, que se extiende hacia el extremo posterior y está espiralado sobre sí mismo, ano dorsal cerca de la base del introverso.
5 Celoma grande, indiviso, peritoneo ciliado, líquido celómico rojizo (hemeritrina), con varias clases de corpúsculos.
6 Sin verdadero sistema circulatorio pero con un sistema tentacular constituido por un vaso sanguíneo dorsal y otro ventral, con un seno anular debajo de los tentáculos.
7 Uno o dos nefridios (tubos pardos) que se abren cerca del ano.
8 Sistema nervioso formado por un ganglio dorsal bilobulado cerca de los tentáculos, con conectivos hacia el cordón ventral único, no segmentado, y muchos nervios laterales.
9 Sexos separados pero iguales, sin gónadas permanentes, las células sexuales se desarrollan en los tejidos situados sobre los músculos retractores del introverso y los gametos salen a través de los nefridios.
10 La larva suele ser una trocófora (sin trazas de somitos).

20-23 Historia natural

Los sipuncúlidos son gusanos marinos comunes de las aguas someras en los que no se suele reparar debido a su costumbre de vivir en agujeros, rendijas y grietas. Algunos horadan las rocas blandas, pero se desconoce el mecanismo empleado. Los sipuncúlidos se alimentan de los sedimentos ingiriendo las partículas orgánicas del substrato. Para comer extienden los tentáculos sobre el fondo marino y los cilios, al batir, atrapan con el mucus microorganismos. Algunos sipuncúlidos ingieren arena al minar en ella y luego digieren los microorganismos que contiene. Si se molesta a un gusano, el introverso es retraído completamente dentro de la parte anterior del cuerpo por los músculos re-

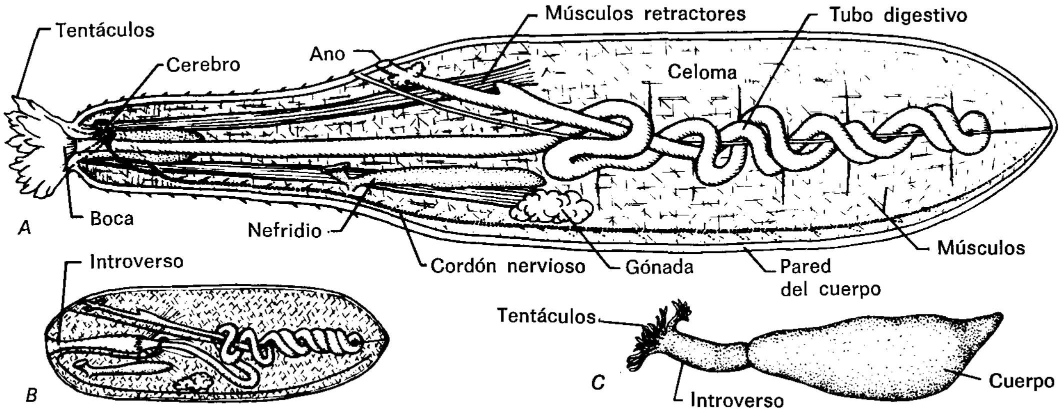

Tentáculos
Cerebro
Ano
Músculos retractores
Tubo digestivo
Celoma
A
Boca
Nefridio
Introverso
Cordón nervioso
Gónada
Pared
del cuerpo
Músculos
Tentáculos
B
C
Introverso
Cuerpo

Fig. 20-10 Tipo SIPÚNCULOS. *Sipunculus. A.* Estructura interna. *B.* Introverso retraído dentro del cuerpo. *C.* Aspecto externo, introverso y tentáculos extendidos.

tractores, pero los tentáculos no se retraen. Luego el introverso puede extenderse por la contracción de los músculos de la pared del cuerpo, lleno de líquido. Los tentáculos son huecos y están conectados con un sistema de conductos y sacos contráctiles. El líquido celómico funciona como sistema circulatorio. Contiene el pigmento respiratorio hemeritrina. El sistema nervioso es como el de los anélidos, con un cordón nervioso encefálico dorsal y otro ventral Los órganos de los sentidos se encuentran fundamentalmente en el extremo del introverso y comprenden órganos nucales, que pueden ser quimiosensoriales, y también manchas oculares en unas pocas especies. Los sipuncúlidos son dioicos, y los gametos se producen a partir del revestimiento epitelial de los músculos retractores. Los óvulos y los espermatozoides salen a través de los nefridios. La fecundación es externa, en el agua del mar, y la larva es una trocófora. Entre los sipuncúlidos de amplia distribución figuran los géneros *Sipunculus, Dendrostomum* y *Golfingia (Phascolosoma). Phascolion,* que vive a profundidades de 1800 m, desde las Antillas hasta el Ártico, habita dentro de la concha de un caracol com-

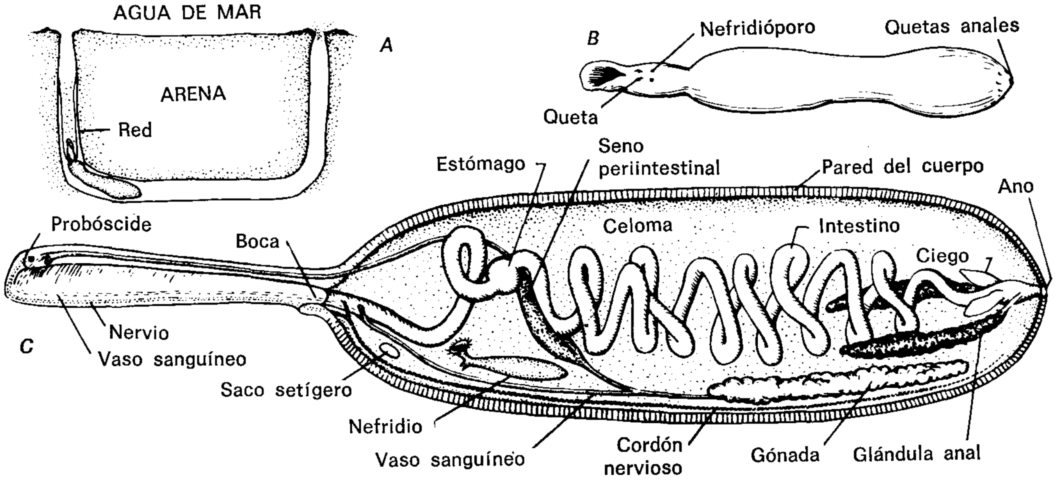

AGUA DE MAR
A
ARENA
Red
B
Nefridióporo
Quetas anales
Queta
Estómago
Seno
periintestinal
Pared del cuerpo
Ano
Probóscide
Boca
Celoma
Intestino
Ciego
C
Nervio
Vaso sanguíneo
Saco setígero
Nefridio
Vaso sanguíneo
Cordón
nervioso
Gónada
Glándula anal

Fig. 20-11 Tipo EQUIUROS. *Urechis caupo. A.* Un gusano equiúrido dentro de su tubo, con la red mucosa extendida para capturar el alimento. *B.* Vista ventral, probóscide parcialmente retraída. *(Ambos según Fisher y MacGinitie,* 1928.) *C.* Estructura interna con el lado izquierdo de la probóscide y la pared del cuerpo separados.

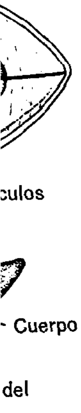
---

pletamente c
tubo que el
consideran es
LIDOS, con lo
1) celoma gr
fora, 3) siste
músculos de

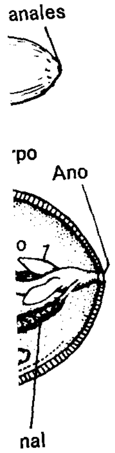
Fisher, W. K.
nia and Baj
vol. 102, pp.
Hyman, L. H.
Vol. 5, pp.
Peebles, Flore
functions, a
punculid wo
Inst. Oceano
pp. 201-224,
Rice, Mary. 19
lopment of
gettensis, an
of developm
lia, vol. 4, p
Stephen, A. C.
puncula and
pp., ilus.
Tétry, A. Sipun
ogie. Vol. 5,
mina en colo

20-24 Los equ

Comprenden u
de tamaño ser
habitan en el
y grietas de las
poco profunda
pladas (fig. 20-
en galerías en
cavidades; sac
bles para reco
probóscide está
Unas pocas esp
cías. *Thalassem*
dólares de aren
Norteamérica.
hasta 25 cm d



manchas ocu-
ıncúlidos son
ı a partir del
os retractores.
en a través de
:na, en el agua
ı. Entre los si-
figuran los gé-
y *Golfingia*
ve. a profundi-
ıs hasta el Ár-
ın caracol com-



ıa red
:raída.
a pro-

pletamente cementada con arena hasta formar un tubo que el animal lleva consigo. Estos gusanos se consideran estrechamente relacionados con los ANÉLIDOS, con los que comparten los siguientes rasgos: 1) celoma grande, 2) larva semejante a una trocófora, 3) sistema nervioso y 4) estructura de los músculos de la pared celular.

Bibliografía

Fisher, W. K. 1952. The sipunculid worms of California and Baja California. *U.S. Natl. Museum Proc.*, vol. 102, pp. 371-450, láms. 18-39.

Hyman, L. H. 1959. Sipunculida. *En* The invertebrates. Vol. 5, pp. 610-696, figs. 213-241.

Peebles, Florence, y **D. L. Fox.** 1933. The structure, functions, and general reactions of the marine sipunculid worm *Dendrostoma zostericola.* Scripps Inst. Oceanog. Univ. Calif. Bull. Tech. Ser., vol 3, pp. 201-224, 11 figs.

Rice, Mary. 1967. A comparative study of the development of *Phascolosoma agassizii, Golfingia pugettensis,* and *Themiste pyroides* with a discussion of developmental patterns in the Sipuncula. *Ophelia,* vol. 4, pp. 143-171.

Stephen, A. C. y **S. J. Edmonds.** 1972. The phyla Sipuncula and Echiura. Londres, British Museum, 528 pp., ilus.

Tétry, A. Sipunculiens. *En* P.-P. Grassé, Traite de zoologie. Vol. 5, fasc. 1, pp. 785-854, figs. 575-673, 1 lámina en color.

Tipo Equiuros

20-24 Los equiúridos

Comprenden unas 100 especies de gusanos marinos de tamaño semejante al de los sipuncúlidos, que habitan en el barro, en la arena, o en las rendijas y grietas de las rocas sumergidas en aguas costeras poco profundas de todas las aguas cálidas y templadas (fig. 20-11). Las formas más comunes viven en galerías en suelos blandos o en conchas u otras cavidades; sacan sus largas probóscides extensibles para recoger alimento del fondo. Cuando la probóscide está retraída tiene forma de cuchara. Unas pocas especies viven dentro de conchas vacías. *Thalassema mellita* vive en las conchas de los dólares de arena (frente a la costa sudoriental de Norteamérica. *Urechis caupo,* de California, crece hasta 25 cm de longitud, pero otros son más pequeños, hasta 7 mm o menos. *Urechis* es especial por el hecho de que construye una galería en forma de U y secreta una red mucosa en la galería para capturar el alimento (fig. 20-11). *Ikeda taenioides,* del Japón, tiene 40 cm de longitud y una probóscide de 1,45 m.

20-25 Características

1 Simetría bilateral, 3 capas germinativas, sin segmentación en el adulto.
2 Cuerpo generalmente en forma de salchicha, blando, con una probóscide anterior que tiene forma de espátula o es filiforme y larga; es flexible y contráctil pero que no puede retraerse dentro del cuerpo.
3 Pared del cuerpo gruesa, muscular, epidermis cubierta con una delgada cutícula provista de anillos de finas papilas.
4 Un par de quetas anteriores ventrales, algunos *(Echiurus)* también con uno o dos anillos de quetas alrededor del ano.
5 Tubo digestivo completo, boca en la base de la probóscide, faringe muscular, intestino largo y muy enrollado, recto con dos largas vesículas, ano posterior y terminal.
6 Sistema circulatorio formado de ordinario por un vaso dorsal y otro ventral, unidos anteriormente, pero sin vasos laterales.
7 Celoma grande, indiviso, atravesado por muchos cordones de músculos que sostienen el intestino.
8 Generalmente uno a cuatro pares de nefridios en la parte anterior, o uno grande, todos ellos funcionando como gonoductos; suele haber un par de sacos excretores.
9 Un cordón nervioso ventral medio en el cuerpo, con nervios laterales pares, y un tronco nervioso alrededor del borde de la probóscide, pero sin ganglios anteriores o en el cuerpo y sin órganos de los sentidos.
10 Sexos separados, dimorfos en algunos, una sola gónada, media y posterior.
11 La larva es una trocófora.

20-26 Historia natural

Echiurus, de amplia distribución, habita dentro de una galería y se alimenta extendiendo la probóscide cubierta de mucus por encima del barro para recoger detritos. Si se le molesta, la probóscide se desprende del cuerpo y luego es regenerada. Los equiúridos tienen un sistema circulatorio cerrado (excepto *Urechis*) con una forma general semejante a la de los anélidos. Al sistema contribuye también el líquido celómico, que contiene algunas células con el pigmento respiratorio hemoglobina. Los órganos excretores comprenden pares de nefridios y también unas evaginaciones características del recto denominadas sacos anales, que tienen una estructura semejante a los riñones primitivos. A diferencia de los sipuncúlidos, los equiúridos carecen de órganos de los sentidos especiales, pero su sistema nervioso es semejante generalmente. Los sexos están separados de ordinario, y las gónadas se encuentran en el mesenterio celómico ventral. Los gametos son liberados en el celoma y salen a través de los nefridios; la fecundación tiene lugar en el agua. La larva es una trocófora.

Urechis caupo vive permanentemente en un túnel excavado con sus quetas y lleno de agua expelida por el recto. Para alimentarse, una banda de células epidérmicas detrás de las quetas secreta un cilindro mucoso (con poros de sólo 0,004 µm de tamaño) que se adhiere a las paredes de la galería y a la parte anterior del cuerpo. Entonces, contracciones peristálticas de la pared del cuerpo impelen agua por la galería. Los microorganismos son filtrados por la red mucosa, que luego es engullida. En la galería viven también, como comensales, un gobio, un gusano poliqueto y un pequeño cangrejo. *Bonellia,* que habita en galerías abandonadas en el fondo marino, es notable por su dimorfismo sexual. La hembra tiene un cuerpo pequeño, ovoideo y verde, y una probóscide filiforme de hasta 1 m de longitud, bifurcada en la punta. El macho es diminuto y ciliado, igual que un gusano turbelario, pero carece de probóscide, boca y ano. En una fase temprana se introduce en el tubo digestivo de la hembra y más adelante habita en el nefridio como «parásito». Lo que resulta notable en *Bonellia* es su mecanismo de determinación sexual. Las larvas pueden ser potencialmente de uno u otro género. Si una larva se fija al fondo, llegará a ser una hembra. Si va a parar sobre una hembra, se convertirá en un macho.

Los equiúridos, al igual que los sipuncúlidos, están muy emparentados con los ANÉLIDOS, con los que comparten semejanzas en cuanto a la construcción de los sistemas nervioso, circulatorio y excretor, de la larva y del desarrollo larvario. Poseen también un celoma grande aunque no dividido. La diferencia principal entre los anélidos y los sipuncúlidos y equiúridos es la falta de metamerismo o segmentación del cuerpo, lo cual constituye una diferencia fundamental que sugiere una divergencia temprana a partir de la línea evolutiva de los anélidos. Por esto se clasifican en tipos separados.

Clasificación

Tipo Equiuros (Echiura)
(véanse Características)

Clase 1. Equiúridos (Echiurida).

Suele haber una probóscide y quetas anteriores; 2 sacos anales.

Orden 1. Equiuroineos (Echiuroinea). Sistema vascular sanguíneo cerrado; normalmente de uno a cuatro pares de nefridios. *Echiurus, Bonellia.*

Orden 2. Xenopneustos (Xenopneusta). Sin sistema vascular; líquido celómico con grandes corpúsculos que contienen hemoglobina; de ordinario de uno a cuatro pares de nefridios. *Urechis.*

Orden 3. Heteromiotos (Heteromyota). Sistema vascular sanguíneo cerrado; de 200 a 400 nefridios, no pares. *Ikeda,* Japón.

Bibliografía

Baltzer, F. 1931. Echiurida. *En* W. Kükenthal y otros, Handbuch der Zoologie. Vol. 2, pt. 2, sec. 9, pp. 63-168, figs. 49-132.

Dawydoff, C. 1959. Echiuriens. *En* P.-P. Grassé, Traité de zoologie. Vol. 5, fasc. 1, pp. 853-904, figs. 674-717.

Fisher, W. K. 1946. Echiuroid worms of the north Pacific Ocean. *U.S. Natl. Museum Proc.,* vol. 96, pp. 215-292, figs. 1-19.

Fisher, W. K., y **G. E. MacGinitie.** 1928. The natural history of an echiuroid worm. *Ann. Mag. Nat. Hist.,* ser. 10, vol. 1, pp. 204-213.

Newby, W. W. 1940. The embryology of the echiuroid worm, *Urechis caupo. Am. Phil. Soc. Mem.,* vol. 16, XX + 219 pp., 85 figs.

Stephen, A. C., y **J. S. Edmonds.** 1972. The phyla Sipuncula and Echiura. Londres, British Museum, VIII + 528 pp., ilus.

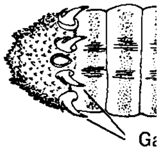


Fig. 20-12 Un «g
PENTASTÓMIDOS).

20-27 Los Pent

Son parásitos v
viven en los pu
y en otros lugar
sobre todo en l
Se conocen unas
ciones anteriores,
ganchos mientras
No hay órganos
tores especiales.
los artrópodos y
reproductor bien
plete el ciclo bi
intermediario, en
están altamente e
estos animales m
podos pues pose
ble en las larvas,
nervioso organiz
pares de «patas»
de pentastómidos
y las de *Peripatus*

20-28 Caracterís

1 Vermiformes, b
2 Cefalotórax cor
les retráctiles c
3 Abdomen alarg
4 Sin órganos ci
tores.
5 Sexos separados
6 Parásitos.

Tipo Pentastómi
(véanse Caracterís

Orden 1. Cefalo
chos bucales sin u

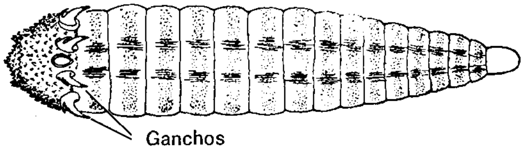


Fig. 20-12 Un «gusano» linguatúlido *(Porocephalus,* tipo PENTASTÓMIDOS).

Tipo Pentastómidos

20-27 Los Pentastómidos

Son parásitos vermiformes e insegmentados que viven en los pulmones, en las cavidades nasales y en otros lugares del cuerpo de los vertebrados, sobre todo en los reptiles tropicales (fig. 20-12). Se conocen unas 70 especies. Tienen cinco proyecciones anteriores, cuatro de las cuales poseen unos ganchos mientras que la quinta contiene la boca. No hay órganos circulatorios, respiratorios o excretores especiales. Sistema nervioso semejante al de los artrópodos y sexos separados, con un sistema reproductor bien desarrollado. Para que se complete el ciclo biológico necesitan de un huésped intermediario, en general otro vertebrado, si bien están altamente especializados para la vida parásita, estos animales muestran afinidades con los artrópodos pues poseen una cutícula quitinosa, mudable en las larvas, músculos estriados y un cordón nervioso organizado segmentariamente. Los dos pares de «patas» que se presentan en un grupo de pentastómidos son como las de los tardígrados y las de *Peripatus.*

20-28 Características

1 Vermiformes, blandos, insegmentados.
2 Cefalotórax corto, dos pares de ganchos ventrales retráctiles cerca de la boca.
3 Abdomen alargado, anillado.
4 Sin órganos circulatorios, respiratorios o excretores.
5 Sexos separados.
6 Parásitos.

Clasificación

Tipo Pentastómidos (Pentastomida)
(véanse Características)

Orden 1. Cefalobénidos (Cephalobaenida). Ganchos bucales sin un brazo basal (fulcrum); abertura sexual anterior; desarrollo directo, sin huésped intermediario. *Cephalobaena tetrapoda,* en las serpientes sudamericanas; *Reighardia sternae,* en las gaviotas y charranes.

Orden 2. Porocefálidos (Porocephalida). Ganchos bucales con un brazo basal; abertura sexual anterior en el macho y posterior en la hembra, desarrollo indirecto, las larvas en un huésped diferente que los adultos. *Linguatula serrata,* larva 5 mm de longitud, en el hígado, pulmones, etc. de los conejos, caballos y cabras, entre otros; la hembra adulta alcanza 130 mm de longitud, el macho 20 mm, en las cavidades nasales de la zorra, el lobo, el perro, ocasional en el caballo y las cabras, raro en el hombre; *Sibekia,* en los cocodrilos; *Kiricephalus,* en las serpientes de agua; *Porocephalus crotali,* la larva en los roedores y el adulto en las serpientes de cascabel; otras especies en las boas y pitones (fig. 20-12).

Bibliografía

Cuenot, L. 1949. Les Onychophores, les Tardigrades, et les Pentastomides. *En* P.-P. Grassé, Traité de zoologie. Vol. 6, pp. 3-75, figs.

Heymons, R. 1935. Pentastomida. *En* H. G. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 5, pt. 4, libro 1, pp. 1-268, 148 figs.

Nicoli, R. M. 1964. Phylogenese et systematique le phylum Pentastomida. *Ann. Parasit. Hum.* Comp., vol. 38, pp. 483-516.

Tipo Tardígrados

20-29 Los Tardígrados

Los osos de agua (fig. 20-13) son seres de hasta 1 mm de longitud, con cuerpos blandos, una re-

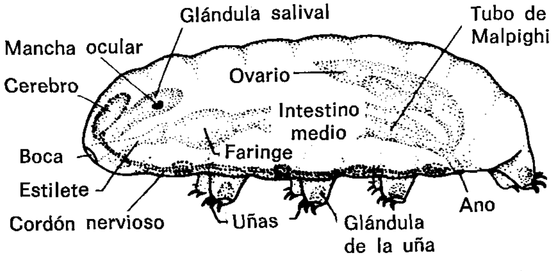


Fig. 20-13 Un oso de agua (tipo TARDÍGRADOS); hasta 1 mm de longitud.

gión ligeramente estrechada, dos estiletes retráctiles como piezas bucales y cuatro pares de patas cortas no articuladas, cada una de ellas con dos o más uñas o cojinetes adhesivos. El cuerpo está cubierto por una cutícula no quitinosa secretada por la epidermis subyacente, que tiene un número constante de células. La cutícula se muda periódicamente. La parte interna de la pared muscular carece de capas musculares y los músculos están separados constituidos por células aisladas. Aunque son animales celomados, el celoma está confinado a las gónadas y la gran cavidad interna es un hemocele. El tubo digestivo es completo, con un aparato perforador complejo formado por dos estiletes y músculos en la región bucal. Se sirven de los estiletes para perforar las células vegetales y absorber su contenido. Tres glándulas cerca del extremo del intestino (tubos de Malpighi) sirven de órganos excretores. Los sexos están separados, y la fecundación, cuando tiene lugar, es interna. Los machos de muchos tardígrados son raros o se desconocen. Los tardígrados suelen vivir en el musgo húmedo o en los líquenes, pero algunos viven entre las arenas de las playas. Pueden resistir temperaturas extremas y la desecación, y durante los períodos de sequía pierden agua, se contraen y entran en un estado de **criptobiosis** (anabiosis) semejante al observado en los rotíferos. Si se les pone en agua, reviven rápidamente, incluso después de haber permanecido años en estado criptobiótico.

20-30 Características

1 Hasta 1 mm de longitud.
2 Cuerpo cilíndrico, redondeado en los extremos, sin somitos visibles.
3 Cuatro pares de patas cortas, no articuladas, que terminan en dos o más uñas o cojinetes adhesivos; el último par está en el extremo posterior del cuerpo.
4 El extremo anterior está provisto de un hocico retráctil.
5 Boca con estilete.
6 No tiene órganos circulatorios ni respiratorios.
7 Tres tubos de Malpighi (glándulas rectales) para la excreción.
8 Sexos separados.
9 Una gónada.
10 Desarrollo directo o también con fases larvarias.
11 Unas 350 especies.

Las posición de los tardígrados resulta oscura en cualquier esquema filogenético. Se relacionan con los rotíferos y gastrotricos por su constancia celular, criptobiosis y carencia de machos, pero su desarrollo indica que son celomados. Esto, junto con la cutícula y la muda, sugiere un parentesco con los artrópodos y, por esto, se incluyen en un tipo separado.

Clasificación

Tipo Tardígrados (Tardigrada)
(véanse Características)

Orden 1. Heterotardigrádidos (Heterotardigradida). Uñas o cojinetes pegajosos separados; sin engrosamientos cuticulares en la faringe; gonoducto preconal; cirros laterales presentes. *Tetrakentron,* en los tentáculos bucales de un cohombro de mar.

Orden 2. Eutardigrádidos (Eutardigradida). Dos pares de uñas, con una grande y una pequeña unidas; 3 glándulas excretoras; el gonóporo y el ano se abren conjuntamente. *Batillipes,* en playas marinas arenosas. *Macrobiotus,* 0,7 mm, en aguas dulces; otros marinos y terrestres.

Bibliografía

Cuenot, L. 1932. Tardigrades. Fauna de France, vol. 24, pp. 1-96.

———. 1949. Les Onychophores, les tardigrades, et les pentastomides. En Grassé, P. (dir.). Traité de Zoologie. Vol. 6, pp. 3-75.

Marcus, E. 1929. Tardigrada. *En* H. G. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 5, pt. 4, libro 3, VIII + 608 pp., 1 lám., 398 figs.

———. 1959. Tardigrada. *En* W. T. Edmondson (dir.), Ward and Whipple, Fresh-water biology. 2.ª ed. Pp. 508-521.

Tipo Pogonóforos

20-31 Los Pogonóforos

Son animales tubícolas muy largos y delgados que habitan en las profundidades de los océanos. La

ertebrados
ontinuación)

16

primera especie fue sacada de las aguas de Indonesia en 1900. Desde aquella fecha, la creciente investigación oceanográfica ha descubierto 80 especies clasificadas en 11 géneros, principalmente en el Pacífico Noroeste, en el Atlántico Norte y en el océano Índico, y frente a las costas de Centroamérica y Sudamérica. Los ejemplares se han obtenido a profundidadse de 18 a 9 000 m. Los gusanos son cilíndricos, con una longitud que oscila entre 50 y 350 mm. Viven dentro de tubos quitinosos de hasta 1,50 m de largo, que probablemente se fijan verticalmente en el barro del fondo oceánico. Estos tubos son lisos o están formados por anillos o por piezas en forma de embudo. La característica más notable de estos gusanos es que son las únicas formas de vida libre sin señal de sistema digestivo. Tienen tentáculos anteriores que se caracterizan por tener conductos ciliados y pínnulas que forman una cámara cilíndrica en la que probablemente tienen lugar la alimentación y la digestión externa.

20-32 Características

1 Simetría bilateral, 3 capas germinativas.
2 Cuerpo cilíndrico formado por un protosoma anterior con 1 a numerosos tentáculos, un mesosoma corto, y un largo metasoma o tronco con anillos o papilas adhesivas y un opistoma (opistosoma) con segmentos y quetas.
3 Tentáculos huecos, cubiertos con pínnulas cortas; cada una es la prolongación delgada de una célula epidérmica; cada tentáculo tiene dos hileras longitudinales de cilios con células glandulares a ambos lados de las pínnulas.
4 Pared del cuerpo consistente en una cutícula con una franja dorsal media ciliada y con otra ventral media en la parte anterior; una epidermis de células columnares con muchas glándulas; una delgada capa de músculos longitudinales.
5 Los adultos sin boca, ni ano, ni tubo digestivo.

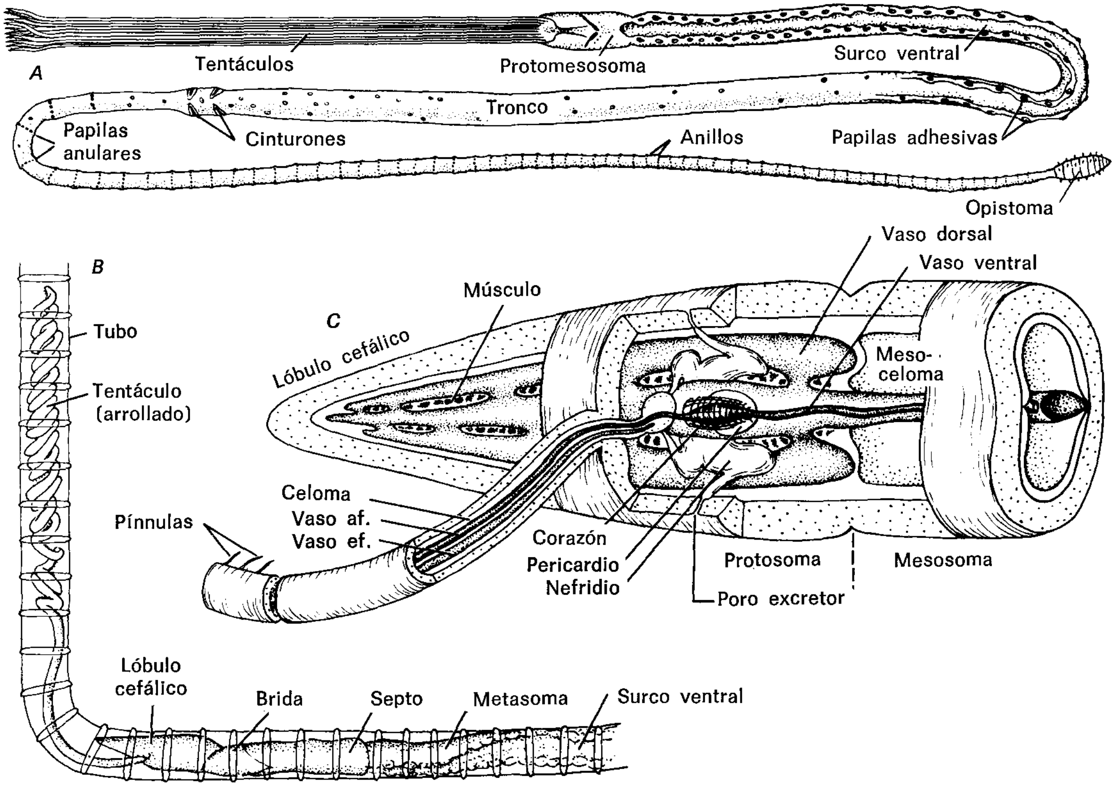

A
Tentáculos
Protomesosoma
Surco ventral
Tronco
Papilas anulares
Cinturones
Anillos
Papilas adhesivas
Opistoma
B
Tubo
Tentáculo (arrollado)
Pínnulas
Lóbulo cefálico
Brida
Septo
Metasoma
Surco ventral
C
Lóbulo cefálico
Músculo
Vaso dorsal
Vaso ventral
Meso-celoma
Celoma
Vaso af.
Vaso ef.
Corazón
Pericardio
Nefridio
Protosoma
Mesosoma
Poro excretor

Fig. 20-14 Tipo POGONÓFOROS. *Lamellisabella. A.* Animal entero, aumentado. *Siboglinum. B.* Parte anterior del gusano dentro del tubo, un tentáculo. *C.* Estructura interna del extremo anterior, parte del cuerpo separada. *(Según Ivanov,* 1960.)

6 Celoma no tapizado; el del protosoma se extiende hasta los tentáculos y el del mesosoma y el del tronco están divididos en dos compartimientos.

7 Sistema circulatorio cerrado, con un vaso dorsal medio (la sangre circula hacia atrás) y un vaso ventral medio (la sangre circula hacia adelante); el vaso ventral está ensanchado en el protosoma formando una especie de corazón; hay dos vasos sanguíneos en cada tentáculo, con una asa en cada pínnula.

8 En el protosoma hay dos celomaductos (nefridios) que se abren al exterior.

9 Sistema nervioso en la epidermis, ensanchado en el lóbulo cefálico, del cual salen nervios tentaculares, y un cordón nervioso dorsal medio único.

10 Sexos separados, gónadas pares, testículos largos, en la mitad posterior del tronco, los espermiductos se abren detrás del septo mesosoma-metasoma; ovarios en la mitad anterior del cuerpo, los oviductos se abren en la región media; huevos grandes, cargados de vitelo.

20-33 Historia natural

Debido a lo inaccesible de su hábitat, se tiene poco conocimiento de los detalles de la biología de los pogonóforos. Se supone que se mueven arriba y abajo, dentro de sus largos tubos, y que se alimentan disponiendo sus tentáculos en forma de cilindro. En el espacio que se forma, las pínnulas se entremezclan y constituyen un retículo en el que queda preso el alimento. Hileras de cilios llevan dicho alimento hasta las pínnulas, donde es digerido extracelularmente y luego absorbido. En el mismo dragado, en la fosa Kuriles-Kamchatka, se han recogido diversas especies a profundidades de más de 7500 m. Los POGONÓFOROS son dioicos, con gónadas en el celoma del tronco. Se desconoce el mecanismo de la fecundación, pero algunas especies cuidan de las crías. El desarrollo es poco común: la formación del mesodermo tiene lugar en dos fases, la última de las cuales es típica de los protostomas. Se ignora si se forman larvas.

Los POGONÓFOROS fueron considerados deuterostomas, pero, en 1970, se descubrió el segmento posterior del cuerpo: el opistoma; estaba segmentado y contenía quetas semejantes a las de los anélidos. Esta circunstancia y la formación del mesodermo indican que estos animales son protostomas estrechamente emparentados con los anélidos.

Clasificación

Tipo Pogonóforos (Pogonophora)
(véanse Características)

Orden 1. Atecanefrios (Athecanephria). Parte posterior del tronco sin papilas ventrales adhesivas; nefridióporos laterales; saco pericárdico presente. *Siboglinum,* un tentáculo, ampliamente distribuido en aguas someras o profundas; *Oligobrachia,* de 6 a 12 tentáculos, separados.

Orden 2. Tecanefrios (Thecanephria). Parte posterior del tronco con hileras transversas y ventrales de papilas adhesivas; numerosos tentáculos; nefridióporos en situación media; sin saco pericárdico. *Polybrachia,* tentáculos separados; *Lamellisabella,* tentáculos fusionados formando un cilindro.

Bibliografía

Hyman, L. H. 1959. Pogonophora. *En* The invertebrates. Vol. 5, pp. 208-227, figs. 75-81.

Ivanov, A. V. 1960. Pogonophores. *En* P.-P. Grassé, Traité de zoologie. Vol. 5, fasc. 2, pp. 1521-1622, figs. 1384-1468, 3 láms. en color.

———. 1963. Pogonophora. Traducido del ruso por D. B. Carlisle. Nueva York, Consultants Bureau. XVI + 479 pp., 176 figs. *Muy detallado.*

Nörrevang, Arne (dir.). 1975. The phylogeny and systematic position of the Pogonophora. Berlín, Paul Parey, 143 pp., 104 figs.

Southward, E. C. 1971. Recent researches on the Pogonophora. *Ann. Rev. Oceanogr. Mar. Biol.,* vol. 9, pp. 193-220.

Tipo Onicóforos

20-34 Los Onicóforos

Los componentes del grupo de los ONICÓFOROS (Gr. *onychus,* uña + *phorus,* portador) son pequeños «gusanos andadores» distribuidos discontinuamente desde el Himalaya hasta Nueza Zelanda, parte de África y Sudamérica, la América Central, México y las Antillas. Las 70 especies viven en lugares húmedos y oscuros, en grietas de las rocas, debajo de piedras o debajo de la corteza de árboles en putrefacción.

Peripatus ca
de unos 50 m
drico pero sin
El extremo an
2) un par de p
en posición ve
carnoso y que
córneas que s
alimento, y 4)
lado de la boc
quitinizada, co
finas papilas,
resto de segme
cortas y en for
uñas. En la b
abertura nefrid
posterior, cónic
ra genital únic
La **pared del**
la, la epidermi
serie de capas
transversa) tod
peciales mueve
anterior. Dentr
visa, o **hemoce**
nos. A cada la
con muchas ra
oral. Éstas proc
expelido a va
adhiere a todos
para capturar i
que emplea co
consiste en un t
con una cavida
livales, la farin
largo estómago-
culatorio está f
único, provisto

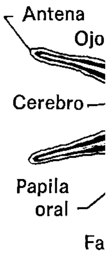


Fig. 2

lasificación

ɔphria). Parte
ıles adhesivas;
dico presente.
ıte distribuido
ɔbrachia, de 6

ria). Parte pos-
ɜrsas y ventra-
ɔs tentáculos;
n saco pericár-
los; Lamellisa-
do un cilindro.

Bibliografía

The invertebra-

En P.-P. Grassé,
2, pp. 1521-1622,

lo del ruso por
ısultants Bureau.
llado.
ıylogeny and sys-
ıora. Berlín, Paul

ırches on the Po-
Mar. Biol., vol. 9,

ipo Onicóforos

los ONICÓFOROS
:ador) son peque-
ıidos discontinua-
Nueza Zelanda,
América Central,
ɜspecies viven en
rietas de las rocas,
corteza de árboles

Peripatus capensis es una especie representativa, de unos 50 mm de longitud, con el cuerpo cilíndrico pero sin cabeza definida (figs. 20-15 y 20-16). El extremo anterior lleva: 1) dos cortas **antenas;** 2) un par de pequeños **ojos** dorsales; 3) una **boca** en posición ventral media, bordeada de un pliegue carnoso y que contiene dos pequeñas **mandíbulas** córneas que sirven para desgarrar o triturar el alimento, y 4) dos **papilas orales** romas, una a cada lado de la boca. La **piel** es delgada y ligeramente quitinizada, con numerosos anillos transversales de finas papilas, cada una con una espina. El único resto de segmentación son 14 a 44 pares de **patas** cortas y en forma de muñón, que terminan en dos uñas. En la base interna de cada pata hay una **abertura nefridial.** El **ano** se abre en el extremo posterior, cónico y romo, precedido de una **abertura genital** única.

La **pared del cuerpo** comprende una fina cutícula, la epidermis, y una delgada pero complicada serie de capas musculares (circular, longitudinal y transversa) todas ellas no estriadas. Músculos especiales mueven las patas y órganos del extremo anterior. Dentro del cuerpo hay una cavidad indivisa, o **hemocele,** que contiene los órganos internos. A cada lado hay una gran **glándula del limo** con muchas ramas y una abertura en cada papila oral. Éstas producen mucus fangoso que puede ser expelido a varios centímetros de distancia y se adhiere a todos los objetos; sirve para la defensa y para capturar insectos y otros pequeños animales que emplea como alimento. El **sistema digestivo** consiste en un tubo recto que va de la boca al ano, con una cavidad bucal, dos grandes glándulas salivales, la faringe muscular, un corto esófago, un largo estómago-intestino y el recto. El **sistema circulatorio** está formado por un vaso dorsal medio, único, provisto de fibras musculares en sus paredes, y un par de aberturas u ostíolos en cada segmento. Numerosas y delicadas invaginaciones tubulares de la pared del cuerpo, denominadas **tráqueas,** parece que deben servir para la respiración. Los **órganos excretores** son pares de estructuras parecidas a nefridios; cada una consta de un saco cerrado en su extremo interno, un embudo ciliado y un conducto, una vesícula ligeramente ensanchada y un nefridióporo. El **sistema nervioso** comprende un par de ganglios cerebrales ovales (el cerebro) encima de la boca, varios nervios anteriores, dos conectivos circunfaríngeos y un par de cordones nerviosos ventrales separados, sin verdaderos ganglios, que se extienden a lo largo del cuerpo y poseen numerosas conexiones transversales. Los ojos se parecen a los de los anélidos.

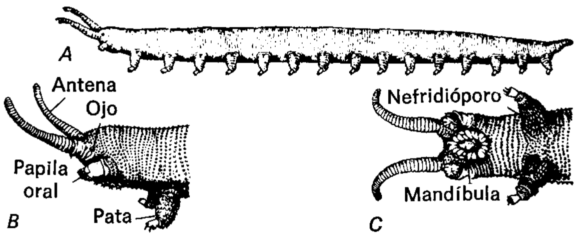


Fig. 20-15 Tipo ONICÓFOROS. *Peripatus. A.* Animal completo, ligeramente aumentado. *B, C.* Extremo anterior visto ventral y lateralmente. (*Según Snodgrass,* 1938.)

Los sexos están separados y los órganos reproductores son pares pero tienen una sola abertura externa. El sistema **masculino** comprende un par de testículos, vesículas seminales, conductos deferentes, y glándulas accesorias y un conducto eyaculador. En la **hembra** los ovarios y oviductos pares se unen a un atrio común junto a la abertura genital. La mayor parte de las especies de ONICÓFOROS son vivíparas y parte de cada oviducto está especializada en forma de útero, donde se desa-

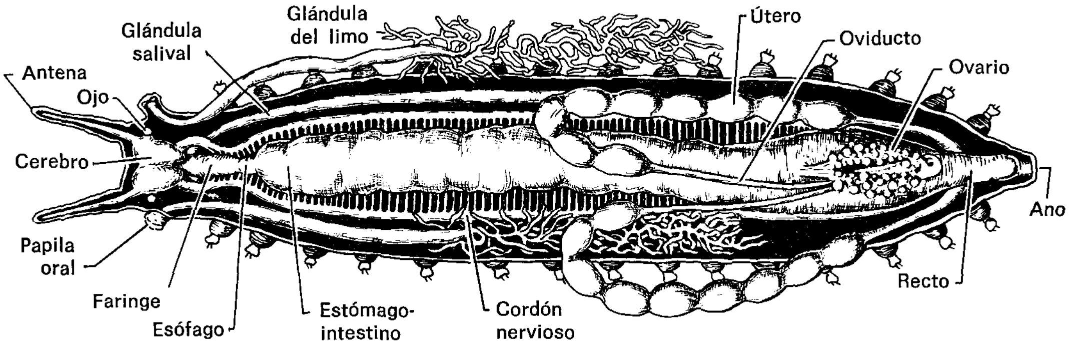


Fig. 20-16 *Peripatus.* **Estructura interna vista dorsalmente.** (*Según Snodgrass,* 1938.)

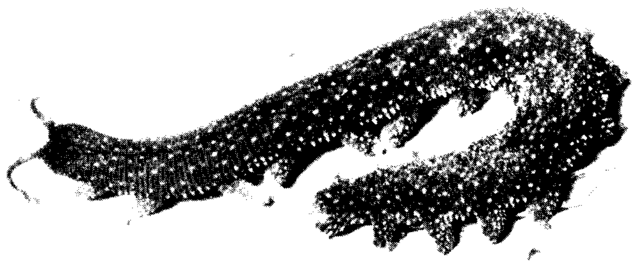


Fig. 20-17 *Peripatus* **vivo.** *(Por cortesía de California Academy of Sciences.)*

rrollan los embriones. En algunas formas se desarrolla un trofoblasto en forma de placenta mediante el cual el embrión obtiene alimento de la pared uterina. Las hembras grandes pueden producir de treinta a cuarenta descendientes por año, los cuales, al nacer, son parecidos a los adultos excepto en el tamaño y en el color.

Los ONICÓFOROS se parecen a los anélidos en la estructura de los ojos, los nefridios segmentarios, los conductos reproductores ciliados y el intestino simple. Entre sus caracteres de artrópodo pueden citarse las mandíbulas que derivan de apéndices, la cavidad del cuerpo que es un hemocele, el «corazón» dorsal con ostíolos, el celoma reducido a las cavidades de los nefridios, los conductos reproductores y la organización general de los órganos reproductores. Sus tráqueas se parecen algo a las de los insectos. Los rasgos peculiares de los ONICÓFOROS son un solo par de mandíbulas, un metamerismo poco acusado, la disposición de las aberturas traqueales, la naturaleza de la piel y los cordones nerviosos separados sin verdaderos ganglios. *Peripatus* pertenece evidentemente a una antigua estirpe, según lo indican sus relaciones con ciertos fósiles cámbricos y su distribución discontinua actual.

Los Deuterostomas menores

La línea evolutiva de los deuterostomas culmina con dos tipos: los EQUINODERMOS y los CORDADOS, que se estudiarán en capítulos posteriores. Los otros dos únicos tipos de deuterostomas son los QUETOGNATOS y los HEMICORDADOS, pequeños ambos en cuanto al número de especies y posiblemente también en cuanto a su ecología, de ahí el apelativo de *menores*. Muestran los rasgos embrionarios típicos de los deuterostomas: la boca surge lejos del blastóporo, el mesodermo se forma por una evaginación del arquénteron y no presentan el tipo de larva trocófora.

Tipo Quetognatos (gusanos saeta)

20-35 Los Quetognatos

Son pequeños animales marinos en forma de torpedo, de 5 a 140 mm de longitud, de los que se conocen 9 géneros y unas 65 especies. Todos son planctónicos, a excepción del género *Spadella.* Se ha descrito una especie fósil del Cámbrico. Las especies son abundantes y llegan a constituir un elemento importante del plancton oceánico. Constituyen el alimento de animales que se alimentan de plancton. Son carnívoros voraces que se alimentan de pequeños crustáceos y de sus larvas, y de otros pequeños organismos, arrojándose sobre ellos como flechas. De esta particularidad han tomado el nombre vulgar de gusanos saeta y el nombre científico del género principal, *Sagitta* (L. flecha). Por ser transparentes también se les llama *gusanos de cristal.* El género *Spadella* vive en aguas poco profundas, adhiriéndose a las rocas y a las algas mediante papilas adhesivas que tiene cerca de la cola. El nombre del tipo se refiere a las quetas que rodean la boca (*chaeton,* queta+*gnathos,* mandíbula).

20-36 Características

1 Región bucal bordeada por cerdas que pueden ocultarse bajo una capucha.

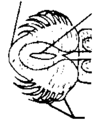


Fig.

2 Simetría bil
mentación.
3 Cuerpo alar
4 Tubo digest
5 Celoma bier
cavidades.
6 Sin órganos
cretores.
7 Sistema ner
ventral y ór
8 Monoicos, d
9 Sólo con mú

Los quetogn
teres que hace
cia filogenética
carecen de rev
y tienen sólo
son característ
bargo, son cel
del celoma. Ad
de cilios y la
otro tipo, a exc

Fig. 2

; embriona-
boca surge
forma por
o presentan

nos saeta)

orma de tor-
le los que se
s. Todos son
Spadella. Se
ámbrico. Las
constituir un
eánico. Cons-
se alimentan
ue se alimen-
; larvas, y de
se sobre ellos
han tomado
y el nombre
ta (L. flecha).
llama *gusanos*
en aguas poco
y a las algas
le cerca de la
a las quetas
gnathos, man-

as que pueden

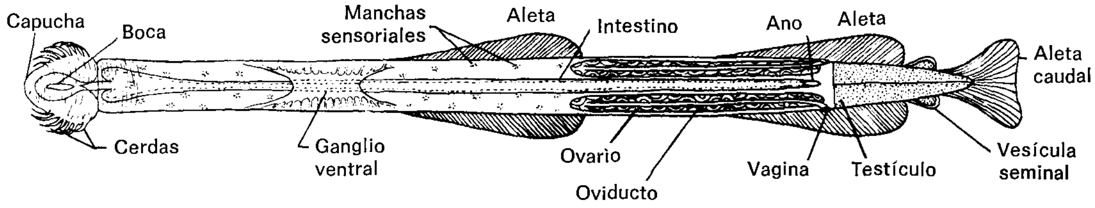


Fig. 20-18 Tipo QUETOGNATOS. Gusano saeta, *Sagitta,* vista ventral; tamaño natural, 20 a 70 mm.

2 Simetría bilateral, 3 capas germinativas, sin segmentación.
3 Cuerpo alargado, con aletas laterales.
4 Tubo digestivo completo, ano ventral.
5 Celoma bien desarrollado formando tres pares de cavidades.
6 Sin órganos circulatorios ni respiratorios ni excretores.
7 Sistema nervioso con un ganglio dorsal y uno ventral y órganos sensoriales.
8 Monoicos, desarrollo directo.
9 Sólo con músculos longitudinales.

Los quetognatos presentan una mezcla de caracteres que hacen difícil su inclusión en una secuencia filogenética. Por una parte, tienen una cutícula, carecen de revestimiento peritoneal en el celoma y tienen sólo músculos longitudinales; todas estas son características de pseudocelomados. Sin embargo, son celomados, con formación enterocélica del celoma. Además, no están segmentados, carecen de cilios y la cola es postanal como en ningún otro tipo, a excepción de los cordados. Por tanto, la estructura del adulto es algo semejante a la de los tipos pseudocelomados, pero el desarrollo embrionario se parece al de los cordados. No existe larva, por lo que es posible su comparación.

20-37 Estructura e Historia natural

El cuerpo es cilíndrico, con tres regiones: **cabeza, tronco** y **cola** (figs. 20-18 y 20-19), y está cubierto por una delgada cutícula. Hay uno o dos pares de **aletas laterales** en el tronco, y una **aleta caudal** transversa en el extremo posterior. La **boca** es una hendidura ventral situada en la cabeza, que es ensanchada, seguida de la faringe musculosa, el **intestino** delgado y recto, y el **ano** al final del tronco. Cada lado de la boca está provisto de hileras de pequeños **dientes** y de un lóbulo provisto de varias **espinas** falciformes y quitinosas, que sirven para agarrar (fig. 20-20); estas espinas son movidas por músculos y sirven para la captura de alimento, que es engullido entero. Una **capucha,** fijada a la base de la cabeza, puede ser extendida hacia adelante

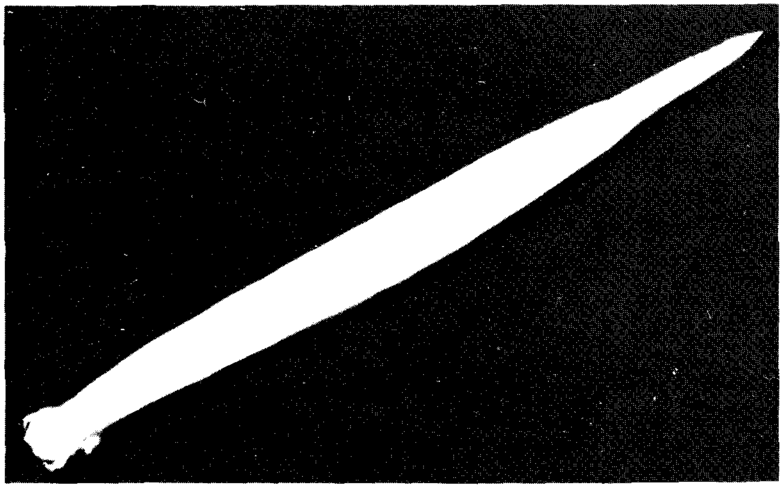


Fig. 20-19 Tipo QUETOGNATOS. Un ejemplar de *Sagitta.* *(Cortesía de G. McDonald.)*

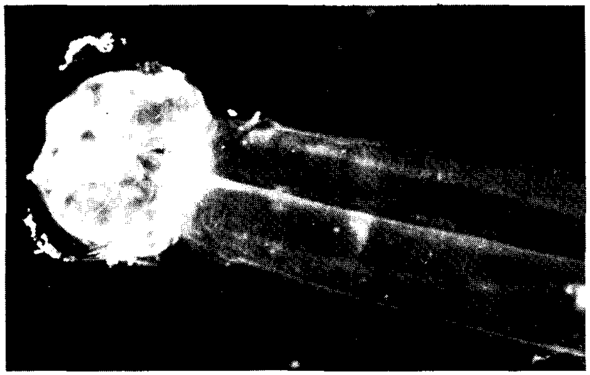


Fig. 20-20 **Tipo QUETOGNATOS.** Cabeza de *Sagitta.* Observar las cerdas. *(Cortesía de G. McDonald.)*

y cubrir los lados y la parte superior. El espacioso **celoma** consiste en tres pares de cavidades separadas por **mesenterios** medios, por encima y por debajo del intestino y entre la cabeza, el tronco y la cola. La **pared del cuerpo** está constituida por una **epidermis** con varias capas de células grandes y provistas de vacuolas sobre una membrana basal y una delgada capa de **músculos** estriados. Cuatro bandas longitudinales de músculos, dos dorsolaterales y dos ventrolaterales, contribuyen a la locomoción. La **pared intestinal** tiene epitelio digestivo por dentro y el revestimiento celómico por fuera, con una delgada capa muscular en el medio. El **sistema nervioso** es de origen ectodérmico e incluye un par de ganglios cerebrales, dorsales respecto a la faringe, un par de conectivos alrededor de esta última y un ganglio ventral en la parte media del tronco, con nervios dirigidos a diferentes partes del cuerpo. En la cabeza, dorsalmente, hay dos **ojos.** En la superficie del cuerpo hay pequeñas **papilas táctiles** con cerdas rígidas. Extendida detrás de la cabeza existe un **asa ciliar** impar de función desconocida, tal vez sensorial.

20-38 Reproducción

Los quetognatos son monoicos, y las células sexuales son derivadas del epitelio celómico. En cada celoma del tronco hay un **ovario** largo y sólido con un **oviducto** extraño porque consta de dos tubos, uno en el interior del otro. El tubo interno se abre al exterior, pero el tubo externo, que se comunica con el ovario, es ciego. Cada celoma caudal contiene un **testículo** sólido y estrecho que descarga células no maduras en el celoma, donde maduran como espermatozoides libres que luego son recogidos por el embudo ciliado de un **conducto espermático** que se abre lateralmente en la cola. Los espermatozoides se reúnen en una vesícula seminal y forman un espermatóforo. La reproducción tiene lugar durante todo el año o durante gran parte de él, y la fecundación es interna, con la ayuda de las células nodrizas que rodean a los óvulos, que perforan la pared del oviducto ciego y permiten la entrada de los espermatozoides. Los óvulos abandonan el cuerpo a través de una rotura de la pared del cuerpo o a través de un conducto especial. Se forma una gástrula típica, y el celoma se origina como unas excrecencias laterales del gastrocele. El joven, al salir del huevo, se parece a un adulto.

Bibliografía

Alvarino, A. 1965. Chaetognaths. *Ann. Rev. Oceanogr. Mar. Biol.,* vol. 3, pp. 115-194.

Beauchamp, P. de. 1960. Chétognathes. En P.-P. Grassé, Traité de zoologie. Vol. 5, fasc. 2, pp. 1500-1520, figs. 1371-1384.

Ghirardelli, E. 1968. Some aspects of the biology of chaethognaths. *Adv. Mar. Biol.,* vol. 6, pp. 271-375.

Hyman, L. H. 1959. Chaetognatha. *En* The invertebrates. Vol. 5, pp. 1-71, figs. 1-19.

Tipo Hemicordados

20-39 Los Hemicordados

Son animales pequeños de cuerpo blando que viven individualmente o en grupos en los fondos marinos arenosos o lodosos. El cuerpo y el celoma están divididos en tres regiones, hay generalmente hendiduras branquiales pares, y el tejido nervioso se halla en la epidermis, dorsal y ventralmente. Un cierto tejido presente en una corta proyección anterior que sale de la cavidad bucal se consideraba en otro tiempo como un notocordio, por lo que se colocaba este grupo en el tipo de los CORDADOS. Estudios posteriores han demostrado que no se trata de un notocordio sino de una prolongación de la boca que aquí se denomina **bolsa bucal** (estomocordio). Entre los hemicordados y los cordados hay semejanzas en las hendiduras branquiales que se hallan en la faringe y en un cordón del collar que forma parte del sistema nervioso: por

---

su origen a pa
hueco en algun
El embrión y l
dos y de los e
mucho por las
digestivo, y tam
tóporo (deuter
porque el celon
dividido en tre
ren un origen c

20-40 Caracter

1 Simetría bil
germinativas
(protosoma,
miforme (en
vaso, dentro
2 Numerosas h
lamente dos,
3 La pared de
mis, tejido n
ritoneo que
4 Hay una bo
la cavidad b
5 Tubo digesti
pneustos) o
y ano cerca
6 Celoma divid
sosoma y me
7 Sistema circu
dorsales y ve
pulsátil en el
8 La excreción
el glomérulo
bolsa bucal.
9 Sistema nervi
región media
10 Sexos separa
con numeros
to o con una
branquios co
los adultos se

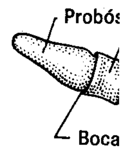


Fig. 20-

que luego son
e un **conducto**
ite en la cola.
na vesícula se-
a reproducción
durante gran
na, con la ayu-
n a los óvulos,
ciego y permi-
les. Los óvulos
una rotura de
un conducto es-
ca, y el celoma
aterales del gas-
, se parece a un

Bibliografía

. *Rev. Oceanogr.*
es. En P.-P. Gras-
. 2, pp. 1500-1520,
of the biology of
ol. 6, pp. 271-375.
n The invertebra-

Hemicordados

blando que viven
los fondos mari-
y el celoma es-
ay generalmente
el tejido nervioso
ventralmente. Un
ta proyección an-
al se consideraba
lio, por lo que se
de los CORDADOS.
trado que no se
una prolongación
nina **bolsa bucal**
rdados y los cor-
diduras branquia-
en un cordón del
ma nervioso: por

su origen a partir de la epidermis dorsal, por ser hueco en algunos casos y por su situación dorsal. El embrión y la larva primitiva de los hemicordados y de los equinodermos asteroideos se parecen mucho por las bandas ciliadas y la forma del tubo digestivo, y también en que el ano deriva del blastóporo (deuterostoma), pero muy especialmente porque el celoma se origina del enterocele y está dividido en tres partes. Todos estos rasgos sugieren un origen común.

20-40 Características

1 Simetría bilateral, sin segmentación, 3 capas germinativas; cuerpo dividido en tres regiones (protosoma, mesosoma y metasoma), o bien vermiforme (enteropneustos) o bien en forma de vaso, dentro de una cubierta (pterobranquios).
2 Numerosas hendiduras branquiales pares, o solamente dos, o ninguna.
3 La pared del cuerpo está formada por epidermis, tejido nervioso, fibras musculares y un peritoneo que tapiza el celoma.
4 Hay una bolsa bucal anterior que emerge de la cavidad bucal.
5 Tubo digestivo recto y ano terminal (enteropneustos) o bien tubo digestivo en forma de U y ano cerca de la boca (pterobranquios).
6 Celoma dividido en tres partes, par en el mesosoma y metasoma.
7 Sistema circulatorio abierto, vasos o conductos dorsales y ventrales en el mesosoma y un vaso pulsátil en el protosoma.
8 La excreción se realiza posiblemente mediante el glomérulo (¿nefridio?) situado cerca de la bolsa bucal.
9 Sistema nervioso difuso, en la epidermis, en la región media dorsal y ventral.
10 Sexos separados, iguales; los enteropneustos con numerosas gónadas pares, desarrollo directo o con una fase de larva tornaria; los pterobranquios con 2 gónadas y una fase larvaria; los adultos se reproducen por gemación asexual.

20-41 Clase Enteropneustos

Son animales alargados, de 25 mm a 2,50 m de longitud. La mayor parte de ellos viven en aguas poco profundas, aunque algunos alcanzan mayores profundidades. Abren galerías poco profundas mediante su blanda probóscide, y un mucus pegajoso secretado por glándulas existentes en la piel forma una cápsula tubular de arena y de restos de distinta naturaleza, dentro de la cual vive el animal. Las galerías tienen forma de U, con dos aberturas, y por la abertura posterior son expulsados montoncitos fecales en forma espiral. Se conocen unos 12 géneros y 70 especies. *Balanoglossus* se halla distribuido por todo el mundo, y *Ptychodera* se halla en las aguas tropicales. *Saccoglossus* (= *Dolichoglossus)* habita en ambas costas de Norteamérica; *S. kowalevskii* se halla desde Beaufort, Carolina del Norte, hasta la bahía de Massachusetts, y alcanza 17,5 cm de longitud. *S. pusillus,* del sur de California, alcanza 75 mm de longitud y tiene una coloración anaranjada brillante; en *S. kowalevskii* la probóscide es de color blanco amarillento, el collar rojo anaranjado y el tronco de amarillo anaranjado a verde amarillento en su parte posterior. Algunos enteropneustos tienen un olor persistente y, a menudo, desagradable.

El cuerpo (fig. 20-21) comprende la **probóscide,** de **collar** y un largo **tronco.** Detrás del collar existen numerosas **hendiduras branquiales** a cada lado. En posición ventral respecto a éstas existe una cresta lateral que marca la presencia de las gónadas. Algunas especies poseen crestas transversales pares, dorsalmente detrás de las branquias, que corresponden a los riegos hepáticos. La **boca** se abre ampliamente en el borde ventral anterior del collar, detrás de la probóscide; sigue un **cavidad bucal** dilatada, luego la **faringe,** con aberturas en forma de U en la parte superior a cada lado, las cuales comunican con el exterior. El **intestino** es recto, con **ciegos hepáticos** dorsales (sacos hepáticos, y conduce al **ano** terminal.

Se cree que en los animales vivos las cavidades de la probóscide y del collar (fig. 20-22) se llenan

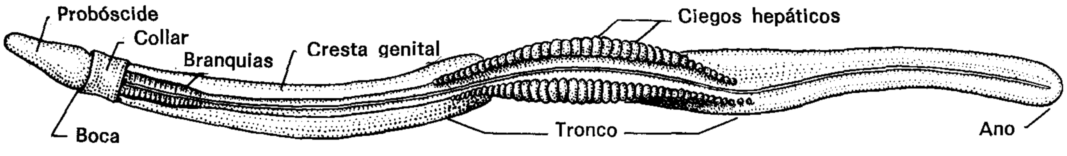


Fig. 20-21 El enteropneusto *Saccoglossus* **(tipo HEMICORDADOS), vista dorsal,** *(Según Spengel.)*

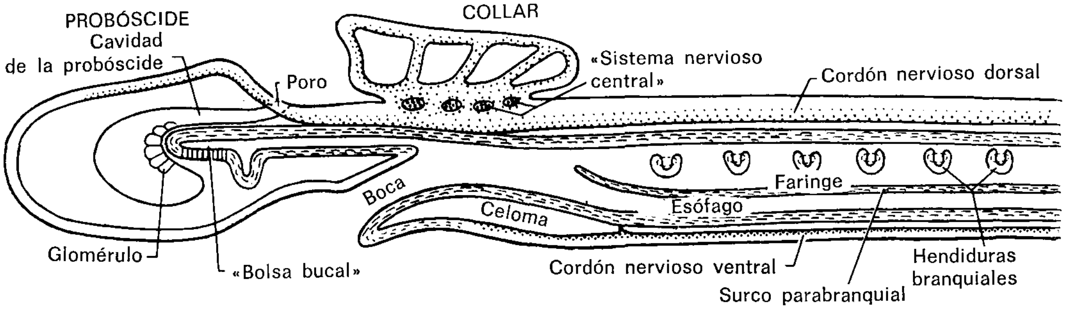

PROBÓSCIDE
Cavidad de la probóscide
Poro
COLLAR
«Sistema nervioso central»
Cordón nervioso dorsal
Faringe
Boca
Celoma
Esófago
Glomérulo
«Bolsa bucal»
Cordón nervioso ventral
Surco parabranquial
Hendiduras branquiales

Fig. 20-22 Tipo HEMICORDADOS. El enteropneusto *Saccoglossus.* Sección media de la porción anterior; esquemático.

de agua a través de los poros existentes en la superficie dorsal; cuando estas partes se ponen turgentes, el animal mina en la arena o el barro, ayudado por los movimientos musculares del tronco. La boca permanece abierta, de manera que penetra restos orgánicos. El agua pasa por las aberturas branquiales para la respiración, las substancias orgánicas sirven de alimento y la arena es expulsada por el ano.

El **sistema circulatorio** comprende un vaso dorsal medio por el cual circula hacia adelante sangre incolora (como en los anélidos) y un vaso medio ventral. Ambos vasos se unen en un seno central, dorsal con respecto a la bolsa bucal, y con otras ramificaciones cerca de las hendiduras branquiales. Por encima del seno central se halla la «vesícula cardial», que contiene fibras musculares cuyas contracciones contribuyen a impulsar la sangre, primero hacia adelante hasta el glomérulo y luego hacia el vaso ventral para abastecer al cuerpo. Probablemente las contracciones de los vasos mayores hacen también que la sangre circule. Un pequeño glomérulo impar (glándula de la probóscide) se cree que es el **órgano excretor**.

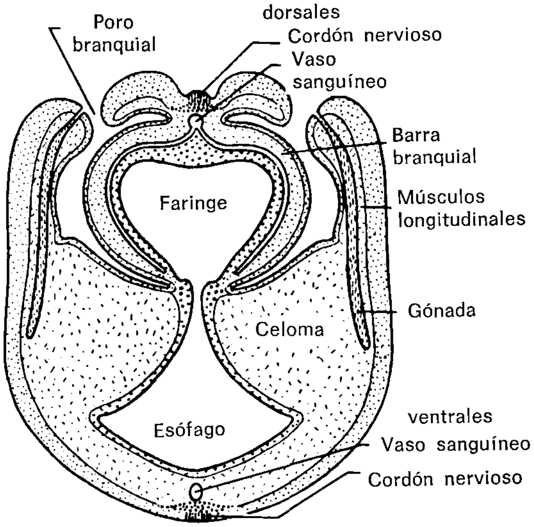

Poro branquial
dorsales
Cordón nervioso
Vaso sanguíneo
Barra branquial
Faringe
Músculos longitudinales
Gónada
Celoma
Esófago
ventrales
Vaso sanguíneo
Cordón nervioso

Fig. 20-23 Tipo HEMICORDADOS. Sección transversal a través de la faringe. *(Modificado de Sedgwick, Textbook of zoology, George Allen & Unwin, Ltd.)*

En la **pared del cuerpo** (fig. 20-23) la gruesa epidermis ciliada contiene numerosas células secretoras de mucus; descansa sobre una membrana basal, debajo de la cual hay capas musculares. El **sistema nervioso** consiste en células y fibras en la base de la epidermis. Las concentraciones de éstas forman un «cordón» nervioso dorsal y otro ventral, medios, de pequeño tamaño, con un conectivo anular entre ambos, situado detrás del collar. En el collar, en posición dorsal respecto a la cavidad bucal, hay un grueso cordón, hueco en algunas especies, con numerosas fibras nerviosas en la epidermis de la probóscide.

La bolsa bucal consiste en una corta evaginación anterior del tubo digestivo en la parte posterior de la probóscide. También existe un pequeño esqueleto de la probóscide, de substancia resistente. El **celoma** está representado por cinco cavidades, una en la probóscide, un par en el collar y otro en el tronco.

Los sexos están separados, con **gónadas** múltiples en dos series dorsolaterales que van desde detrás del collar hasta los ciegos hepáticos; cuando están maduras, descargan inmediatamente su contenido al exterior por un poro independiente; la fecundación es externa. En algunas especies sale del huevo una pequeña larva tornaria ovoide, muy transparente y con bandas de cilios superficiales

---

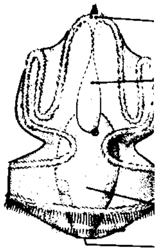

VISTA ABORAL

Fig. 20-24 Tipo H
Spengel.)

(figuras 20-24 y
bóscide y el coll
americanas de S
mente, sin fase la
regenerar la regi
collar.

20-42 Clase Pte

Estas pequeñas
someras somo en
rentes de los ENT
pero se parecen a
conocen unas 20
mente en el hemis
dopleura tienen
tud y viven en t
partir de una ba
conchas del fond
10 cm de anchura
por gemación, a
individuos están
un par de brazos
ciliados y una gó
quiales. En camb
lonia arbustiva co
que suelen tener
individuo posee
numerosos brazos
tivo en forma de
litario y sin tubo
cen por gemación
son del período
tácico.

Un grupo rela
DEOS) se conoce s
transparentes (10
digestivo en form
y bandas ciliadas

sal

s branquia-
la «vesícu-
lares cuyas
la sangre,
ulo y luego
al cuerpo.
s vasos ma-
ule. Un pe-
probóscide)

gruesa epi-
ılas secreto-
embrana ba-
sculares. El
fibras en la
nes de éstas
y otro ven-
ın conectivo
l collar. En
a la cavidad
ı algunas es-
en la epider-

evaginación
rte posterior
pequeño es-
ia resistente.
o cavidades,
lar y otro en

nadas múlti-
'an desde de-
icos; cuando
ıente su con-
diente; la fe-
ecies sale del
ovoide, muy
superficiales

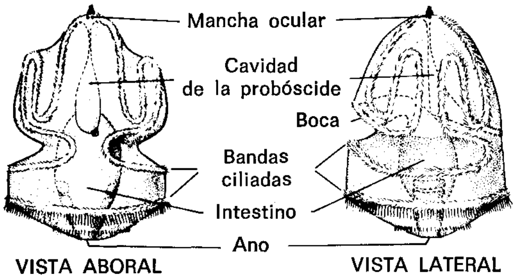


Fig. 20-24 **Tipo HEMICORDADOS.** Larva tornaria. *(Según Spengel.)*

(figuras 20-24 y 20-25); en la metamorfosis la probóscide y el collar se hacen patentes. Las especies americanas de *Saccoglossus* se desarrollan directamente, sin fase larvaria. Los enteropneustos pueden regenerar la región del tronco, la probóscide y el collar.

20-42 Clase Pterobranquios

Estas pequeñas formas, que viven tanto en aguas someras somo en aguas profundas, son muy diferentes de los Enteropneustos en los rasgos básicos pero se parecen a los Briozoos en su apariencia. Se conocen unas 20 especies en 3 géneros, principalmente en el hemisferio sur. Los individuos de *Rhabdopleura* tienen aproximadamente 1 mm de longitud y viven en tubos anillados que se ramifican a partir de una base común adherida a las rocas o conchas del fondo; una colonia llega a tener unos 10 cm de anchura (fig. 20-26). La colonia se forma por gemación, a partir de un individuo, y todos los individuos están conectados por un cordón. Hay un par de brazos provistos de tentáculos huecos y ciliados y una gónada, pero no hay aberturas branquiales. En cambio, *Cephalodiscus* forma una colonia arbustiva con numerosos individuos agregados que suelen tener menos de 5 mm de longitud. Cada individuo posee un par de aberturas branquiales, numerosos brazos con tentáculos, un tubo digestivo en forma de U y 2 gónadas. *Atubaria* vive solitario y sin tubo. Los Pterobranquios se reproducen por gemación y sexualmente. Las formas fósiles son del período Ordoviciense y a partir del Cretácico.

Un grupo relacionado (Clase Planctoesferoideos) se conoce solamente por sus larvas pelágicas transparentes (10 mm de diámetro), con un tubo digestivo en forma de U, algunos sacos celómicos y bandas ciliadas muy ramificadas en la superficie.

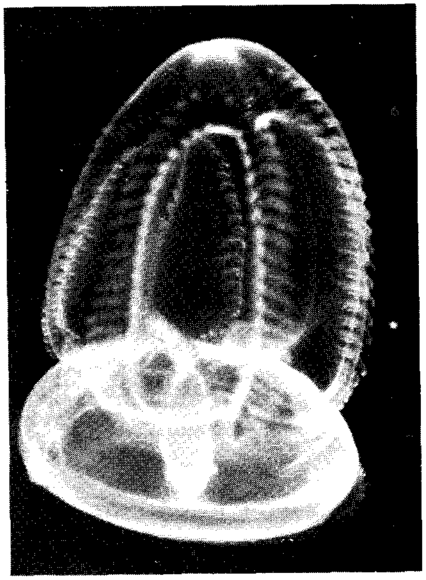


Fig. 20-25 **Tipo HEMICORDADOS.** Larva tornaria viva. *(Cortesía de R. L. Larson.)*

Los Hemicordados están muy emparentados con los equinodermos, con los que comparten numerosos rasgos embrionarios y larvas semejantes. La presencia de hendiduras branquiales en los hemicordados indica también un estrecho parentesco con los Cordados, el único tipo que, además de los hemicordados, posee estas hendiduras branquiales.

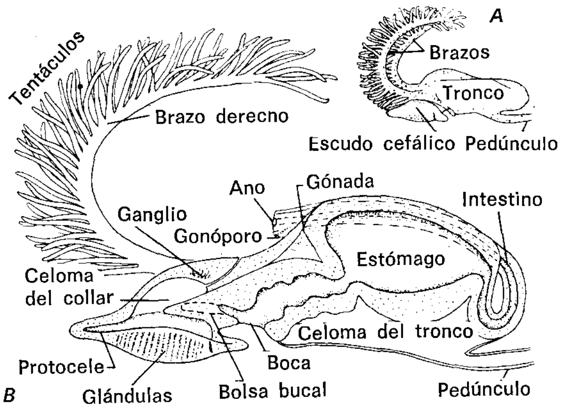


Fig. 20-26 **Tipo HEMICORDADOS. Clase PTEROBRANQUIOS.** *Rhabdopleura. A.* Forma externa. *B.* Sección media. Las glándulas del escudo cefálico (= probóscide) secretan un tubo anillado. Las cavidades celómicas del collar y del tronco son pares, separadas por un mesenterio. *(Adaptado de L. H. Hyman, 1959, The Invertebrates.)*

Clasificación

Tipo Hemicordados (Hemichordata)

(Estomocordados (Stomochorda); véanse Características)

Clase 1. Enteropneustos (Enteropneusta).

Vermiformes, solitarios, cuerpo de 25 mm a 2,5 m de longitud, carnosos y contráctiles, con una probóscide, un collar y un tronco; de 10 a 80 o más hendiduras branquiales pares; tubo digestivo recto; celoma definido, con tres regiones; sin tentáculos. Unas 63 especies del Reciente. *Ptychodera,* arrecifes tropicales de coral; *Balanoglossus, Saccoglossus,* de distribución universal en la arena o barro de la playa.

Clase 2. Pterobranquios (Pterobranchia).

Hasta 7 mm de longitud, cuerpo vasiforme generalmente en grupos o colonias encerrados en cámaras secretadas; tubo digestivo en forma de U; 2 hendiduras branquiales o ninguna; collar con brazos ciliados y ramificados provistos de tentáculos; se reproducen sexualmente o por gemación.

Orden 1. Rabdopléuridos (Rhabdopleurida). Con 2 brazos; sin hendiduras branquiales; una gónada; colonial, los individuos conectados por un estolón, cada uno encerrado en un tubo secretado. *Rhabdopleura.*

Orden 2. Cefalodíscidos (Cephalodiscida). Con varios brazos; 2 hendiduras branquiales; 2 gónadas; individuos separados, libres o agrupados en colonias, encerrados en una cámara secretada común. *Cephalodiscus, Atubaria.*

Clase 3. Planctoesferoideos (Planctosphaeroidea).

Conocido solamente por una forma larvaria peculiar.

Bibliografía

Barrington, E. 1965. The biology of Hemichordata and Protochordata. San Francisco, W. H. Freeman and Co. VI + 176 pp., ilus.

——— y **R. Jefferies** (dirs.). 1975. Protochordates. Symposia of the Zoological Society of London núm. 36. Nueva York, Academic Press, Inc. XIII + 361 pp.

Dawydoff, C. 1948. Stomocordes. *En* P.-P. Grassé, Traité de zoologie. Vol. 11, pp. 367-532, 134 figs.

Hyman, L. H. 1959. Hemichordata. *En* The invertebrates. Vol. 5, pp. 72-207, figs. 20-74.

Morgan, T. H. 1894. The development of Balanoglossus. *J. Morphol.,* vol. 9, pp. 1-86 ilus.

Van der Horst, C. J. 1927-1939. Hemichordata. *En* H. G. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 4, pt. 4, libro 2, pp. 1-737, 732 figs.

21

Tipo Mc

Los Moluscos (La
po blando e inse
por una cabeza ar
visceral dorsal. El
do por un manto
cencia de la pare
tegido por una co
prende siete clases
sas: *Neopilina* (c
tones (POLIPLACÓ
ROS), *Dentalium* (
sas (GASTERÓPODC
VOS (BIVALVOS) y
(CEFALÓPODOS).

El tipo MOLUSC
cuanto a amplitu
y es el grupo prin
la evolución de
presentan una am
po como en el esp
de el Cámbrico; n
al número de ind
el punto de vista
te de los molusco
y babosas han inv
terrestres, y los b

por un estolón,
secretado. *Rhab-*

alodiscida). Con
quiales; 2 góna-
o agrupados en
ra secretada co-

tosphaeroidea).

a larvaria pecu-

Bibliografía

Iemichordata and
H. Freeman and

. Protochordates.
y of London núm.
nc. XIII + 361 pp.
En P.-P. Grassé,
7-532, 134 figs.
n The invertebra-

nt of Balanoglos-
ilus.
nichordata. *En* H.
n des Tierreichs.
figs.

21

Tipo Moluscos

Los Moluscos (Lat. *mollis,* blando) tienen el cuerpo blando e insegmentado, formado típicamente por una cabeza anterior, un pie ventral y una masa visceral dorsal. El cuerpo está más o menos rodeado por un manto fino y carnoso, que es una excrecencia de la pared del cuerpo, y suele estar protegido por una concha caliza externa. El tipo comprende siete clases, de aspecto y costumbres diversas: *Neopilina* (clase Monoplacóforos), los quitones (Poliplacóforos), *Solenogaster* (Aplacóforos), *Dentalium* (Escafópodos), caracoles y babosas (Gasterópodos), almejas, ostras y otros bivalvos (Bivalvos) y los nautilos, calamares y pulpos (Cefalópodos).

El tipo Moluscos es el segundo tipo animal en cuanto a amplitud, con más de 80 000 especies, y es el grupo principal en la línea protostómica de la evolución de los invertebrados. Los moluscos presentan una amplia distribución tanto en el tiempo como en el espacio, pues sus restos se hallan desde el Cámbrico; muchos son abundantes en cuanto al número de individuos y son importantes desde el punto de vista ecológico. Aunque la mayor parte de los moluscos son marinos, diversos caracoles y babosas han invadido los medios dulceacuícolas y terrestres, y los bivalvos son comunes en el agua dulce. Junto con los artrópodos, los moluscos están adaptados a un mayor número de hábitats que cualquier otro tipo invertebrado. La mayor parte de los moluscos son animales de vida libre que se arrastran lentamente y presentan una estrecha asociación con el substrato. Unos pocos viven fijos sobre las rocas, conchas o madera, algunos son minadores, otros flotan, y los calamares y pulpos son nadadores. Son de gran importancia económica las almejas, ostras, calamares y otras especies que constituyen un alimento para el hombre y algunos bivalvos que producen perlas. Algunos caracoles y babosas se alimentan de plantas cultivadas, ciertos caracoles de agua dulce son huéspedes intermediarios de gusanos parásitos, un grupo de almejas de agua dulce tiene larvas que parasitan a peces, y los teredos perjudican a los buques y muelles de madera. La malacología es la ciencia que trata de los moluscos; la conquiliología es el estudio de las conchas, especialmente las de los moluscos. El coleccionar conchas es una afición popular y ha contribuido en gran manera al conocimiento de los moluscos. Las conchas fósiles a menudo se hallan en buen estado de conservación y sirven como indicadores útiles para las épocas geológicas primitivas.

21-1 Características

1 Cuerpo de ordinario corto y parcial o totalmente incluido en una excrecencia carnosa de la pared del cuerpo denominada **manto,** que puede estar modificada de modo diverso; entre el manto y la masa visceral se encuentra la **cavidad del manto,** que contiene los componentes de algunos sistemas (perdida secundariamente en algunos grupos).

2 La concha, si existe, es secretada por el manto y está formada por una, dos u ocho partes; cabeza y pie ventral muscular muy afines, con el pie diversamente modificado para reptar, minar, nadar o capturar alimento.

3 Tubo digestivo completo, complejo, con conductos ciliados para separar las pequeñas partículas; boca con una **rádula** provista de hileras transversas de pequeños dientes quitinosos para raer el alimento (excepto los Bivalvos); el ano se abre en la cavidad del manto; una gran glándula digestiva y a menudo glándulas salivales.

4 Sistema circulatorio abierto (excepto en los Cefalópodos), formado por un corazón dorsal con una o dos aurículas y ventrículos, de ordinario dentro de una cavidad pericárdica, una aorta interior y otros vasos y muchos espacios sanguíneos (hemoceles) en los tejidos.

5 La respiración se verifica por uno o numerosos **ctenidios** (branquias), de estructura única, que se hallan en la cavidad del manto (perdidos secundariamente en algunos), por la cavidad del manto o por el manto.

6 Excreción por riñones (nefridios), uno, dos o seis pares, o uno que generalmente comunican con la cavidad pericárdica y salen a la cavidad del manto; el celoma reducido a las cavidades de los nefridios, gónadas y pericardio.

7 Sistema nervioso formado típicamente por un anillo nervioso circumesofágico con diversos pares de ganglios y dos pares de cordones nerviosos; un par inerva el pie y el otro, la masa visceral; muchos con órganos táctiles, olfatorios o gustativos, manchas oculares u ojos complejos y estatocistos para el equilibrio.

8 Los sexos suelen estar separados (algunos hermafroditas, unos pocos protándricos); una o dos o cuatro gónadas, con conductos; fecundación externa o interna, en su mayor parte ovíparos; segmentación del huevo determinada, espiral, desigual y total (meroblástica en los Cefalópodos); larva **velígera** y **trocófora,** o fase parásita (Uniónidos) o desarrollo directo (Pulmonados, Cefalópodos).

9 No segmentados (excepto los Monoplacóforos); simetría bilateral o asimétrica.

21-2 Relaciones filogenéticas

Aunque los antiguos zoólogos confundían los braquiópodos y percebes con los moluscos, el tipo es uno de los que están más claramente definido y de ordinario todos los moluscos se reconocen con facilidad como pertenecientes a él. Poseen tres características que no se encuentran en ningún otro tipo: el manto, la rádula y los ctenidios.

Gracias a sus conchas, los moluscos han dejado un buen registro fósil, y todas las clases principales se conocen desde el Paleozoico. No obstante, las distintas clases de moluscos son a menudo muy diferentes entre sí, y el registo fósil no indica las formas intermedias que podrían relacionar las diversas clases ni tampoco indica el grupo ancestral. Una situación semejante se presenta con respecto a la relación de los moluscos con los otros tipos invertebrados. A falta de tales fósiles, los biólogos se han visto obligados a utilizar los rasgos de los moluscos vivientes en un intento por construir las relaciones filogenéticas y los caracteres de un molusco primitivo y generalizado.

Los moluscos son indudablemente invertebrados protostomas, ya que presentan en el desarrollo la característica segmentación espiral, la formación del mesodermo, la formación del celoma y la larva trocófora de esta línea. Los otros tipos dominantes de protostomas celomados son los Artrópodos y los Anélidos, y un carácter básico y diagnóstico de la construcción de su cuerpo es la presencia de segmentación. Este carácter ha sido un obstáculo en los esfuerzos por relacionar los moluscos con estos tipos. Sin embargo, en 1959, se estableció una nueva clase de molusco y recibió el nombre de *Neopilina,* un molusco que presenta los órganos con una cierta disposición segmentaria y que fue considerado el eslabón perdido. Desde el descubrimiento de *Neopilina* ha sido más fácil relacionar los moluscos con la línea evolutiva anélidos-artrópodos (fig 21-1).

Los moluscos y los anélidos comparten una cantidad de rasgos referentes al desarrollo que sugieren un estrecho parentesco. Estos incluyen un modelo de segmentación espiral notablemente similar y una larva trocófora semejante. La disposición

segmentaria
plias que ir
origen a par
No obstar
grande y se
mucoso-ciliar
so semejante
sugerido a o
se originan
comparten a
y también
nada y espir
Incluso ac
anélidos, per
posición de
rido algunos
que la dispo
condición pr
el eslabón de
ción se habr
clases. Un se
las clases de
Ros, de la lí
de la segmen
los Monopla
tación tuvier
tendrían un
luscos deriv
artrópodos a
y luego los
de los molu
segmentación
evolutiva: en
Moluscos, e
placóforos.
Dada la f
vientes com
morfológicas
de moluscos,
permanecen

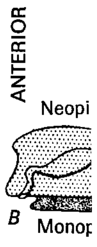


Fig
(p

ásita (UNIÓ-
ADOS, CEFA-

LACÓFOROS);

lían los bra-
s, el tipo es
definido y
conocen con
seen tres ca-
ningún otro
ios.
s han dejado
ses principa-
No obstante,
menudo muy
no indica las
ionar las di-
grupo ances-
enta con res-
con los otros
siles, los bió-
ar los rasgos
nto por cons-
caracteres de

invertebrados
desarrollo la
la formación
ma y la larva
s dominantes
RTRÓPODOS y
y diagnóstico
presencia de
un obstáculo
moluscos con
estableció una
mbre de *Neo-*
órganos con
que fue consi-
descubrimien-
relacionar los
los-artrópodos

rten una can-
llo que sugie-
luyen un mo-
mente similar
a disposición

segmentaria de *Neopilina* añade pruebas más amplias que indican el estrecho parentesco y/o un origen a partir de los anélidos.

No obstante, los moluscos carecen de un celoma grande y se mueven lentamente, mediante métodos mucoso-ciliares, y pueden tener un sistema nervioso semejante al de una escala. Estos rasgos han sugerido a otros zoólogos que tal vez los moluscos se originan de los gusanos planos turbelarios, que comparten algunos de los rasgos ya mencionados y también presentan una segmentación determinada y espiral.

Incluso aceptando el estrecho parentesco con los anélidos, permanece la cuestión referente a la disposición de las clases de moluscos; se han sugerido algunos esquemas filogenéticos. Uno supone que la disposición segmentaria de *Neopilina* es la condición primitiva del tipo y hace de este grupo el eslabón de unión con los anélidos; la segmentación se habría perdido en la evolución de las otras clases. Un segundo esquema hace derivar a todas las clases de moluscos, excepto los MONOPLACÓFOROS, de la línea protostómica antes de la aparición de la segmentación y hace derivar por separado a los MONOPLACÓFOROS después de que la segmentación tuviera lugar; de este modo, los moluscos tendrían un origen difilético. Por último, los moluscos derivarían de la línea evolutiva anélidos-artrópodos antes de la aparición de la segmentación y luego los MONOPLACÓFOROS surgirían más tarde de los moluscos. En este esquema se cree que la segmentación ha aparecido dos veces en la historia evolutiva: en la línea anélidos-artrópodos y, en los MOLUSCOS, en la línea que condujo a los MONOPLACÓFOROS.

Dada la falta de formas intermedias, tanto vivientes como fósiles, y las grandes diferencias morfológicas entre los diversos grupos vivientes de moluscos, el verdadero origen y las relaciones permanecen oscuras.

21-3 Rasgos generales

Los moluscos son un grupo diverso tanto en la forma del cuerpo como en los hábitats que ocupan (figura 21-1). Aunque las distintas clases difieren entre sí, la mayoría de los moluscos comparten una serie de rasgos anatómicos y fisiológicos que son únicos o característicos del tipo. Se repasan aquí estos rasgos antes de tratar detalladamente cada una de las clases. Los zoólogos han intentado agrupar en diversas ocasiones estos rasgos básicos a fin de construir el molusco antepasado hipotético o generalizado que podría considerarse como el antepasado común de todo el tipo. Aunque esta construcción es complicada debido a los desacuerdos ya mencionados referentes a la posición de los MONOPLACÓFOROS y la segmentación, es posible todavía, sin llegar a construir el animal realmente, discutir los rasgos básicos de los moluscos con respecto a los que existe un amplio acuerdo entre los zoólogos.

La mayor parte de los moluscos vivientes primitivos —quitones, solenogastros y monoplacóforos— y la mayoría de los moluscos vivientes, y probablemente las formas ancestrales, son animales de movimientos lentos que viven del substrato en ambientes acuáticos. Por tanto se supone que el molusco ancestral vivía en un lugar semejante y poseía un ancho **pie** plano con la cabeza en el extremo anterior. El resto del cuerpo, que contenía los principales órganos viscerales, se proyectaba dorsalmente por encima del pie y estaba cubierto por un **manto** que secretaba al exterior una concha única semejante a un gorro. Posiblemente había una **cavidad del manto** en la parte posterior entre el manto y la masa visceral. La cavidad del manto contenía probablemente un par de **ctenidios** (branquias) y allí se abrían los conductos provenientes de los nefridios y del ano. El tubo digestivo era completo, con un órgano raspador, la **rádula,** en la

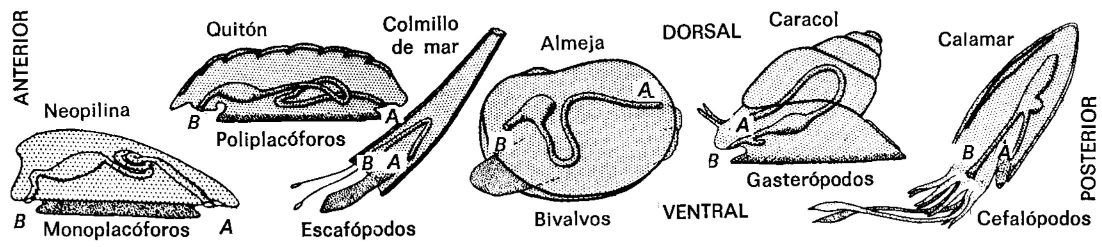


Fig. 21-1 Tipo MOLUSCOS. Relaciones, en las seis clases, entre la concha (líneas gruesas), el pie (punteado), el tubo digestivo (sombreado), la boca *(B)* y el ano *(A)*.

región bucal. El animal se alimentaba probablemente de las algas raspadas del substrato por la rádula, y el estómago estaba modificado para tratar las pequeñas partículas. Un par de riñones (nefridios) comunicaban probablemente la cavidad pericárdica con la del manto. Los riñones eliminaban los desechos metabólicos y también servían para transportar los gametos al exterior a partir de las gónadas adyacentes al pericardio y que descargaban en él. El celoma estaba confinado al pericardio principalmente, y el corazón tenía un ventrículo y dos aurículas. El sistema circulatorio era abierto, con muchos espacios sanguíneos grandes en los tejidos. El sistema nervioso constaba de un anillo circumesofágico y de cordones longitudinales.

Como rasgo característico de los moluscos, el manto forma la concha, los sifones y también la cavidad del manto. En los caracoles terrestres, la cavidad del manto está vascularizada y sirve de pulmón. La **concha** de los moluscos está compuesta por una capa externa de materia proteinácea denominada **perióstraco** y dos capas de carbonato cálcico: una capa **prismática** central y una capa de **nácar** interna (fig. 21-19). El borde externo del manto tiene dos surcos, de los cuales, el externo (surco del perióstraco) secreta el perióstraco. Las células situadas cerca del borde del manto secretan la capa prismática, mientras que toda la superficie externa del manto secreta la capa de nácar. La concha crece por tanto en longitud en el borde pero en grosor en las demás partes. El surco del manto interno está bordeado por dos lóbulos, y el interno es muscular y el responsable de la formación de los sifones cuando existen.

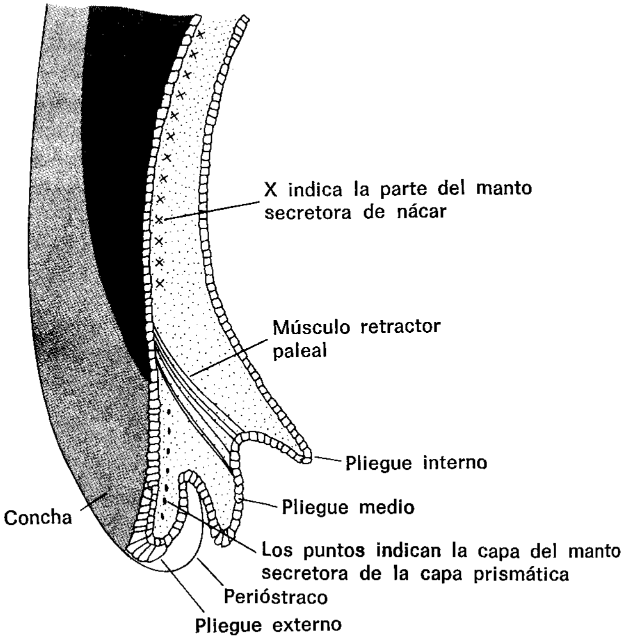

X indica la parte del manto secretora de nácar
Músculo retractor paleal
Pliegue interno
Pliegue medio
Concha
Los puntos indican la capa del manto secretora de la capa prismática
Perióstraco
Pliegue externo

Fig. 21-2 Sección transversal generalizada del borde del manto de un molusco mostrando las capas de la concha y las regiones secretoras del manto. (*Según Russel-Hunter,* 1968.)

La respiración en los moluscos primitivos, como en la mayoría de los vivientes, es por unas branquias únicas, los **ctenidios** (fig. 21-3). Cada ctenidio consta de un eje central que contiene vasos sanguíneos. De cada lado del eje se extienden una serie de filamentos aplanados; los de un lado alternan con los del otro lado. Cada filamento posee cilios laterales en la superficie, con cilios frontales

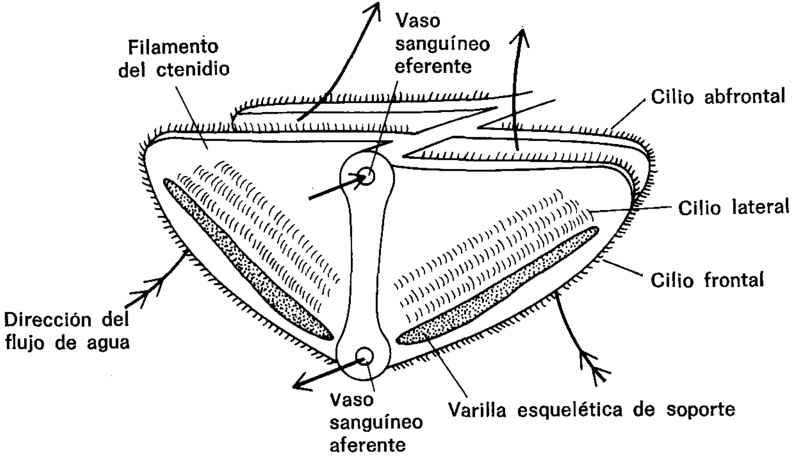

Vaso sanguíneo eferente
Filamento del ctenidio
Cilio abfrontal
Cilio lateral
Cilio frontal
Dirección del flujo de agua
Vaso sanguíneo aferente
Varilla esquelética de soporte

Fig. 21-3 Representación esquemática del ctenidio de un molusco mostrando sus estructuras. (*Según Russel-Hunter,* 1968.)

---

y abfrontales e
do por una va
crean una co
ctenidios, mie
eliminan las
branquia. Los
a los filament
de gases y vu
mente, un pa
en la cavidad
La cavidad
no sensorial q
el **osfradio,** q
agua que entr
El agua que a
del manto en
riñones y el
manto, cerca
la hipobranqu
primitiva ha
las partículas
chen los cteni
Aunque son
muy reducido
pericardio qu
los moluscos
razón consta
reciben la sa
ventrículo qu
a una gran ao

A.

Fig.
un c

: del manto
:ar

or

interno

an la capa del manto
capa prismática

la del borde del
as de la concha
ín Russel-Hunter,

imitivos, como
oor unas bran-
Cada ctenidio
ene vasos san-
extienden una
de un lado al-
ilamento posee
cilios frontales

uras.

y abfrontales en los bordes. Cada uno está reforzado por una varilla esquelética. Los cilios laterales crean una corriente que pasa por encima de los ctenidios, mientras que los frontales y abfrontales eliminan las partículas para mantener limpia la branquia. Los vasos del eje distribuyen la sangre a los filamentos, donde tiene lugar el intercambio de gases y vuelve la sangre al corazón. Primitivamente, un par de estos ctenidios estaban situados en la cavidad del manto.

La cavidad del manto contiene también el órgano sensorial químico fundamental de los moluscos, el **osfradio,** que está situado para comprobar el agua que entra antes de que pase por los ctenidios. El agua que abandona las branquias de la cavidad del manto encuentra luego las aberturas de los riñones y el ano. En el techo de la cavidad del manto, cerca de estas aberturas, se halla la **glándula hipobranquial,** que secreta moco y cuya función primitiva ha sido probablemente la de agrupar las partículas fecales del ano e impedir que manchen los ctenidios.

Aunque son animales celomados, el celoma está muy reducido; su única manifestación real es el pericardio que rodea el corazón. En este sentido, los moluscos se asemejan a los artrópodos. El corazón consta primitivamente de dos aurículas que reciben la sangre de los ctenidios y de un solo ventrículo que la bombea hacia la parte anterior a una gran aorta. No obstante, la sangre abandona pronto el vaso, se filtra a través de los tejidos y se reúne en senos. Por tanto el sistema es abierto. La sangre es devuelta a los ctenidios a partir de los senos y se oxigena nuevamente. Este sistema no es eficiente para transmitir el oxígeno, y el movimiento sanguíneo es lento, pero es apropiado para animales de movimientos lentos como los moluscos. Sin embargo, no puede ser utilizado por los cefalópodos, de movimientos rápidos, debido a estas limitaciones (véase pár. 21-22).

Las gónadas descargaban primeramente los óvulos y espermatozoides en la cavidad pericárdica, y estos salían al exterior a través de los conductos renales. Sólo en los moluscos más avanzados tienen las gónadas conductos separados establecidos. Por ello, la fecundación externa era la condición primitiva.

Característico del tubo digestivo de los moluscos y único del tipo es el órgano para la alimentación, la **rádula.** La rádula se halla en una evaginación ventral de la cavidad bucal denominada **saco radular.** Consta de un grupo de bandas quitinosas con numerosas hileras de dientes quitinosos (fig. 21-4). La banda está extendida sobre una estructura cartilaginosa resistente denominada **odontóforo** (figura 21-5). Una compleja serie de músculos unidos al odontóforo sirve para sacar todo el aparato de la boca del animal y presionarlo contra el substrato. El animal arrastra los dientes quitinosos sobre el substrato o mueve las bandas quitinosas indepen-

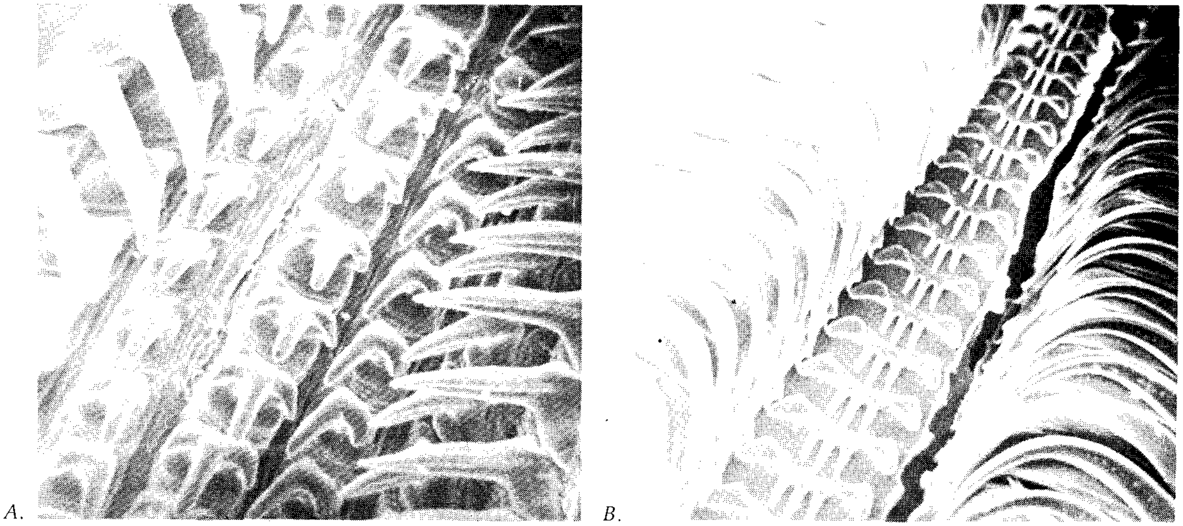


Fig. 21-4 Micrografías electrónicas de exploración de las rádulas de los moluscos. *A.* Rádula de un calamar. *B.* Rádula de un heterópodo *(Carinaria). (Cortesía de G. McDonald.)*

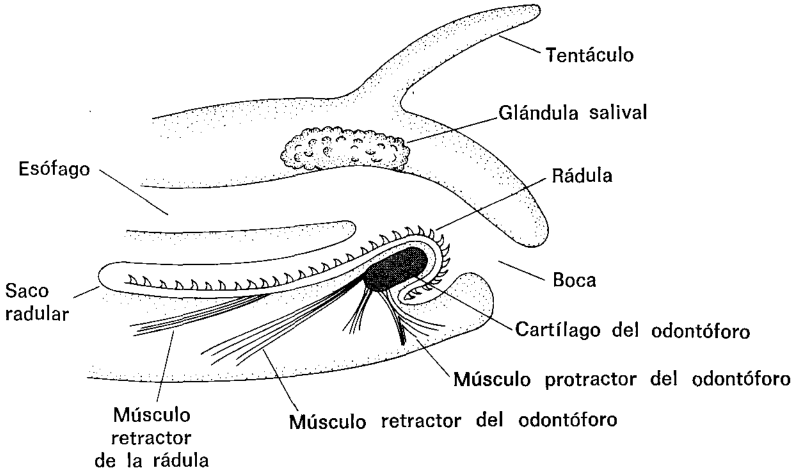

Tentáculo
Glándula salival
Esófago
Rádula
Saco radular
Boca
Cartílago del odontóforo
Músculo protractor del odontóforo
Músculo retractor de la rádula
Músculo retractor del odontóforo

Fig. 21-5 Representación esquemática de una sección longitudinal de la cabeza de un molusco mostrando el aparato radular. *(Según diversos autores.)*

dientemente. De cualquier modo el resultado es que son arrancadas partículas de materia vegetal que son transportadas a la boca cuando la rádula se retrae. Todos los moluscos, excepto los BIVALVOS, poseen una rádula, y se supone que el mecanismo primitivo de alimentación empleaba la rádula del mismo modo.

El resto del sistema digestivo está diseñado primitivamente para tratar las pequeñas partículas. El estómago es a menudo complejo, con muchos conductos ciliados que separan las partículas antes de enviarlas a la glándula digestiva o hígado, en donde tiene lugar la digestión intracelularmente.

La locomoción en los moluscos primitivos, al igual que en muchos moluscos avanzados, es mediante un gran **pie,** otro rasgo característico de los moluscos. El pie es muscular y tiene numerosas glándulas mucosas y cilios en su planta. La locomoción se realiza mediante un movimiento mucosociliar, muy parecido al observado en los gusanos planos turbelarios, o mediante acción muscular. Se deposita un rastro de moco y el cilio actúa sobre él para impulsar lentamente al animal hacia adelante. El movimiento muscular se efectúa mediante una o más ondas continuas de contracción y expansión muscular que se mueven sobre la planta del pie; cada onda sirve para que el animal avance un corto trecho. En los bivalvos, cuando el animal excava en el substrato, el pie se extiende en el substrato por el bombeo de la sangre en él. Después de anclarse, el animal avanza hasta el pie mediante los poderosos músculos retractores.

La **larva trocófora** es normalmente el producto del desarrollo embrionario (excepto en los CEFALÓPODOS y las formas terrestres) del zigoto, y es semejante a la trocófora del anélido. Sin embargo, en las clases dominantes de moluscos la trocófora se desarrolla dando lugar a una segunda forma larvaria, la **velígera,** que es única del tipo (fig. 21-6). Esta larva nada mediante dos lóbulos ciliados y ensanchados, y posee una concha. Cuando la metamorfosis, se fija al substrato y se desprende de sus lóbulos nadadores para emprender su modo de vida reptante.

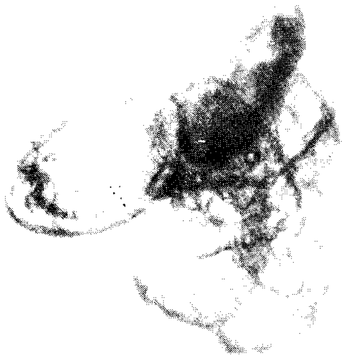


Fig. 21-6 Fotomicrografía de la larva velígera del género prosobranquio *Conus.*

21-4 Tamaño

Algunos quiton
centímetros; C
es el mayor. L
de 6,5 cm de l
15. Los gaster
minutos, de me
cha huso aust
70 cm de longi
son inferiores
conchas de los
gitud hasta cas
dacna gigas) d
llegar a pesar l
res y pulpos n
pero se citan i
chiteuthis) con
10,5 m. Es, co
nocido (fig. 1-

21-5 Estructu

Neopilina (figs
y una única **co**

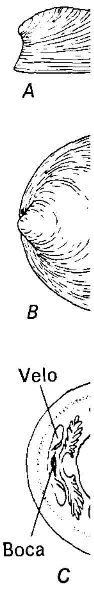


Fig
sal
che

21-4 Tamaño

Algunos quitones tienen una longitud de 1 a 30 centímetros; *Cryptochiton (Amicula)* del Pacífico es el mayor. Los escafópodos suelen tener menos de 6,5 cm de longitud, pero algunos alcanzan los 15. Los gasterópodos oscilan entre caracoles diminutos, de menos de 1 mm de diámetro, a la concha huso australiana *(Syrinx aruanus)* que tiene 70 cm de longitud; la mayor parte de las especies son inferiores a 5 cm de diámetro y altura. Las conchas de los bivalvos varían entre 1 cm de longitud hasta casi 1,5 m en la «almeja gigante» *(Tridacna gigas)* del Pacífico tropical, la cual puede llegar a pesar hasta unos 250 kg. Algunos calamares y pulpos no tienen más de 2,5 cm de longitud, pero se citan individuos del calamar gigante *(Architeuthis)* con un cuerpo de 6 m y tentáculos de 10,5 m. Es, con mucho, el mayor invertebrado conocido (fig. 1-2).

Clase Monoplacóforos

21-5 Estructura

Neopilina (figs. 21-7 y 21-8) tiene forma ovalada y una única **concha** con simetría bilateral que mide hasta 40 mm de longitud y tiene el ápice levantado y curvado hacia adelante. La superficie inferior consiste en una región cefálica pequeña y un **pie** casi circular, plano, rodeado por la **cavidad del manto** (surco paleal). El pie es ciliado y posee muchas células glandulares. La **boca** es anterior y tiene a cada lado un palpo labial ciliado (velo) y tentáculos ramificados detrás. En el interior de la boca se encuentra un **rádula** u órgano raspador bien desarrollado, que tiene 16 hileras de dientes, seguida de la **faringe,** en la que existen dos amplios divertículos y una única glándula salival. El esófago es recto y llega hasta el **estómago** más o menos triangular, el cual presenta una gran **glándula digestiva** a cada lado. El **intestino** está arrollado y el ano es posterior. Hay 5 o 6 pares de **ctenidios** (branquias), dispuestos segmentariamente, teniendo cada una de ellas 5 a 8 ramas principales en uno de los lados del eje central y ramas vestigiales en el otro. En la base de las branquias se abren 5 pares de **nefridios,** y hay un sexto par anterior. Posee 5 pares de músculos retractores principales del pie y un grupo de 3 pares complementarios situados anteriormente. El sistema nervioso consiste en un nervio que rodea la boca y que se une a 2 pares principales de cordones nerviosos longitudinales, uno en el pie y el otro, lateralmente, en el pliegue paleal. Los nervios se extienden desde estos cor-

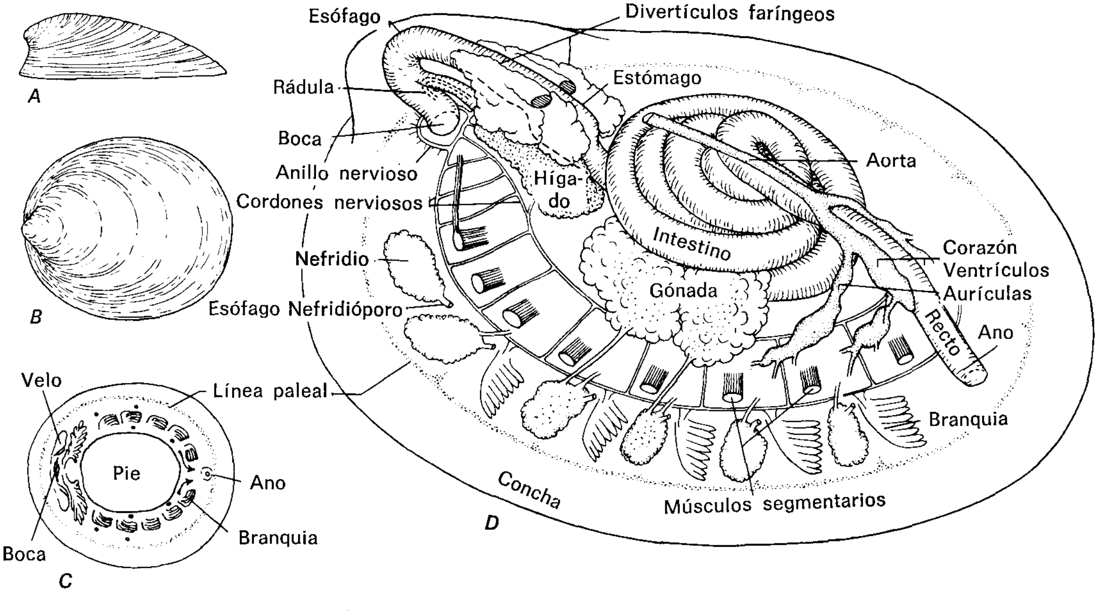

A
Esófago
Divertículos faríngeos
Estómago
Rádula
Boca
Anillo nervioso
Cordones nerviosos
Aorta
Híga-
do
B
Intestino
Nefridio
Corazón
Ventrículos
Aurículas
Gónada
Esófago
Nefridióporo
Recto
Ano
Velo
Línea paleal
Branquia
Pie
Ano
Concha
Músculos segmentarios
Branquia
Boca
C
D

Fig. 21-7 Clase MONOPLACÓFOROS. *Neopilina. A.* Lado izquierdo de la concha. *B.* Superficie dorsal de la concha. *C.* Vista ventral. *D.* Estructura interna vista desde el lado izquierdo. (*Según Lemche y Wingstrand,* 1959.)

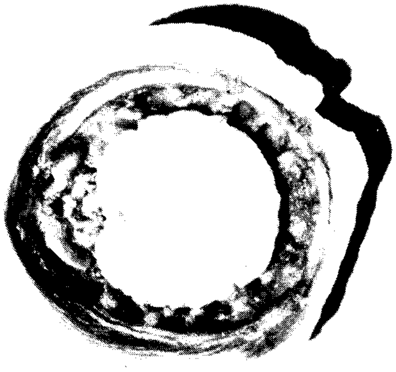


Fig. 21-8 Vista ventral de un ejemplar de *Neopilina,* **clase MONOPLACÓFOROS.** *(Cortesía de Shane Anderson.)*

dones hasta las branquias. Hay una comisura transversa en la parte anterior del pie, y los cordones longitudinales se unen posteriormente. A cada lado existen 10 nervios conectivos entre los cordones del pie y los paleales. El sistema circulatorio consta de un **corazón dorsal;** recibe la sangre arterial de los vasos eferentes de las branquias a través de 2 pares de aurículas. Los ventrículos, pares, se unen anteriormente en una aorta dorsal que se extiende hacia adelante para abrirse en los senos venosos anteriores. Delante del corazón se encuentra un gran par de sacos llenos de líquido que se han denominado *sacos celómicos.* Si estos sacos son celómicos, sería el celoma más amplio de los moluscos e indicaría un parentesco más estrecho con anélidos. Las **gónadas** están localizadas a cada lado del intestino y se abren a través de los 2 pares medios de nefridios. Los sexos están separados.

21-6 Historia natural

Todas las especies de *Neopilina* son abisales, de modo que se conoce muy poco acerca de su ciclo biológico y sus costumbres. Los 10 primeros ejemplares (de *N. galatheae*) se hallaron en 1952, en una arcilla lodosa, a 3300 m de profundidad, frente a la costa de Costa Rica. Posteriormente se describieran otras cinco especies del Indopacífico y del Atlántico Sur. Todas provenían de profundidades abisales. El contenido del estómago de *N. galatheae* comprendía muchos radiolarios, lo cual sugirió que *Neopilina* se alimenta de detritos, posiblemente filtrando pequeños organismos a través de los tentáculos posteriores. En la actualidad no se sabe virtualmente nada de su ecología, ya que los animales se recogen ya muertos y no es posible observarlos en su hábitat natural. Tampoco se conoce nada acerca de la reproducción y el desarrollo.

Con respecto a otros moluscos, *Neopilina* tiene una serie de rasgos en común con los quitones, tales como una rádula similar, algunas semejanzas en la construcción de la concha y la presencia de un órgano sensorial especial, el *órgano subradular.* El sistema nervioso también es parecido.

Los fósiles emparentados con *Neopilina* se clasifican en 2 órdenes, 6 familias y 21 géneros. Vivieron desde el Cámbrico inferior hasta el Devónico. Se reconocieron las conchas por las cicatrices musculares pares, pero no se concedió verdadera importancia al grupo hasta que, en 1952 la expedición danesa Galathea obtuvo individuos vivos mediante dragados del fondo.

Clase Poliplacóforos (quitones)

21-7 Estructura

El quitón (clase POLIPLACÓFOROS, figs. 21-9 y 21-10) tiene el **cuerpo** elíptico, con la superficie dorsal convexa y provista de ocho **placas** (valvas) calizas imbricadas; éstas se articulan entre sí y están cubiertas, en los bordes o enteramente, por un grueso **cinturón** carnoso (parte del manto) que contiene cerdas o espinas. El **pie,** que es plano, ocupa la mayor parte de la superficie ventral. Entre el pie y el manto existe una **cavidad del manto** (surco paleal). Debajo del borde anterior del cinturón está la pequeña **cabeza,** que contiene la **boca** pero que carece de ojos y tentáculos. En el suelo de la cavidad bucal hay una larga **rádula** con numerosas series transversales de **dientes** finos que pueden contener magnetita, un compuesto de hierro. También existe una estructura quimiosensorial, el **órgano subradular.** Una corta **faringe** conduce al **estómago,** que es redondeado, en el cual desemboca la **glándula digestiva** (hígado). El **intestino,** largo y arrollado, termina en el **ano,** en la parte posterior de la cavidad del manto. El **corazón** ocupa una posición posterodorsal, dentro de una cavidad pericárdica; comprende dos aurículas y un ventrículo, que comunican con una aorta anterior. Dos **nefridios** alargados vierten los desechos de la cavidad pericárdica en la cavidad del manto. En la cavidad del manto hay **branquias,** de 6 a 80 según las es-

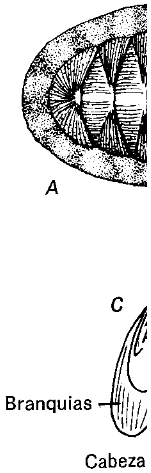


Fig. 2
zaciór

pecies. El **siste**
alrededor de la
cordones nervio
dio en el pie y
nes poseen num
ro no ganglios.
los turbelarios.
moluscos porqu
que se abren en
estructuras sens
estetos son sensi
la luz. Los sex
ellos posee una

Fig. 21-10 Vista
sía de la Californ

o se sabe vir-
: los animales
e observarlos
conoce nada
rollo.
eopilina tiene
los quitones,
as semejanzas
presencia de
o subradular.
cido.
pilina se cla-
géneros. Vi-
asta el Devó-
las cicatrices
dió verdadera
952 la expedi-
uos vivos me-

s (quitones)

. 21-9 y 21-10)
perficie dorsal
valvas) calizas
sí y están cu-
, por un grue-
o) que contie-
lano, ocupa la
. Entre el pie
manto (surco
l cinturón está
boca pero que
elo de la cavi-
numerosas se-
e pueden con-
erro. También
ial, el **órgano**
e al **estómago,**
nboca la **glán-**
, largo y arro-
e posterior de
ocupa una po-
cavidad peri-
un ventrículo,
ior. Dos **nefri-**
de la cavidad
En la cavidad
) según las es-

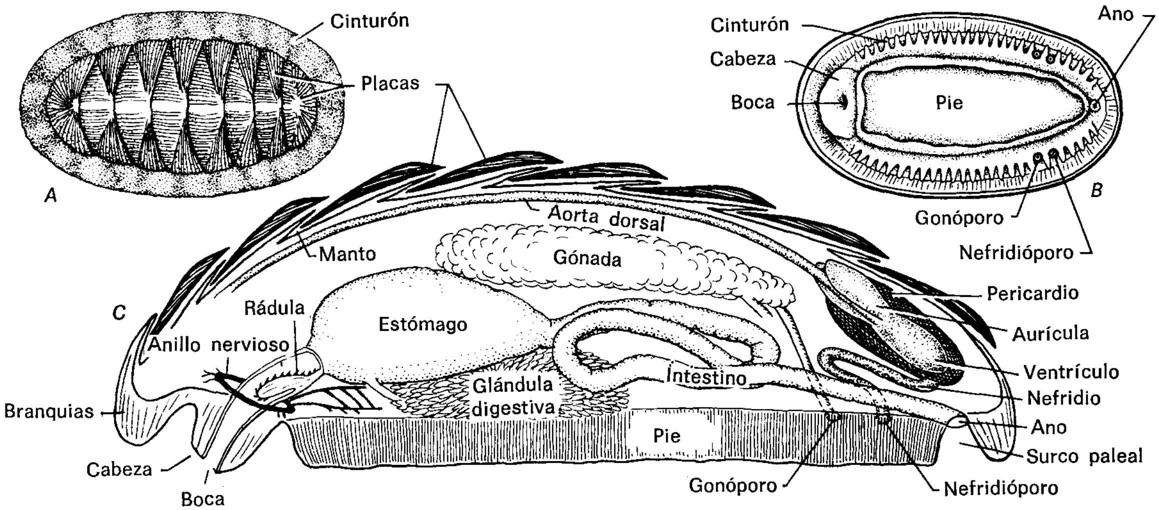


Fig. 21-9 Clase POLIPLACÓFOROS. Quitón. *A.* Visto dorsalmente. *B.* Visto ventralmente. *C.* Organización interna vista desde el lado izquierdo, con la concha, el manto y el pie en sección media.

pecies. El **sistema nervioso** comprende un anillo alrededor de la boca, conectado con dos pares de cordones nerviosos longitudinales ventrales, el pedio en el pie y el paleal en el cinturón; los cordones poseen numerosos conectivos transversales, pero no ganglios. El sistema es muy parecido al de los turbelarios. Los quitones son únicos entre los moluscos porque poseen en las conchas canales que se abren en su superficie y que contienen unas estructuras sensoriales denominadas **estetos.** Estos estetos son sensibles a los cambios de intensidad de la luz. Los sexos están separados; cada uno de ellos posee una **gónada** fusionada de la que sale un conducto a cada lado que va hasta un gonóporo situado en la parte posterior de la cavidad del manto.

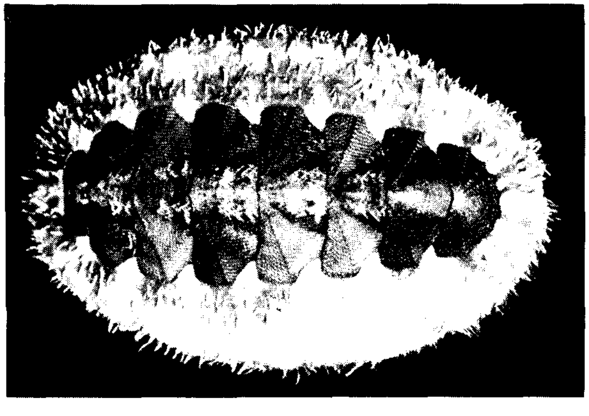


Fig. 21-10 Vista dorsal del quitón *Mopalia ciliata. (Cortesía de la California Academy of Sciences.)*

21-8 Historia natural

Los quitones son marinos y viven sobre las rocas, principalmente en aguas poco profundas, aunque unos pocos se encuentran a grandes profundidades. Sólo se conocen unas 600 especies, y todas tienen una ecología y una morfología semejantes. Aunque es un grupo antiguo, no ha sufrido una gran radiación adaptativa. Los quitones son micrófagos de movimientos lentos, que raspan las algas y otros invertebrados pequeños del substrato con su rádula maciza. Antes de emplear la rádula, sacan fuera de la boca el órgano subradular para probar el substrato. Los quitones están bien adaptados para vivir en áreas batidas por las olas, ya que el pie muscular les permite adherirse estrechamente a las rocas y la concha, de ocho piezas, posibilita la fijación a superficies irregulares. La respiración se realiza elevando una porción del cinturón (manto) por los extremos anterior y posterior, permitiendo que los cilios laterales de los ctenidios creen una corriente a través de la cavidad del manto, que tiene forma de U. Los quitones son dioicos, y la fecundación puede ser externa, en el agua, o en la cavidad del manto de la hembra. No existen órganos copuladores; los espermatozoides van a parar al agua y entran en la cavidad del manto de la hembra con las corrientes respiratorias. Los huevos son incubados o echados al mar, en donde se desarrollan originando una larva trocófora. La larva trocófora se metamorfosea dando lugar a un adulto sin pasar por la fase intermedia de velígera.

Los quitones son moluscos primitivos que han cambiado poco desde el Paleozoico. Conservan muchos de los rasgos propuestos para el molusco ancestral, y los que son diferentes, tales como la concha de ocho placas, el pesado manto y las branquias múltiples, parecen ser adaptaciones a su hábitat especial.

Clase Aplacóforos (solenogastros)

21-9 Los Aplacóforos

La clase Aplacóforos comprende unas 130 especies de pequeñas formas vermiformes en las que el manto cubre todo el cuerpo y contiene finas espículas calizas que son la única manifestación de una concha (fig. 21-11). El pie está reducido a una cresta ciliada en un surco ventral o falta. El tubo digestivo es simple, con una rádula anterior. Un grupo es hermafrodita, el otro es dioico. Poco se sabe acerca de su reproducción salvo que en algunos se produce una larva trocófora que se desarrolla originando un adulto sin pasar por la fase intermedia de velígera. Algunos viven sobre los corales o hidroideos a profundidades considerables en el océano; otros excavan en el barro, en aguas profundas, y unos pocos se encuentran en aguas someras. Son moluscos primitivos, y su desarrollo, aspecto vermiforme, carencia de pie y concha y su tipo de locomoción minadora indican un estrecho parentesco con los anélidos. El sistema nervioso, en forma de escala, y el grueso manto con espículas los relacionan con los quitones, con los que fueron agrupados.

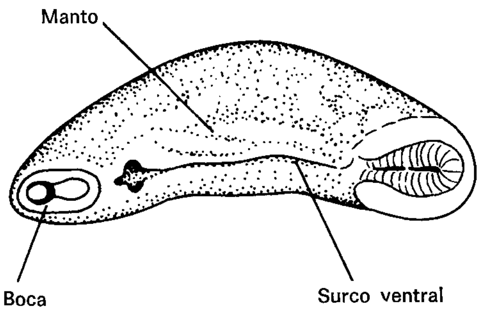


Fig. 21-11 Clase APLACÓFOROS. El solenogastro *Neomenia carinata.* (*Según Hyman,* 1967.)

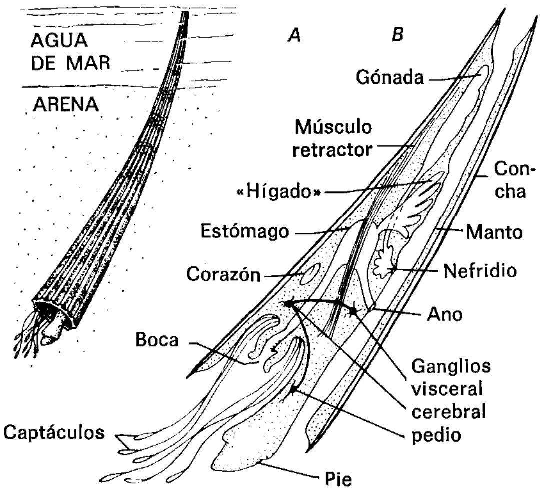


Fig. 21-12 Clase ESCAFÓPODOS. *Dentalium,* **el colmillo de mar.** *A.* Posición en vida. *B.* Organización interna vista desde el lado izquierdo, esquemática.

Clase Escafópodos (colmillos de mar)

21-10 Estructura e Historia natural

En los Escafópodos (Gr. *skaphe,* bote+*pous,* pie) el cuerpo es alargado dorsoventralmente y está rodeado por el manto, que secreta una concha alargada y cónica, abierta por ambos extremos, ligeramente curvada y ahusada, que les da la forma de un colmillo de elefante (fig. 21-12). Las 200 especies de escafópodos son todas marinas, viven en aguas poco profundas o hasta profundidades de 4570 m; viven parcialmente enterrados, colocados oblicuamente, en la arena o el barro. Su pie puntiagudo sale por el extremo ventral de la concha, que es más ancho, y lo emplean para minar. Alrededor de la boca hay varios tentáculos delicados, ciliados y contráctiles (captáculos), con los extremos dilatados; son sensoriales y prensiles, y sirven para la captura de protistas, empleados como alimento. La cabeza está casi reducida a la boca, pero conservan la rádula. Carecen de ctenidios, y la gran cavidad del manto sirve para la respiración. Los cilios de la cavidad del manto crean una corriente de agua que penetra en él. Periódicamen-

---

Fig.
borc

te, este agua
la contracción
nuevo. El siste
sanguíneos, si
son dioicos; l
rado y se de
trocóforas y l
larvarias, los a
do, donde tie
Los escafópoc
moluscos biva
tales como u
excavar, la c
rio y la simetr
cha (fig. 21-1
talium), ensar
neda de los i
California a

(car

21-11 Rasgo

La clase Gas
Moluscos má
ha tenido. Se
cipales: terre
más numeros
Se conocen m
o más especi
los gasterópo
tos que se ar
lo excavan, l

Con-
cha
-Manto
lefridio
o
glios
eral
bral
o

colmillo de
ia vista des-

ı espículas
s que fue-

de mar)

⊢pous, pie)
; y está ro-
oncha alar-
nos, ligera-
a forma de
s 200 espe-
;, viven en
didades de
ı, colocados
Su pie pun-
la concha,
ninar. Alre-
s delicados,
os extremos
s, y sirven
ıs como ali-
a la boca,
ctenidios, y
ı la respira-
o crean una
riódicamen-

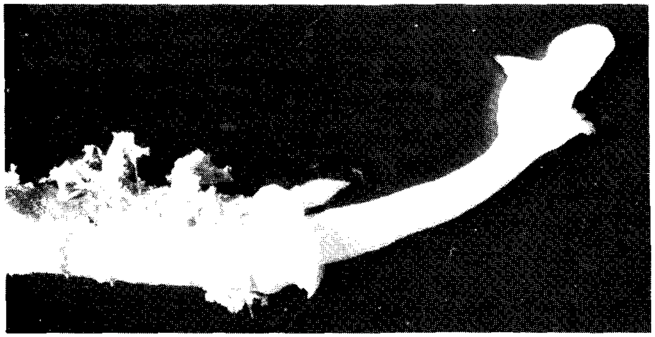


Fig. 21-13 Porción anterior del escafópodo *Dentalium rectius* **mostrando la forma del pie y el borde del manto. Comparar con la fig. 21-12.** *(Cortesía de G. McDonald.)*

te, este agua es expulsada violentamente mediante la contracción del pie, y el proceso comienza de nuevo. El sistema circulatorio consta sólo de senos sanguíneos, sin corazón ni vasos. Los escafópodos son dioicos; los huevos son descargados por separado y se desarrollan originando primero larvas trocóforas y luego velígeras. Después de las fases larvarias, los animales jóvenes se hunden en el fondo, donde tiene lugar una metamorfosis gradual. Los escafópodos están muy relacionados con los moluscos bivalvos, con los que comparten rasgos tales como un pie semejante y la costumbre de excavar, la cabeza reducida, el manto embrionario y la simetría y orientación del cuerpo en la concha (fig. 21-13). Las conchas de escafópodo *(Dentalium),* ensartadas en cordones, constituían la moneda de los indios de la costa del Pacífico, desde California a Alaska.

Clase Gasterópodos
(caracoles, buccinos, babosas, etc.)

21-11 Rasgos generales y evolución

La clase GASTERÓPODOS es con mucho el grupo de MOLUSCOS más grande y diverso y el que más éxito ha tenido. Se encuentran en todos los hábitats principales: terrestres, marinos y acuáticos, pero son más numerosos y diversos en las aguas marinas. Se conocen más de 15 000 especies fósiles y 45 000 o más especies vivientes. Aunque la mayoría de los gasterópodos son animales de movimientos lentos que se arrastran sobre el substrato del fondo o lo excavan, la radiación adaptativa ha producido también, con éxito, formas nadadoras. Los gasterópodos son abundantes en cuanto al número de especies y de individuos, cosa que puede comprobarse si se observan los caracoles en un barrizal expuesto, las lapas en una playa rocosa o las babosas de un jardín.

Los gasterópodos tienen una estructura y una forma tan diversas que resulta difícil el dar un rasgo que defina a la clase. Aunque algunos rasgos son característicos del grupo uno u otro parecen perderse en uno o más subgrupos de la clase. El único rasgo que puede definir a la clase es que todos los gasterópodos vivientes han sufrido el proceso único de la **torsión** (fig. 21-14). El proceso de la torsión tiene lugar tarde en la vida larvaria, cuando un músculo asimétrico arrastra toda la masa visceral 180°, en sentido contrario a las agujas del reloj, en relación con la cabeza y el pie, haciendo que la cavidad del manto, que estaba en la parte posterior, gire y se sitúe exactamente detrás de la cabeza. En consecuencia, el tubo digestivo tiene más o menos una forma de U y los cordones nerviosos se cruzan formando un ocho. Con la cavidad del manto exactamente detrás de la cabeza, el ano y los nefridióporos, que descargaban en la cavidad del manto, descargan ahora prácticamente en la cabeza del animal. El significado adaptativo de la torsión ha sido discutido por los zoólogos durante años sin que haya sido propuesta una explicación universalmente aceptable. Lo que resulta evidente es que la situación de la cavidad del manto en la parte frontal plantea un problema de higiene relativo a la situación del molusco ancestral con la cavidad del manto en la parte posterior. Este problema ocurre porque el agua entra en la cavidad del manto desde la parte frontal, pasa por los ctenidios, recoge los desechos del ano

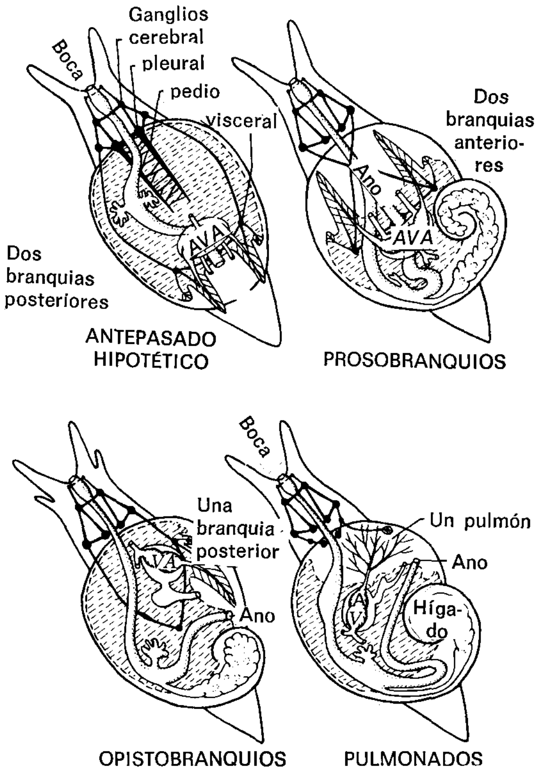


Fig. 21-14 Clase GASTERÓPODOS. Plan de organización en las tres subclases, donde se ve la rotación de las vísceras y el cruce de las comisuras nerviosas, con pérdida del ventrículo, branquia y riñón izquierdos en los OPISTOBRANQUIOS y substitución de la branquia por un pulmón en los PULMONADOS. La concha y el cuerpo, esquematizados; el área del manto, sombreada; el sistema nervioso, negro. *A*, aurícula, *V*, ventrículo; se omiten los órganos sexuales. *(Modificado de Stempell.)*

y los nefridios y sale fundamentalmente por la parte superior de la cabeza del animal, donde puede depositarse. En el molusco ancestral, este material habría sido depositado en la parte posterior, lejos del animal. Muchos de los giros evolutivos observados en los gasterópodos y la definición de *primitivo* tiene que ver con los intentos por resolver este problema. En los gasterópodos más primitivos, el problema se resuelve mediante los agujeros y hendiduras de la concha, por encima de la cavidad del manto, de modo que el agua con los desechos sale más atrás por la concha. Los gasterópodos más avanzados han resuelto el problema extendiendo las aberturas anal y nefridial hasta el extremo lejano de la cavidad del manto y desarrollando un sifón para canalizar un flujo oblicuo de agua a través de la cavidad del manto. En este caso, el agua entra por un lado y sale por otro, lejos de la región cefálica. Finalmente, en un grupo, OPISTOBRANQUIOS, los animales han sufrido una destorsión y toda la cavidad del manto se ha desplazado hacia atrás, hacia la parte posterior, o se ha perdido.

La mayor parte de los gasterópodos son animales sedentarios de movimientos lentos, estrechamente asociados al substrato, pero, dentro de esta restricción, muestran una notable radiación adaptativa de tipos de concha, de tipos de alimentación y de especialización a los diversos hábitats y nichos. Las pocas formas nadadoras o pelágicas no son nadadores rápidos.

La mayoría de los gasterópodos poseen una rádula (fig. 21-4), que, en esta clase, muestra la mayor diversidad de forma. La rádula constituye para los gasterópodos el principal órgano para capturar el alimento y conserva su uso y estructura primitiva en los gasterópodos herbívoros. No obstante, se ha modificado en muchos gasterópodos avanzados para ser empleada no ya para arrancar las pequeñas partículas, sino para capturar las presas o taladrarlas. En unos pocos, los ctenidios se utilizan en la alimentación. Por tanto, esta clase presenta una mayor diversidad de tipos alimentarios que cualquier otro grupo de moluscos.

Tanto interna como externamente, los gasterópodos se parecen más que cualquier otra clase al molusco ancestral primitivo o hipotético ya descrito, salvo en la concha que, si existe, está arrollada en espiral, por lo que la masa visceral también lo está. Esto hace de ellos animales asimétricos en vez de con simetría bilateral.

La mayoría de los gasterópodos son dioicos (excepto los PULMONADOS y OPISTOBRANQUIOS), con una sola gónada que primero descargaba los gametos en el exterior a través de los riñones. Sin embargo, en los grupos avanzados se han desarrollado conductos genitales separados para llevar los gametos a la cavidad del manto. Con este desarrollo viene también la posibilidad de fecundación interna. A excepción de las babosas y caracoles terrestres, la mayor parte de los gasterópodos forman una **larva trocófora** y luego una **velígera.** Estas larvas suelen nadar libremente en el plancton y representan los medios por los que estas formas, normalmente sedentarias, se dispersan y ocupan nuevos hábitats.

21-12 Clasificación

A pesar del gran tamaño de esta clase, sólo se distinguen tres subclases. Los PROSOBRANQUIOS cons-

en un grupo,
sufrido una
nto se ha des-
posterior, o se

s son animales
estrechamente
de esta res-
iación adapta-
alimentación y
itats y nichos.
ágicas no son

poseen una rá-
nuestra la ma-
constituye para
io para captu-
estructura pri-
s. No obstante,
ópodos avanza-
rrancar las pe-
ar las presas o
nidios se utili-
esta clase pre-
os alimentarios
cos.
e, los gasteró-
r otra clase al
otético ya des-
xiste, está arro-
a visceral tam-
males asimétri-
l.
son dioicos (ex-
RANQUIOS), con
gaba los game-
nes. Sin embar-
n desarrollado
levar los game-
desarrollo vie-
ición interna. A
es terrestres, la
rman una **larva**
as larvas suelen
representan los
normalmente se-
nuevos hábitats.

ase, sólo se dis-
RANQUIOS cons-

tituyen la mayor, con 25 000 o más especies; se caracterizan por el hecho de que ninguna de las especies ha sufrido ninguna destorsión y todas tienen los cordones nerviosos formando un ocho (condición estreptoneura). Casi todas las especies son marinas. Este grupo es el más variado de los gasterópodos en cuanto al tamaño, estructura, hábitos alimentarios y hábitats ocupados. El gasterópodo más primitivo pertenece a esta subclase, como muchas de las formas avanzadas. Se considera que las dos clases restantes derivan de este grupo.

Los prosobranquios más primitivos se encuentran en el orden de los ARQUEOGASTERÓPODOS, que tienen dos aurículas, dos nefridios y uno o dos ctenidios. Muchos tienen agujeros o hendiduras en la concha, sobre la cavidad del manto, para permitir la salida del agua y evitar la suciedad. La rádula se caracteriza por su gran cantidad de dientes por hilera (excepto las lapas), y la mayoría son herbívoros. Aquí se incluyen moluscos tan comunes como las lapas *(Acmaea, Patella)*, orejas de mar *(Haliotis)*, *Tegula*, *Calliostoma* y *Turbo*. Los otros dos órdenes de la subclase son los MESOGASTERÓPODOS y los NEOGASTERÓPODOS, ambos caracterizados por tener un solo ctenidio en la cavidad del manto y una aurícula y un nefridio. Los MESOGASTERÓPODOS (fig. 21-15) tienen una rádula con siete dientes por hilera. En este grupo variado se encuentran caracoles tan comunes como *Littorina*, *Crepidula* (concha zapatilla), *Strombus* y *Cypraea* (porcelanas). Los NEOGASTERÓPODOS se caracterizan por tener un osfradio muy grande y una rádula con sólo tres dientes por hilera o menos. La mayoría de los neogasterópodos son carnívoros y comprenden formas tales como *Urosalpinx* (taladraostras), *Polinices* (fig. 21-15), *Buccinum* (buccinos), *Busycon*, *Nassarius* y *Conus*.

La subclase OPISTOBRANQUIOS es un grupo pequeño pero muy variado de gasterópodos en su mayoría marinos, en los que ha tenido lugar un cierto grado de destorsión, de modo que el manto se ha desplazado a la derecha o se ha perdido. En la mayoría, la concha se ha vuelto interna o ha desaparecido por completo. Todos son hermafroditas. Se distinguen unos ocho órdenes; los más interesantes son el de los SACOGLOSOS y el de los NUDIBRANQUIOS (fig. 21-29). Ambos han perdido la concha y la cavidad del manto. Los SACOGLOSOS son babosas marinas que se alimentan de algas y que, en algunos casos, han desarrollado la notable capacidad de transferir cloroplastos aislados de las algas a la superficie dorsal de su propio cuerpo, donde son cultivados a fin de que produzcan alimento a la babosa. Los nudibranquios son moluscos desnudos vivamente coloreados que se alimentan de animales tan inverosímiles como las esponjas y los hidroideos. Muchos de los que se alimentan de hidroideos han desarrollado la capacidad de transferir, sin descargar, los nematocistos de sus presas a sus proyecciones dorsales, donde los emplean para la defensa.

La última subclase, PULMONADOS, comprende a todos los gasterópodos terrestres y a la mayoría de los de agua dulce. Se caracterizan por la pérdida completa de los ctenidios de la cavidad del manto, que está vascularizada y sirve de pulmón. Todos son hermafroditas. Se distinguen dos grupos principales: unos con un par de tentáculos (BASOMATÓ-

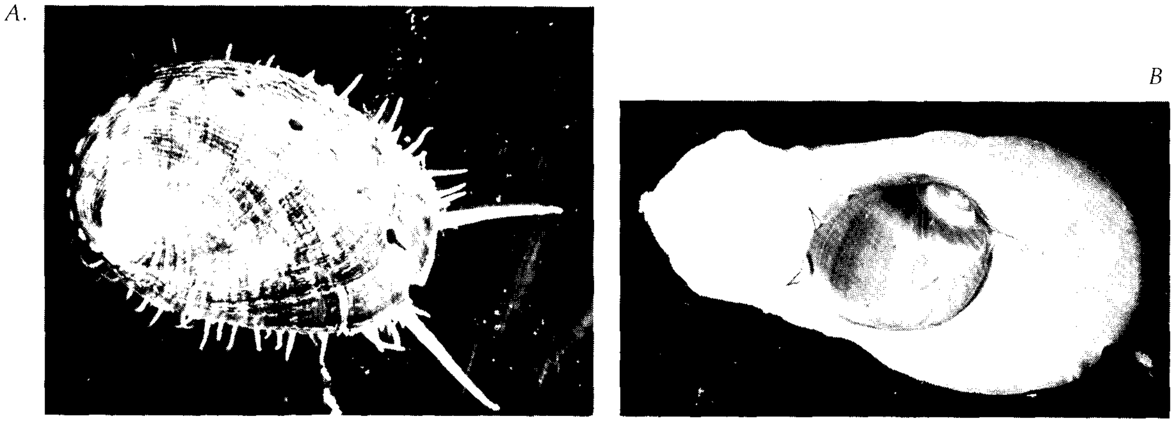


Fig. 21-15 Gasterópodos de la subclase PROSOBRANQUIOS. *A.* Orden Arqueogasterópodos, *Haliotis rufescens. B.* Orden Mesogasterópodos, *Polinices lewisii. (Cortesía de G. McDonald.)*

FOROS) y otro con dos pares de tentáculos (ESTILOMATÓFOROS). La estructura de uno de estos últimos, *Helix,* se describe a continuación.

21-13 Estructura

Un gasterópodo común tal como el «caracol pardo de jardín» (*Helix aspersa,* fig. 1-16), posee una **cabeza** carnosa provista de dos pares de **tentáculos** retráctiles, un par de **ojos** (sobre los tentáculos) y la **boca.** La cabeza se une directamente al **pie** musculoso, encima del cual se halla la **concha;** ésta es de carbonato cálcico y está cubierta exteriormente por un perióstraco córneo. Un epitelio mucoso cubre las partes carnosas descubiertas. En el lado derecho se abre el **poro genital,** cerca de la cabeza, y el pequeño **ano** y el **poro respiratorio,** que es mayor, están en el borde blando del manto, en el borde de la concha. El **manto** es una membrana delgada que secreta y tapiza la concha y rodea las vísceras, que están dentro de ella. Todas las partes blandas pueden retraerse completamente dentro de la concha por la acción del **músculo columnelar,** que se extiende interiormente hasta la espira superior de la concha.

El **sistema digestivo** comprende: 1) la boca; 2) una faringe muscular con una «mandíbula» córnea dorsal y una rádula ventral; 3) un esófago alargado; 4) un gran buche de paredes finas; 5) un estómago redondeado; 6) un largo intestino replegado, y 7) el ano. Dos glándulas salivales planas, próximas al buche, envían conductos a la faringe, y una glándula digestiva bilobulada, situada en la parte alta de la concha, desemboca en el estómago. En lugar de las branquias de otros gasterópodos y moluscos, los caracoles terrestres tienen un **pulmón.** El pulmón está formado por una red de vasos sanguíneos situada en la pared externa del manto, en la gran **cavidad del manto,** dentro de la concha; el aire entra y sale por el poro respiratorio. La sangre recogida en el cuerpo se oxigena en el pulmón y luego es impelida por el corazón, mediante las arterias, a la cabeza, pie y vísceras. El **corazón** tiene una aurícula y un ventrículo. Un solo **riñón** filtra en la cavidad pericárdica que rodea el corazón y descarga en la cavidad del manto. Los **ganglios nerviosos** están concentrados, el par cerebral ocupa una posición dorsal respecto a la faringe, y los pares bucal, pedio y visceral están inmediatamente debajo; nervios procedentes de los ganglios se dirigen a todos los órganos. El extremo de cada tentáculo posterior tiene un **ojo** con córnea, cristalino y retina y, probablemente, también un órgano ol-

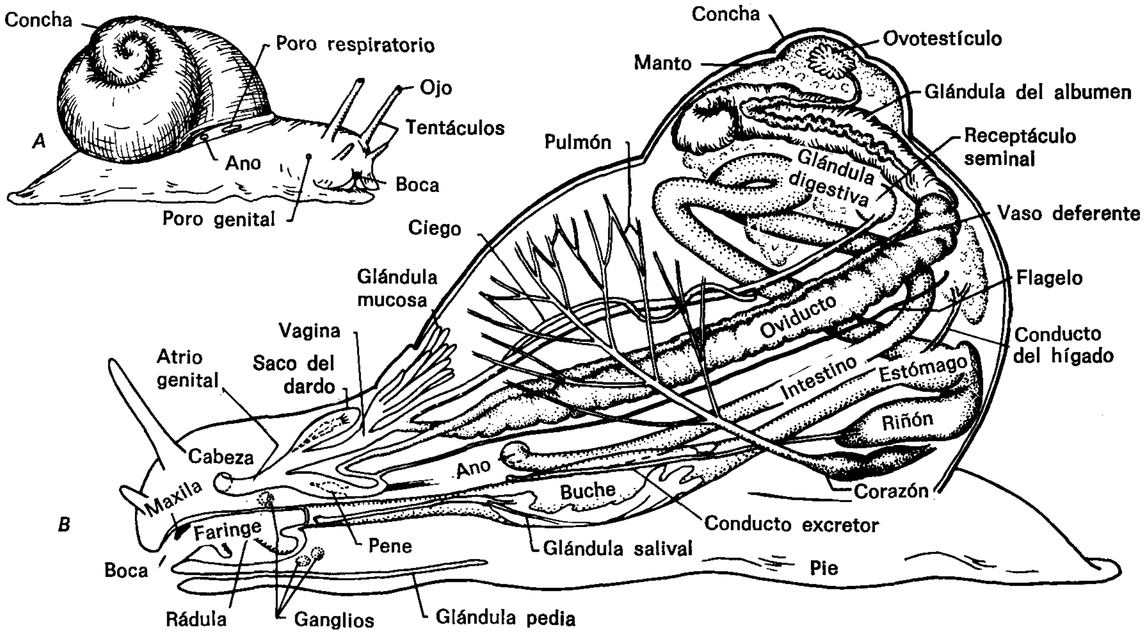

Concha
Poro respiratorio
Ojo
Tentáculos
A
Ano
Boca
Poro genital
Concha
Manto
Ovotestículo
Glándula del albumen
Receptáculo seminal
Pulmón
Glándula digestiva
Vaso deferente
Ciego
Glándula mucosa
Flagelo
Oviducto
Vagina
Conducto del hígado
Atrio genital
Saco del dardo
Intestino
Estómago
Riñón
Cabeza
Ano
Maxila
Buche
Corazón
B
Faringe
Conducto excretor
Pene
Glándula salival
Pie
Boca
Rádula
Ganglios
Glándula pedia

Fig. 21-16 Clase GASTERÓPODOS. Caracol pardo de jardín, *Helix aspersa. A.* Rasgos externos vistos desde el lado derecho. *B.* Estructura interna desde el lado izquierdo. El pulmón se indica por los vasos sanguíneos ramificados de la cavidad del manto, que comunican con el corazón.

---

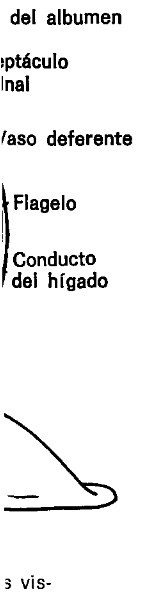
fatorio. Debajo d
de **estatocistos,** lo
tienen cuerpos ca
les. En la epiderm
estructuras sensor
En cada indivi
mixto, masculino
rior de la concha
óvulos y esperma
dita comunica cor
tema femenino. Ui
ce los espermatoz
tuado en un saco
largo **flagelo,** unic
blemente el espe
tozoides) dentro
transferidos en el
(mayor que el va
del albumen a la
munica con el atr
receptáculo semin
del dardo están cc

21-14 Historia n

Helix es más acti
húmedo. Se desli
ondas de acción
pie, por encima d
por la gran glánd
Se alimenta de v
secreciones saliva
y va desgarrando
rrestres, cuando s
daños graves a lo
incluso a los árbo
se esconden debaj
grietas o en aguj
se retraen entonce
seco se forma un
de mucus y caliz
concha y evitar la
La reproducció
miento entre dos
do de cada uno d
po del otro. La cc
cada uno se inser
riendo un esperr
dos individuos. D
huevos recubierto
lugares húmedos

ndíbula» cór-
) un esófago
s finas; 5) un
ıtestino reple-
ivales planas,
a la faringe,
situada en la
ı el estómago.
asterópodos y
n un **pulmón.**
de vasos san-
del manto, en
la concha; el
rio. La sangre
el pulmón y
ediante las ar-
corazón tiene
lo **riñón** filtra
el corazón y
Los **ganglios**
cerebral ocu-
faringe, y los
ımediatamente
ganglios se di-
o de cada ten-
rnea, cristalino
un órgano olfatorio. Debajo de los ganglios pedios hay un par de **estatocistos,** los órganos del equilibrio, que contienen cuerpos calcáreos, cilios y células sensoriales. En la epidermis de la cabeza y del pie hay otras estructuras sensoriales.

En cada individuo hay un **sistema reproductor** mixto, masculino y femenino. Hacia la parte superior de la concha está el **ovotestículo,** que produce óvulos y espermatozoides. Un **conducto hermafrodita** comunica con la **glándula del albumen** del sistema femenino. Un **vaso deferente** alargado conduce los espermatozoides hasta el **pene,** que está situado en un saco junto al **atrio genital** común; el largo **flagelo,** unido al saco del pene, forma probablemente el espermatóforo (paquete de espermatozoides) dentro del cual los espermatozoides son transferidos en el acto de la cópula. El **oviducto** (mayor que el vaso deferente) va de la glándula del albumen a la **vagina,** la cual, a su vez, se comunica con el atrio genital. El largo conducto del **receptáculo seminal,** la **glándula mucosa** y el **saco del dardo** están conectados con la vagina.



s vis-
r los

21-14 Historia natural

Helix es más activo durante la noche y en tiempo húmedo. Se desliza lenta y suavemente mediante ondas de acción muscular en el lado ventral del pie, por encima de una pista de mucus secretado por la gran glándula pedia de debajo de la boca. Se alimenta de vegetales verdes humedecidos por secreciones salivales, que coge con la mandíbula y va desgarrando con la rádula. Los caracoles terrestres, cuando son numerosos, pueden producir daños graves a los huertos y plantas cultivadas e incluso a los árboles. Durante el día los caracoles se esconden debajo de los objetos del suelo, en las grietas o en agujeros; la blanda cabeza y el pie se retraen entonces dentro de la concha. En tiempo seco se forma una cubierta temporal (epifragma) de mucus y caliza, para cubrir la abertura de la concha y evitar la desecación.

La reproducción está precedida por el apareamiento entre dos caracoles, durante el cual el dardo de cada uno de ellos descarga dentro del cuerpo del otro. La copulación es recíproca, el pene de cada uno se inserta en la vagina del otro, transfiriendo un espermatóforo; luego se separan los dos individuos. Depositan una o varias masas de huevos recubiertos por una cubierta gelatinosa, en lugares húmedos o en agujeros poco profundos. El desarrollo requiere muchos días y es directo; los jóvenes emergen en forma de diminutos caracoles.

21-14 Otros gasterópodos

La concha y las partes blandas de los caracoles muestran una variedad infinita de formas. La concha puede ser alta o corta, cónica, de forma de turbante, fusiforme o cilíndrica, blanca o de colores variados, lisa u ornamentada con pliegues, espinas, etcétera. Las babosas terrestres tienen la concha reducida e interna o carecen de ella y los nudibranquios carecen de ella en la fase adulta. La mayor parte de los gasterópodos pueden retraerse completamente dentro de sus conchas, y muchos de ellos poseen una placa permanente (opérculo) para cubrir la abertura. En la mayor parte de las especies la concha es dextrógira, arrollada en el sentido de las agujas de un reloj, vista desde la espira, pero algunas son levógiras. En los HETERÓPODOS, el pie es una aleta comprimida verticalmente y los PTERÓPODOS tienen un par de aletas laterales cerca de la cabeza; estos dos grupos están constituidos por especies nadadoras de alta mar (figura 21-17).

Los gasterópodos más primitivos (ARQUEOGASTERÓPODOS) son principalmente marinos y poseen dos branquias; otros (MESOGASTERÓPODOS, NEOGASTERÓPODOS) sólo tienen una branquia, un nefridio y una aurícula, pues han desaparecido estos órganos del lado izquierdo y los verdaderos órganos se hallan a la izquierda (fig. 21-14). Es evidente que los gasterópodos se desarrollaron en el mar, de donde algunas formas emigraron, con el tiempo, a las aguas dulces; algunos tipos invadieron la tierra firme y se convirtieron en los PULMONADOS. Algunos de éstos han vuelto al agua dulce, donde, por poseer un pulmón en vez de branquias, de vez en cuando tienen que subir a la superficie para respirar. Algunos gasterópodos (nudibranquios, lapas) han adquirido de nuevo la simetría bilateral, pero las vísceras internas están arrolladas, lo que indica que derivan de formas arrolladas.

Los gasterópodos son muy abundantes en las aguas saladas y dulces y en tierra. Se hallan desde los trópicos hasta las regiones subpolares, a profundidades de 5200 m en el mar y a alturas de 5500 m en el Himalaya. Los caracoles terrestres se hallan desde las regiones tropicales húmedas hasta los áridos desiertos. Algunos de ellos, y ciertas babosas, se han distribuido con las plantas cultivadas a lugares donde no se hallaban, y algunos ca-

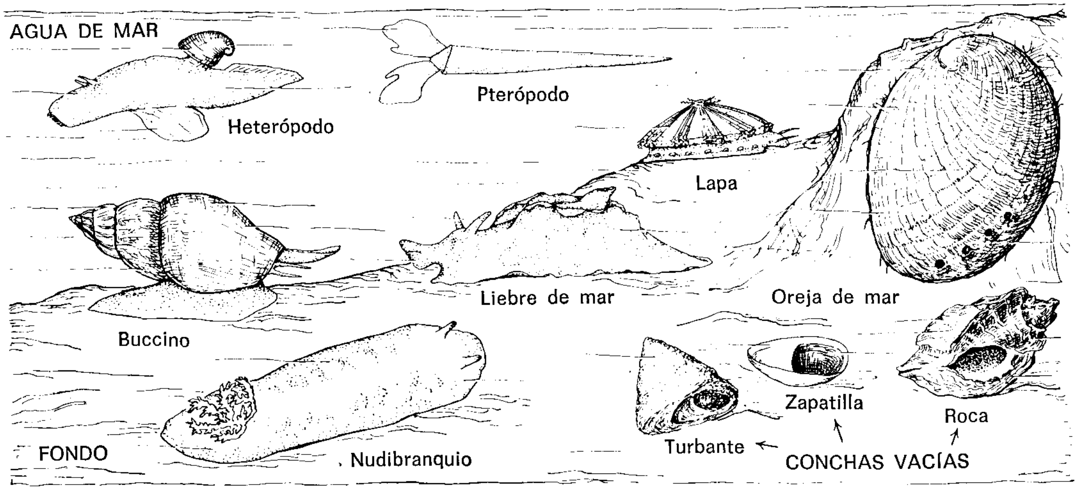


Fig. 21-17 Clase GASTERÓPODOS. Algunas formas marinas vivas y algunas conchas vacías. Subclase PROSOBRANQUIOS: *Fissurella,* lapa; *Haliotis,* oreja de mar; *Crepidula,* concha zapatilla; *Tegula,* concha turbante; *Carinaria,* heterópodo; *Murex,* concha roca o cañadilla; *Buccinum,* comestible. Subclase OPISTOBRANQUIOS: *Aplysia,* liebre de mar; *Creseis,* pterópodo; *Doris,* nudibranquio.

racoles marinos han sido transportados con las huevas de ostra.

Muchos caracoles son los huéspedes intermediarios de algunos trematodos (pár. 18-11). Los gasterópodos son consumidos por otros invertebrados y por muchas clases de vertebrados. Los univalvos han constituido durante mucho tiempo un alimento del hombre. *Helix pomatia* se sigue consumiendo en Europa, las orejas de mar *(Haliotis)* son un plato exquisito en el Japón y en los Estados Unidos occidentales, y muchos otros caracoles se consumen en el Japón. Las conchas de los gasterópodos constituían la moneda de diversas razas nativas.

Clase Bivalvos
(almejas, mejillones, ostras)

Los miembros de esta clase tienen simetría bilateral, están comprimidos lateralmente y el cuerpo blando está dentro de una concha rígida formada por dos piezas (de aquí que se llamen *bivalvos*); no poseen cabeza. El pie suele ser cuneiforme (por lo que esta clase se denominaba antes PELECÍPODOS) y las branquias son delgadas y en forma de lámina (de aquí deriva la denominación de LAMELIBRANQUIOS, otro antiguo nombre de la clase). Los bivalvos habitan en las aguas saladas y en las dulces. Algunos se arrastran por el fondo, otros se adhieren a los objetos sumergidos y muchos de ellos minan en la arena o en el barro.

21-16 Rasgos generales y evolución

Los bivalvos constituyen la segunda clase de los moluscos en cuanto a tamaño, con tal vez 20 000 especies, ampliamente distribuidas en aguas dulces y saladas. No gozan, sin embargo, de la gran radiación adaptativa de los gasterópodos, y la mayoría son animales minadores sésiles o sedentarios, que filtran pequeñas partículas alimenticias del agua o de los sedimentos. El modo de vida semejante se refleja en su morfología, que es mucho más uniforme que la de los gasterópodos. Los principales cambios anatómicos de los moluscos primitivos son los referentes al paso de reptadores a minadores de substratos blandos y a la elaboración de la cavidad del manto y los ctenidios para el mecanismo de filtración. De este modo, el pie ha dejado de ser una estructura plana para reptar para asemejarse a un hacha que le sirve para cavar en la arena o en el fango. En este proceso la sangre es impelida hasta el pie para que se extienda dentro de la arena o del barro y, a continuación, los músculos retractores arrastran la concha hacia el pie. El manto está muy aumentado y envuelve todo el cuerpo, formando una gran cavidad del manto. Dentro de la cavidad del manto los ctenidios se han agrandado mucho. También, los filamentos

---

de los ctenidi
aumentar el á
En sección tr
original teníai
se han extenc
El manto de l
sarrollado sifc
la columna de
la filtración pı
bién las dos
dorsal que uı
elástico y est
la concha estáı
los aductores
mantenerlas c
los aductores
a la compres
nela. Dado qu
interior de uı
filtración, la c
prominentes e
parecido dejaı
labiales. La rá
La alimenta
temas mucoso
filamentos de
netre en la ca
los ctenidios.
padas en el m
tadas por los
base de los ct
vés de los pa
leccionan algu
que caen en el

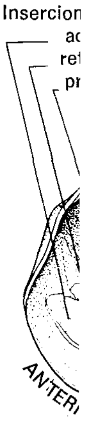


Fig.
que
la c

s. Sub-
patilla;
comes-
anquio.

os y muchos de
ro.

ción

ıda clase de los
n tal vez 20 000
en aguas dulces
), de la gran ra-
odos, y la mayo-
:s o sedentarios,
alimenticias del
lo de vida seme-
ı, que es mucho
ópodos. Los prin-
os moluscos pri-
de reptadores a
y a la elabora-
os ctenidios para
ste modo, el pie
ılana para reptar
sirve para cavar
proceso la sangre
se extienda den-
continuación, los
concha hacia el
o y envuelve to-
cavidad del man-
ıto los ctenidios
n, los filamentos

de los ctenidios se han alargado y replegado para aumentar el área de la superficie para la filtración. En sección transversal, los ctenidios del molusco original tenían forma de V, pero en los bivalvos se han extendido hasta alcanzar la forma de W. El manto de la mayor parte de los bivalvos ha desarrollado sifones para mantener el contacto con la columna de agua mientras excava, de modo que la filtración pueda continuar. El manto secreta también las dos valvas de la concha y el ligamento dorsal que une las dos valvas. El ligamento es elástico y está comprimido cuando las valvas de la concha están cerradas. Uno o dos grandes músculos aductores situados entre las valvas sirven para mantenerlas cerradas cuando están contraídos. Si los aductores se relajan las valvas se abren debido a la compresión sobre el ligamento de la charnela. Dado que todo el cuerpo se encuentra en el interior de una concha y la alimentación es por filtración, la cabeza y órganos asociados, que eran prominentes en los moluscos primitivos, han desaparecido dejando tan sólo la boca y los palpos labiales. La rádula también ha desaparecido.

La alimentación de los bivalvos se basa en sistemas mucoso ciliares. Los cilios laterales de los filamentos de los ctenidios hacen que el agua penetre en la cavidad del manto y pase a través de los ctenidios. Las partículas de agua quedan atrapadas en el mucus de los ctenidios y son transportadas por los cilios en hebras de mucus hasta la base de los ctenidios y, desde allí, a la boca a través de los palpos labiales. Los palpos labiales seleccionan algunas de las partículas y rechazan otras, que caen en el suelo de la cavidad del manto y que posteriormente son expulsadas en forma de pseudoheces. Las partículas restantes llegan al estómago, en donde un elaborado grupo de conductos ciliados las segregan nuevamente antes de la digestión. Un rasgo característico del estómago es el **estilete cristalino,** una varilla cilíndrica que penetra en el estómago a partir de un saco ciliado. El estilo cristalino gira debido a la acción ciliar del saco del estilo. A medida que gira contra una pared del estómago, arranca los enzimas para la digestión y contribuye también a la penetración en el estómago de las hebras mucosas que contienen las partículas y que continuamente son acumuladas por los ctenidios. La digestión es esencialmente intracelular.

La mayor parte de los otros sistemas de órganos de los bivalvos son similares a los descritos para otros moluscos.

La función y estructura de la mayoría de los bivalvos es la ya descrita: están agrupados en la subclase LAMELIBRANQUIOS, que posee más de 90 por ciento de las especies de bivalvos. Los bivalvos más primitivos pertenecen a la subclase PROTOBRANQUIOS, en los que los ctenidios no se han agrandado ni replegado, el pie conserva su superficie plana y en los que las largas probóscides de los palpos sobresalen del área bucal. Estos bivalvos se alimentan de partículas del sedimento, que consiguen mediante los cilios de las probóscides. La última clase es la de los SEPTIBRANQUIOS, un grupo de bivalvos que viven en aguas profundas y que carecen por completo de ctenidios. Son carnívoros u omnívoros que absorben pequeños organismos mediante el sifón inhalante.

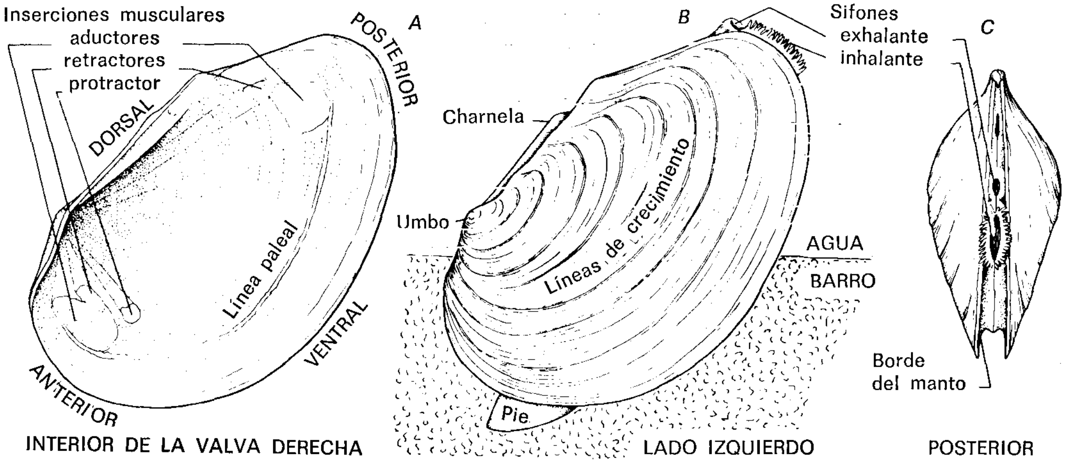


Fig. 21-18 Clase BIVALVOS. Almeja de agua dulce, *Anodonta.* Concha y rasgos externos. Las líneas que irradian del umbo muestran el desplazamiento de las inserciones musculares a medida que la concha crece.

Para explicar la anatomía de un bivalvo nos servirá una forma de agua dulce como *Anodonta* o *Unio* (fig. 21-18).

21-17 Estructura

La **concha,** que es algo ovalada, constituye un sólido esqueleto externo que protege el cuerpo y suministra inserción para los músculos. Está formada por dos **valvas** simétricas, una izquierda y otra derecha, cuyo borde más fino es el ventral, mientras que el más grueso es el dorsal. En la región dorsal hay: 1) los **dientes de la charnela** *(Anodonta* no los tiene), que encajan una valva con la otra y sirven de pivote cuando la concha se abre o se cierra; 2) un **ligamento de la charnela** elástico, entre las valvas, que tiende a juntar las porciones dorsales de éstas; y 3) un **umbo** anterior, hinchado, en cada valva, que representa su porción más antigua. Alrededor del umbo hay numerosas **líneas de crecimiento** concéntricas, que indican los intervalos entre las sucesivas fases de crecimiento; las líneas anuales son las más aparentes.

La concha (fig. 21-19) está formada por tres capas: 1) el **periostraco** externo, que es una cubierta delgada, de color y córnea e impide que las capas que tiene debajo sean disueltas por el ácido carbónico del agua; en las conchas viejas es frecuente que el umbo esté corroído si esta capa se ha desgastado; 2) una **capa prismática** media de carbonato cálcico cristalino, y 3) el **nácar** interior o madreperla, formado por numerosas capas delgadas de carbonato cálcico ligeramente irisadas. Las dos capas externas son producidas por el borde del manto, y el nácar por toda la superficie de esta membrana. La concha crece en superficie por adición en el borde y en grosor por sucesivo depósito de nácar, el cual tiene su máximo espesor debajo del umbo.

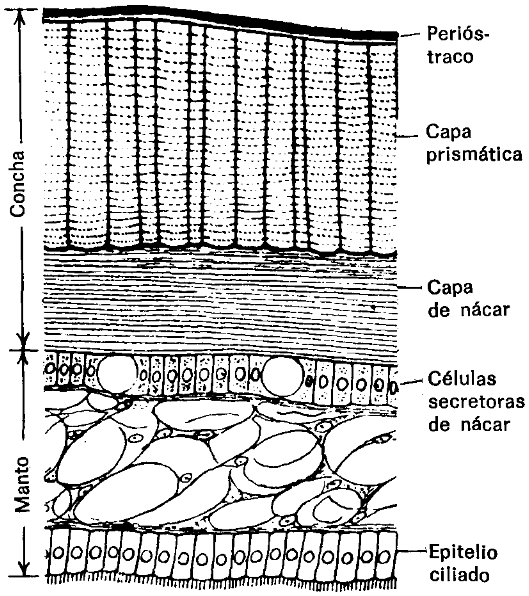
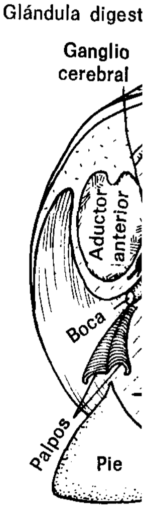


Fig. 21-19 Almeja de agua dulce. Sección transversal de la concha y del manto, aumentada.

Dentro de la concha está el **cuerpo,** blando (fig. 21-20), que está formado por: 1 una **masa visceral** media, pesada, fija dorsalmente y que contiene varios órganos; su parte anteroventral forma 2) el **pie** muscular. A cada lado de éste cuelga 3) un delgado **ctenidio** doble, por fuera del cual 4) hay un **lóbulo del manto,** lámina delgada de tejido que se adhiere a la superficie interna de una valva. Los bordes libres del manto son musculares y pueden juntarse encerrando dentro la **cavidad del manto.** Por detrás, los bordes del manto forman dos tubos cortos: un **sifón inhalante** o ventral y un **sifón exhalante** o dorsal. El agua entra y sale por estas aberturas mediante la acción de los cilios que cubren las superficies de los ctenidios.

Unas impresiones existentes en la superficie interna de las valvas corresponden a las **inserciones musculares** (fig. 21-18*A*). Los músculos son los grandes **aductores, anterior** y **posterior,** ambos transversos, que juntan las valvas; los **retractores, anterior** y **posterior,** que retraen el pie dentro de la concha, y el **protractor anterior,** que contribuye a la extensión del pie.

El **sistema digestivo** comprende: 1) la pequeña **boca** inmediatamente detrás del aductor anterior situada entre dos delgados **palpos labiales** carnosos; 2) un corto **esófago;** 3 un **estómago** redondeado situado dorsalmente dentro de la masa visceral y con conductos procedentes de 4) la **glándula digestiva** par (hígado); 5) el **intestino,** alargado y arrollado en la masa visceral de encima del pie; 6) el **recto,** dorsal, rodeado por el corazón, y 7) el **ano,** que se abre dentro del sifón exhalante. En una bolsa (ciego pilórico) existente en la pared del estómago suele hallarse una varilla flexible y transparente, el **estilo** o **estilete cristalino,** que produce un enzima reductor del almidón, útil para la digestión del plancton. En el recto hay un pliegue longitudinal, o **tiflosol,** que aumenta la superficie interna (como en las lombrices de tierra). La boca no posee mandíbulas ni rádula.



Fi
y
c

El **sistem**
dorsal form
muscular; e
de una **cavi**
la sangre ha
las vísceras
y hacia la **a**
manto. La
directamente
por otros ór
riñones, y d
oxigenación,
Parte de la
de epitelio
recen de rev
de sangre s
res. La sang
vas disuelta
bién conduc
quias y al n
cho a los ri
La funció
te el manto
una estructu
siste en dos
das por el b
ductor del
constituida
ticales, refo
se comunica

pa se ha des-
dia de carbo-
interior o ma-
apas delgadas
adas. Las dos
el borde del
erficie de esta
rficie por adi-
esivo depósito
espesor debajo

o, blando (fig.
a **masa visce-**
: y que con-
oventral forma
le éste cuelga
fuera del cual
delgada de te-
nterna de una
on musculares
la **cavidad del**
manto forman
o ventral y un
ntra y sale por
de los cilios
enidios.

a superficie in-
las **inserciones**
sculos son los
sterior, ambos
los **retractores,**
pie dentro de
que contribuye

1) la pequeña
luctor anterior
labiales carno-
nago redondea-
a masa visceral
la **glándula di-**
no, alargado y
ncima del pie;
corazón, y 7)
a exhalante. En
e en la pared
rilla flexible y
alino, que pro-
ón, útil para la
hay un pliegue
la superficie in-
ierra). La boca

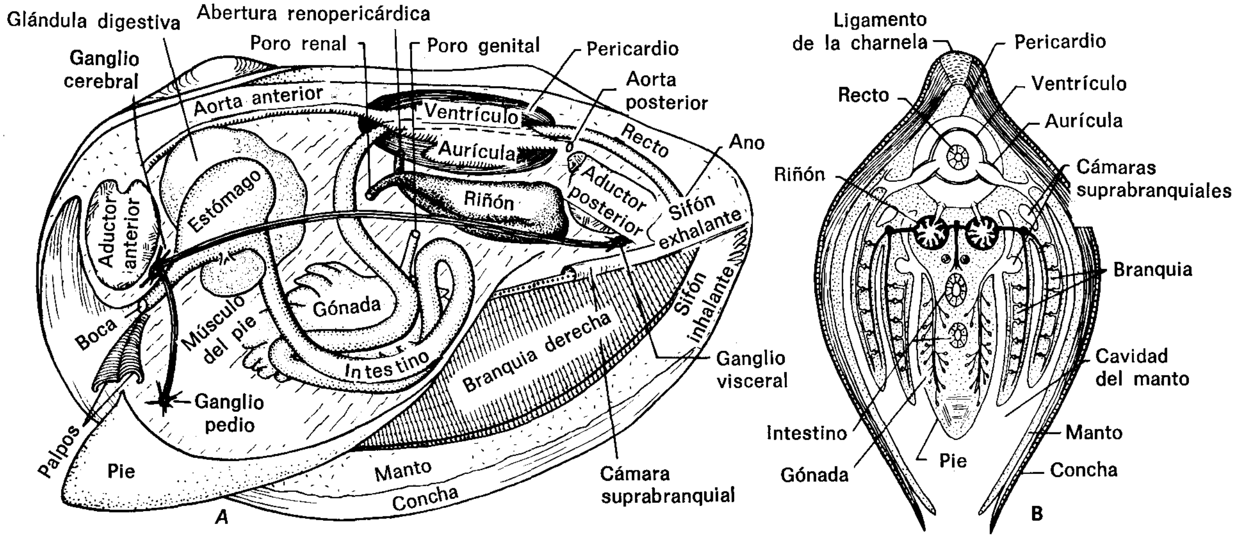

Glándula digestiva
Abertura renopericárdica
Poro renal
Poro genital
Pericardio
Ganglio cerebral
Aorta posterior
Aorta anterior
Ventrículo
Aurícula
Recto
Ano
Aductor anterior
Estómago
Riñón
Aductor posterior
Sifón exhalante
Sifón inhalante
Boca
Músculo del pie
Gónada
Intestino
Branquia derecha
Ganglio visceral
Ganglio pedio
Palpos
Pie
Manto
Concha
Cámara suprabranquial
A
Ligamento de la charnela
Pericardio
Recto
Ventrículo
Aurícula
Riñón
Cámaras suprabranquiales
Branquia
Cavidad del manto
Intestino
Manto
Gónada
Pie
Concha
B

Fig. 21-20 Almeja de agua dulce, *Anodonta. A.* Estructura interna, vista con la concha, el manto y las branquias del lado izquierdo levantados. *B.* Sección transversal a través de la región del corazón. Ambos esquemáticos. *(B, según Stempell.)*

El **sistema circulatorio** comprende un **corazón** dorsal formado por dos aurículas y un ventrículo muscular; este último rodea el recto y está dentro de una **cavidad pericárdica.** El ventrículo impele la sangre hacia la **aorta anterior,** que va al pie y a las vísceras (excepto los riñones y las branquias) y hacia la **aorta posterior** que irriga el recto y el manto. La sangre oxigenada en el manto vuelve directamente a las aurículas, pero la que circula por otros órganos es recogida en una **vena,** en los riñones, y de aquí pasa a las branquias, para la oxigenación, antes de volver al corazón (fig. 21-21). Parte de la sangre arterial entra en vasos tapizados de epitelio y parte en los senos venosos, que carecen de revestimiento celular, como en el pie; algo de sangre se difunde por los espacios intercelulares. La sangre lleva oxígeno y substancias nutritivas disueltas a todas las partes del cuerpo; también conduce el anhídrido carbónico a las branquias y al manto y substancias orgánicas de desecho a los riñones.

La función respiratoria la realizan conjuntamente el manto y dos ctenidios dobles. El **ctenidio** es una estructura en forma de W y cada mitad consiste en dos **láminas** delgadas completamente unidas por el borde ventral, donde hay un **surco conductor del alimento** (fig. 21-22). Cada lámina está constituida por numerosas **barras branquiales** verticales, reforzadas por bastones quitinosos, y que se comunican entre sí por barras horizontales, con pequeños **poros** (ostíolos) entre ellas. Tabiques internos (uniones interlaminares) dividen el interior de las branquias en numerosos **tubos acuíferos** verticales. Dorsalmente, los tubos acuíferos de cada branquia se unen a una **cámara suprabranquial** común que se extiende posteriormente hasta el sifón exhalante. Entre la cavidad del manto y la cámara suprabranquial de cada lado hay un paso en forma de hendidura. La sangre procedente de las venas de los riñones pasa por finos vasos aferentes y eferentes a las uniones interlaminares, para oxigenarse antes de volver al corazón.

Inmediatamente debajo del pericardio están los

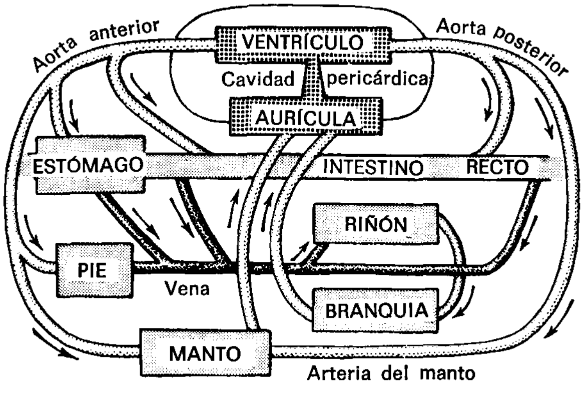

Aorta anterior
VENTRÍCULO
Aorta posterior
Cavidad pericárdica
AURÍCULA
ESTÓMAGO
INTESTINO
RECTO
RIÑÓN
PIE
Vena
BRANQUIA
MANTO
Arteria del manto

Fig. 21-21 Almeja de agua dulce. Esquema del sistema circulatorio y del flujo sanguíneo.

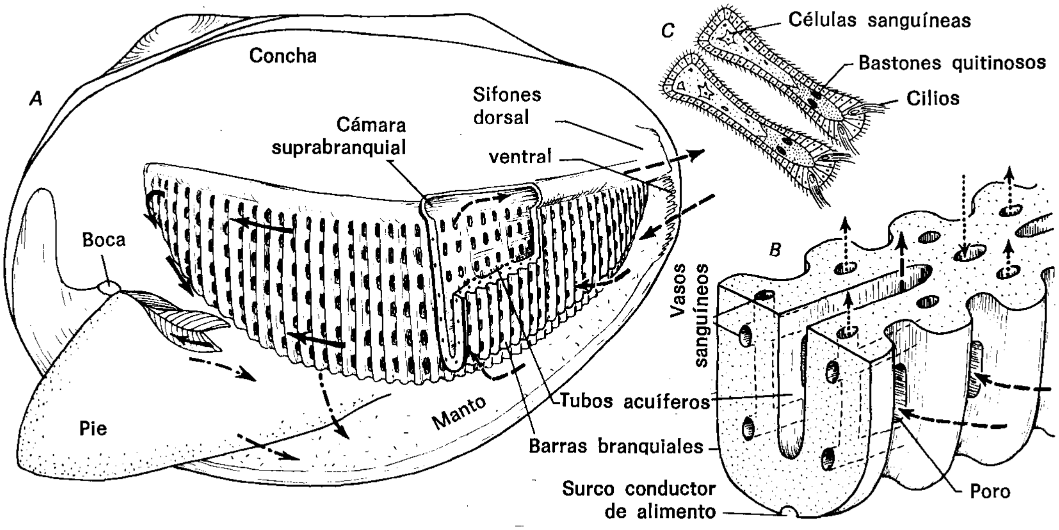


Fig. 21-22 Almeja de agua dulce. Esquema de la estructura de las branquias. *A.* La mitad externa de la branquia izquierda, parcialmente levantada para mostrar la estructura interna. ←– – –, dirección del agua; ←—, dirección de las partículas alimenticias recogidas en el mucus y llevadas a la boca; ←·–·–, dirección de las partículas expulsadas. *B.* Porción de una branquia aumentada. ←......, dirección de la corriente sanguínea, abajo en los vasos aferentes y arriba en los eferentes. *C.* Sección transversal de dos barras branquiales muy aumentadas para mostrar la superficie ciliada y las células sanguíneas.

dos **riñones,** que eliminan de la sangre y del líquido pericárdico las substancias de desecho orgánicas. Son unos tubos en forma de U, con una abertura ciliada, que filtran de la cavidad pericárdica, de una región glandular adyacente a la vena y de una vejiga que descarga, mediante una abertura ciliada, en la cámara suprabranquial de la branquia.

El **sistema nervioso** comprende tres pares de **ganglios,** el cerebral junto al esófago, el pedio en el pie y el visceral debajo del músculo aductor posterior. Cada par de ganglios está unido por una comisura, y hay también las comisuras cerebropedia y cerebrovisceral, además de nervios que van a distintos órganos. Las **estructuras sensoriales** consisten en dispositivos que responden a la luz, situados en los bordes de los sifones, órganos táctiles en el borde del manto, un par de **estatocistos** (para el equilibrio) en el pie y un **osfradio** en el sifón inhalante, sobre cada ganglio visceral. Los osfradios evidentemente prueban si el agua inhalada contiene fango, estimulando una reducción de la toma cuando el contenido en fango es alto.

Los sexos están separados pero de ordinario son iguales exteriormente. En cada uno de ellos hay dos **gónadas** muy ramificadas que rodean las asas intestinales de la masa visceral y desembocan por un corto **conducto** cerca de la abertura renal.

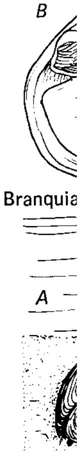
21-18 Historia natural

Los moluscos bivalvos de agua dulce viven en lagunas, lagos y ríos, algunos en aguas tranquilas y otros en aguas corrientes. Pueden emigrar a lugares poco profundos durante la noche y retirarse a mayor profundidad durante el día, y también pueden cambiar de hábitat según la estación. Suelen hallarse parcialmente enterrados en la arena o en el barro escondidos entre las rocas con las valvas ligeramente abiertas, los bordes del manto cerrados y los sifones fuera (fig. 21-18). Pueden moverse lentamente extendiendo el pie entre las valvas, para adherirlo a los materiales del fondo y avanzar luego el cuerpo mediante la contracción de los músculos del pie. Al llenarse y vaciarse los senos sanguíneos del pie se ayuda este movimiento. Al desplazarse, la concha deja surcos paralelos en el fondo. En respuesta a la luz, el contacto y otros estímulos, los sifones se abren y cierran. Por la acción de los cilios que cubren el manto y los ctenidios, el agua entra por el sifón inhalante a la cavidad del manto. Las partículas orgánicas y microorganismos (diatomeas, protozoos, etc.) suspendidos en el agua constituyen su alimento; éste queda retenido en el mucus existente sobre las branquias, es llevado por los cilios hasta el surco conductor del alimento situado en el borde ventral de las bran-

quias, a los
to es digerid
secreciones d
los residuos
ministra oxíg
en las branq
los tubos ac
quiales y sal
hídrico carbó

21-19 Repro

La mayor pa
te sus óvulos
de agua dul
Uniónidos ti
ción. En la
los ovarios
son fecunda
dos por un
por la hemb
mucus) a los
cuales aume
maras de in
pecies se em
en otras sol
Cada huevo,
da lugar a u
0,4 mm de
un músculo



Fi
he
el
(E

quias, a los palpos labiales y a la boca. El alimento es digerido en el estómago, con la ayuda de las secreciones del hígado, y absorbido en el intestino; los residuos son expulsados por el ano. El agua suministra oxígeno, para la oxigenación de la sangre en las branquias; pasa por los poros, asciende por los tubos acuíferos hasta las cámaras suprabranquiales y sale por sifón exhalante, eliminando anhídrico carbónico, heces y productos sexuales.

21-19 Reproducción

La mayor parte de los bivalvos sueltan simplemente sus óvulos y espermatozoides, pero los bivalvos de agua dulce pertenecientes a la familia de los UNIÓNIDOS tienen un modo peculiar de reproducción. En la hembra los óvulos maduros pasan de los ovarios a las cámaras suprabranquiales y allí son fecundados por los espermatozoides expulsados por un macho y contenidos en el agua inhalada por la hembra. Los huevos se adhieren (mediante mucus) a los tubos acuíferos de sus branquias, las cuales aumentan de tamaño, convirtiéndose en **cámaras de incubación** (marsupios). En algunas especies se emplean todas las láminas branquiales, en otras solamente las dos externas (fig. 21-23). Cada huevo, por segmentación total pero desigual, da lugar a un pequeño **gloquidio** (larva), de 0,1 a 0,4 mm de anchura, con dos valvas cerradas por un músculo aductor y un largo filamento larvario; en algunos *(Anodonta)* las valvas llevan ganchos ventralmente, pero otros *(Unio, Quadrula, Lampsilis)* carecen de ganchos. Las larvas son expulsadas al agua por el sifón exhalante de la hembra y entonces se hunden en el fondo o son dispersadas por las corrientes de agua. Pueden abrir y cerrar sus conchas, pero son incapaces de moverse por sí mismas. Los gloquidios provistos de ganchos se adhieren a las partes blandas de los peces de agua dulce, cuando éstos descansan en el fondo; las formas sin ganchos se fijan en los filamentos branquiales de los peces, adonde llegan con el agua respiratoria. En pocas horas, ambos tipos se recubren de una cápsula formada por migración y mitosis de células del epitelio del huésped. La larva parásita se alimenta y crece absorbiendo substancias nutritivas de los líquidos del cuerpo del huésped. Luego, el quiste se rompe; el joven molusco abre y cierra sus valvas extiende su pie y sale, yéndose al fondo para llevar vida libre. En algunas almejas *(Quadrula, Unio)* la reproducción tiene lugar en verano (mayo a agosto) y la fase de gloquidio dura de diez a setenta días, según las especies y la temperatura del agua. Otros *(Anodonta, Lampsilis)* producen huevos a fines de verano y los gloquidios son retenidos por la hembra hasta la primavera próxima. Los peces pueden llevar hasta veinte gloquidios cada uno, pero un pez de 7 a 10 centímetros de longitud puede infectarse artificialmente con varios centenares, que se desarrollan hasta la metamorfosis. La fase de gloquidio sirve para dispersar

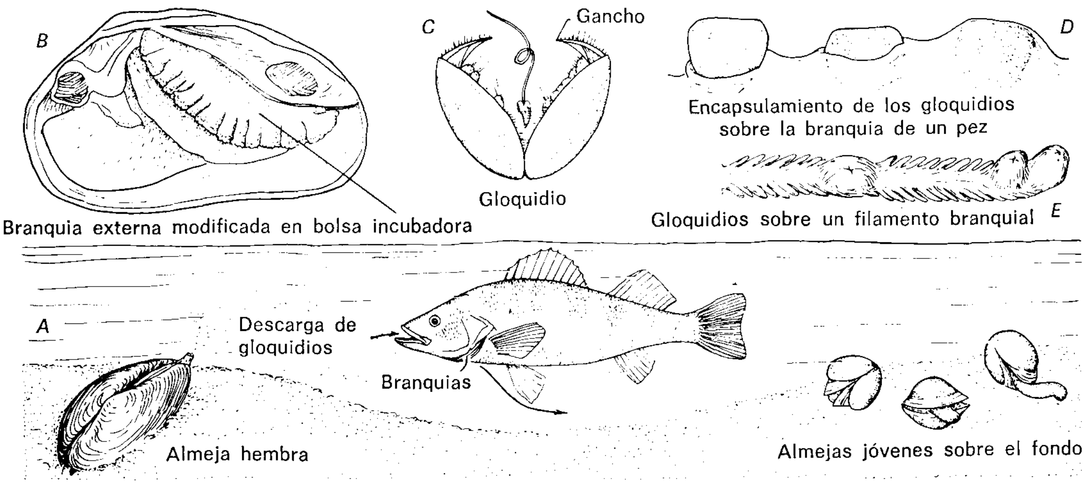

B
C
Gancho
D
Encapsulamiento de los gloquidios sobre la branquia de un pez
Gloquidio
Branquia externa modificada en bolsa incubadora
Gloquidios sobre un filamento branquial
E
A
Descarga de gloquidios
Branquias
Almeja hembra
Almejas jóvenes sobre el fondo

Fig. 21-23 Almeja de agua dulce. *A.* Esquema del ciclo biológico. *B.* La branquia externa de una hembra modificada en bolsa incubadora. *C.* Un gloquidio. *D.* Encapsulamiento de un gloquidio por el epitelio branquial de un pez. *E.* Gloquidios sobre un filamento branquial. *C-E.*, muy aumentado. *(B-D, según Lefevre y Curtis,* 1910.)

a los jóvenes en un área más amplia. A veces los gloquidios pueden resultar perjudiciales en los criaderos de truchas.

21-20 Otros bivalvos

Los bivalvos son todos acuáticos, principalmente marinos, y, en su mayoría, son sedentarios y habitan en el fondo. Donde son más comunes es desde las líneas de marea hasta las aguas poco profundas, pero algunos se hallan hasta profundidades de más de 5000 m. Algunos se arrastran lentamente por el fondo, pero la gran mayoría de especies marinas, incluso varias almejas comestibles, minan en la arena o en el barro y extienden sus sifones para que penetren en el agua (fig. 21-24). El mejillón común *(Mytilus)* se adhiere a los objetos sólidos mediante un **biso** de filamentos secretados por glándulas de su reducido pie. Las ostras comestibles *(Ostrea)* se adhieren permanentemente a las rocas o conchas uniendo una valva al substrato. Algunos bivalvos *(Pholas)* pueden minar en la arcilla dura o en las rocas blandas por erosión, empleando las valvas de la concha. Los teredos *(Teredo, Bankia)* son bivalvos muy especializados, con el cuerpo muy alargado y conchas anteriores pequeñas; con la ayuda de éstas minan en la madera de los buques o muelles sumergidos en el agua. Están capacitados para digerir las fibras de celulosa de la madera. *Pecten* se adhiere mediante un biso, pero puede soltarse y nadar mediante el cierre brusco de sus valvas. En *Pecten* y *Lima* los bordes del manto se prolongan más allá de la concha en forma de filamentos. Otros bivalvos son comensales de equinodermos, algunos viven en las galerías de gusanos y crustáceos, otros dentro de las esponjas o ascidias y *Entovalva* es parásito de las holoturias.

Algunos bivalvos son enormemente abundantes. Se ha estimado que 4500 millones de almejas viven en 1800 kilómetros cuadrados del Dogger Bank, en el este de Inglaterra. Las conchas de †*Exogyra,* forma fósil del Cretácico, se hallan en las rocas desde Nueva Jersey a México, en más de 4000 kilómetros. Las ostras, mejillones y otros habitan en las aguas costeras en gran número.

La mayoría de los BIVALVOS descargan los óvulos y los espermatozoides en el agua, donde tiene lugar la fecundación, y el zigoto se desarrolla primero en una larva **trocófora** ciliada, algo parecida a la trocófora de los anélidos (fig. 22-12) y luego en una larva **velígera.** Ésta, después de un período en el que nada libremente, se hunde en el fondo y se transforma en un diminuto bivalvo. Debido a que los azares de esta reproducción son muchos, estos moluscos producen un gran número de óvulos. En una estación una ostra hembra puede producir de 16 a 60 millones.

En la ostra americana común *(Crassostrea virginica)* de la costa del Atlántico, los sexos están separados. Los óvulos y los espermatozoides se unen en el agua y en 48 horas la larva adquiere una concha bivalva. Nada libremente durante unas dos se-

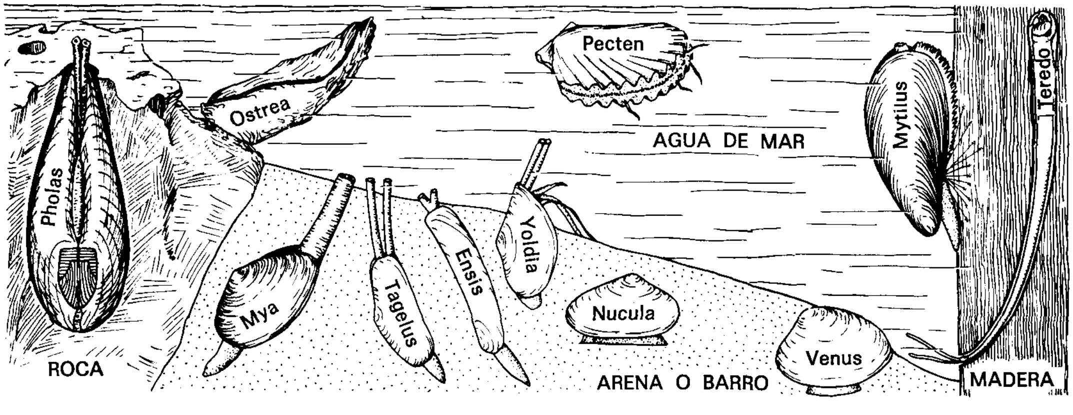


Fig. 21-24 Clase BIVALVOS. Posición de algunas formas marinas en vida; reducidas pero no a la misma escala. Orden NUCULÁCEOS: *Nucula; Yoldia.* Orden ANISOMIARIOS: *Ostrea,* ostra comestible; *Mytilus,* mejillón marino, con biso; *Pecten,* vieira. Orden HETERODONTOS: *Mya,* almeja; *Venus, Tagelus, Ensis,* almejas. Orden ADAPEDONTOS: *Pholas,* dátiles de mar, minan en la roca; *Teredo,* mina en los pilotes sumergidos de los muelles.

manas y crec
de aquí para
se asienta s
fija a algún
del manto. L
costa del Pa
cas; las gór
mero esperm
ternancia rít
cundados y
dentro de l
«hembra», y
breve períod

21-21 Relac

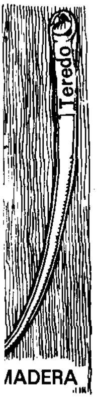
Desde que el
ta del mar h
En muchas
los lugares
luscos duran
Un montícul
San Francisc
bicos de rest
mado en m
consumen a
kilogramos
lorados en
nos criadero
profundas se
adultos reco
ostra atlánti
sido introdu
tras y las a
nero *Pecten*
Las conchas
trar carbona
usos. Varias
mano y en
ciones respe
pesca, con e
Las perlas
ños que pen
bivalvos. Ur
secreta capa
mo, de la m
miento de
provienen d
margaritifer
dico. Los j
queñas part
a los bivalv

y *Lima* los
allá de la
bivalvos son
viven en las
s dentro de
parásito de

abundantes.
lmejas viven
ogger Bank,
le †*Exogyra,*
en las rocas
de 4000 ki-
s habitan en

gan los óvu-
donde tiene
esarrolla pri-
lgo parecida
-12) y luego
e un período
en el fondo
alvo. Debido
son muchos,
nero de óvu-
a puede pro-

sostrea virgi-
xos están se-
ides se unen
iere una con-
unas dos se-



la
ti-
e-
a;

manas y crece; entonces se va hacia el fondo y va de aquí para allá con la ayuda del pie; finalmente se asienta sobre la valva izquierda y pronto se fija a algún objeto sólido mediante una secreción del manto. La ostra europea *(O. edulis)* y la de la costa del Pacífico *(O. lurida)* son ambas protándricas; las gónadas de un individuo producen primero espermatozoides y luego óvulos con una alternancia rítmica. Los huevos de *O. lurida* son fecundados y se desarrollan en una larva bivalva dentro de la cavidad del manto del progenitor «hembra», y luego, antes de fijarse, pasan por un breve período de vida libre.

21-21 Relaciones con el hombre

Desde que el hombre visitó por primera vez la costa del mar ha utilizado los bivalvos como alimento. En muchas costas hay montículos de conchas en los lugares donde antiguos pueblos comieron moluscos durante generaciones y tiraron las conchas. Un montículo de conchas indio, en la bahía de San Francisco, contenía más de 30 000 metros cúbicos de restos acumulados durante un tiempo estimado en más de 3500 años. Los Estados Unidos consumen anualmente más de 1400 millones de kilogramos de ostras, almejas mejillones, etc., valorados en unos 63 millones de dólares. Los buenos criaderos naturales de ostras en aguas poco profundas se valoran mucho y se reemplazan los adultos recogidos soltando crías nuevas. Tanto la ostra atlántica como la japonesa *(O. gigas)* han sido introducidas en la costa del Pacífico. Las ostras y las almejas se comen enteras, pero del género *Pecten* sólo se come el gran músculo aductor. Las conchas de las ostras se emplean para suministrar carbonato cálcico a las gallinas y para otros usos. Varias clases de almejas se pescan con la mano y en muchos sitios se han establecido limitaciones respecto al tamaño, número y estación de pesca, con el objeto de conservar los criaderos.

Las perlas se forman alrededor de objetos extraños que penetran entre el manto y la concha de los bivalvos. Un pedacito de manto rodea el objeto y secreta capas sucesivas de nácar alrededor del mismo, de la misma manera como se forma el revestimiento de la concha. Las perlas más apreciadas provienen de las ostras perlíferas marinas *(Pinctada margaritifera)* del Golfo Pérsico y del océano Índico. Los japoneses introducen artificialmente pequeñas partículas en el manto y luego conservan a los bivalvos, *Pinctada (Meleagrina) mertensii,* en cajas, durante varios años, hasta que se han formado las perlas «cultivadas».

Las galerías que forman los teredos en las estructuras de madera marinas a veces producen serios daños, pues los postes que sostienen los muelles pueden debilitarse y hundirse. Actualmente se construyen los muelles con madera creosotada, cemento o metal, con el objeto de evitar estos perjuicios. Una almeja de agua dulce asiática *(Corbicula fluminea),* introducida en los Estados Unidos, es ahora tan abundante en los canales de California, que impide el flujo del agua.

Clase Cefalópodos
(nautilos, calamares y pulpos)

21-22 Rasgos generales y evolución

Los CEFALÓPODOS (Gr. *kephale,* cabeza + *podos,* pie) son los moluscos con una estructura más diferenciada y con un mayor nivel de desarrollo. En muchos aspectos pueden incluso considerarse como el grupo de invertebrados vivientes más avanzado. La clase está representada tan sólo por 650 especies vivientes y parece ser un grupo en decadencia, ya que se conocen 10 000 especies fósiles que se remontan hasta el Cámbrico. Comprende el mayor invertebrado viviente, el calamar gigante *Architeuthis,* que alcanza una longitud de 16 m. Los cefalópodos han divergido mucho del tipo de molusco ancestral, como lo prueban muchos aspectos de su anatomía y fisiología. En contraste con la imagen estereotipada de los moluscos como animales de movimientos lentos empleando mecanismos mucoso ciliares, los cefalópodos son depredadores de movimientos rápidos y principalmente pelágicos. Para que se convirtieran en carnívoros rápidos, fueron necesarios cambios básicos en el diseño original del cuerpo y del funcionamiento del molusco. Una de las cosas necesarias para el movimiento rápido es el aumento del ritmo metabólico, que, a su vez, requiere la obtención de más oxígeno y la eliminación de más anhídrido carbónico. El sistema circulatorio abierto original es visiblemente inadecuado para el transporte de oxígeno al ritmo necesario y, por esto, los cefalópodos han desarrollado un sistema circulatorio cerrado. Este sistema cerrado está mejorado por la adición de una segunda serie de corazones en la base de los ctenidios, con la función de aumentar el ritmo del flujo sanguíneo a su través. Igualmente, el uso de los cilios laterales de los ctenidios para crear la corriente respiratoria a través de ellos no dejaba pasar agua suficiente a través de los ctenidios como para permitir la extracción de cantidades adecuadas de oxígeno que mantuvieran al cefalópodo. Este problema se ha solventado en los pulpos y calamares con la eliminación de los cilios de los ctenidios y con el empleo del manto, muy muscularizado, para bombear el agua sobre las branquias. Combinando este bombeo del agua con un sifón desarrollado a partir del pie, los cefalópodos han conseguido también aumentar la movilidad y la velocidad necesarias mediante una propulsión a chorro. No habrían podido llegar a ser unos rápidos depredadores pelágicos empleando los mecanismos de locomoción primitivos de reptar, o incluso nadar, con el ancho pie. Fue necesario que perdieran la concha para poder utilizar el manto como bomba muscular que irrigara los ctenidios y produjera el movimiento. Esto ha ocurrido en todos los cefalópodos vivientes, exceptuando a *Nautilus.* Depredadores tales como los calamares y pulpos han de tener un control nervioso y una energía sensorial considerables para descubrir y capturar el alimento. Para facilitar esto, los cefalópodos han centralizado el sistema nervioso difuso original de los moluscos en un solo «cerebro» y han desarrollado ojos que, en muchos aspectos, equivalen a los de los vertebrados. Los ojos están reforzados por un impresionante conjunto de órganos sensoriales táctiles y químicos.

Como animales con un sistema nervioso centralizado y órganos sensoriales desarrollados, los cefalópodos muestran un mayor conocimiento de su medio ambiente y modelos de comportamiento más complejos. Muchos cefalópodos presentan un comportamiento de cortejo definido antes de la cópula, y las pruebas de laboratorio realizadas con pulpos han indicado una considerable capacidad de aprendizaje. Los ojos, formadores de imágenes y muy desarrollados, con cromatóforos complejos, controlados por el sistema nervioso, han hecho de estos animales maestros del camuflaje con su capacidad para confundirse con su fondo.

La captura de las presas la llevan a cabo los ocho o diez brazos, portadores de ventosas, que rodean la boca y derivan del pie. Único de los cefalópodos es el «pico» que rodea la boca. Este aparato mandibular, quitinoso y semejante al de un loro se utiliza para arrancar trozos de comida, que luego son transportados a la faringe por la rádula. El movimiento del alimento a través del sistema digestivo es fundamentalmente por acción muscular (peristalsis), como en los vertebrados, y no por cilios, como en la mayoría de los moluscos.

Los cefalópodos son dioicos, la fecundación es interna y ponen grandes huevos con vitelo. Difieren también de la mayoría de los moluscos por presentar segmentación meroblástica y carecer de estadios larvarios; los recién nacidos parecen adultos en miniatura.

Los cefalópodos dependen de su natación rápida para escapar de los posibles depredadores, pero muchos poseen también una bolsa de la tinta unida al recto que puede secretar una nube de substancia negra que es proyectada a través del sifón y puede distraer u oscurecer la visión del posible depredador.

Muchos calamares que habitan las profundidades gozan de un notable desarrollo de órganos complejos productores de luz cuya función no se comprende por completo.

A continuación se indican los detalles de la anatomía de un calamar común, *Loligo pealii* de la costa del Atlántico o *L. opalescens,* de la costa del Pacífico, como ejemplo de esta clase.

21-23 Estructura e Historia natural (fig. 21-25)

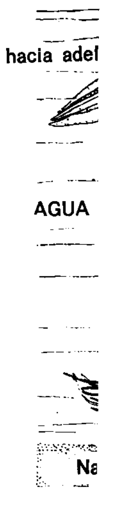
La **cabeza,** grande, posee dos **ojos** conspicuos y una **boca** central rodeada por diez **brazos** carnosos que llevan **ventosas** en forma de copa; el cuarto par de brazos consiste en unos **tentáculos** largos y *retráctiles.* El *cuerpo,* largo y *cónico,* posee una **aleta** triangular carnosa a cada lado del extremo, que es cónico. La cabeza y el cuerpo se unen por un cuello, alrededor del cual el borde libre del manto forma un **collar** laxo. Debajo del cuello hay un embudo muscular o **sifón.** La piel contiene muchos **cromatóforos,** cada uno con pigmento amarillo o pardo dentro de una cápsula elástica rodeada de células musculares. Éstas se contraen y se dilatan rítmicamente, determinando que el animal adquiera alternativamente un tono claro u oscuro. El calamar es alargado dorsoventralmente, la cabeza, morfológicamente, es ventral, y los brazos y el sifón representan el pie de los demás moluscos.

En la pared superior (anterior) del cuerpo hay *una* **pluma** *córnea, la concha,* que da rigidez al cuerpo; una caja «cartilaginosa» rodea el «cerebro»; hay un cartílago nucal sobre el cuello y un soporte semejante para el sifón y las aletas. El manto, las aletas, el sifón y los brazos son muscu-

I
II Ventos
VENTRAL
III
IV
V
Br
Te

Fig
tar

lares. El man
rodea los ór
ción y dilata
cavidad del
entra y sale
y el collar, p
de «propulsi
dedor de la
contiene con
la cola delan
y para move
extremo del
caudal. Las
y también p
El sistema



Fi
na

s del sistema
cción muscu-
brados, y no
los moluscos.
cundación es
vitelo. Dific-
moluscos por
y carecer de
parecen adul-

tación rápida
ladores, pero
la tinta unida
de substancia
sifón y puede
osible depre-

rofundidades
órganos com-
n no se com-

les de la ana-
pealii de la
e la costa del

(fig. 21-25)

conspicuos y
brazos carno-
opa; el cuar-
táculos largos
o, posee una
del extremo,
se unen por
rde libre del
jo del cuello
piel contiene
igmento ama-
lástica rodea-
ontraen y se
ue el animal
aro u oscuro.
mente, la ca-
los brazos y
ás moluscos.
l cuerpo hay
da rigidez al
dea el «cere-
l cuerpo y un
as aletas. El
s son muscu-

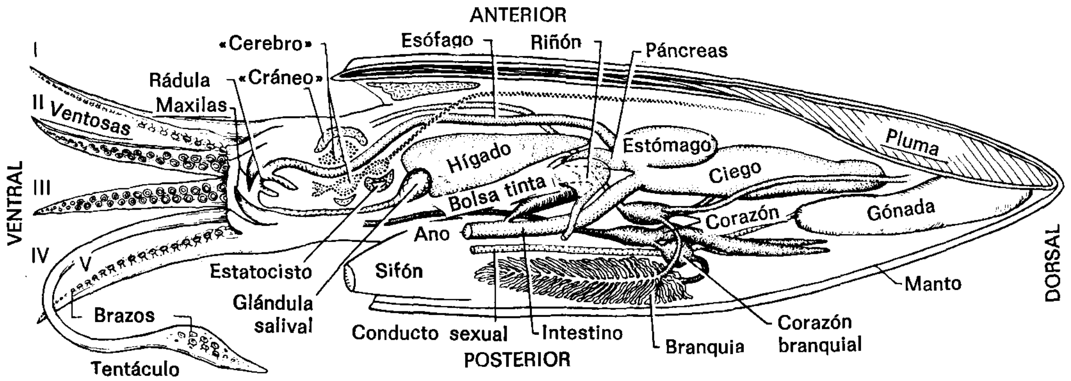

ANTERIOR
«Cerebro»
Esófago
Riñón
Páncreas
I
Rádula
«Cráneo»
Maxilas
II
Ventosas
Hígado
Estómago
Pluma
Ciego
Bolsa tinta
VENTRAL
III
Corazón
Gónada
Ano
IV
V
Estatocisto
Sifón
Manto
DORSAL
Glándula salival
Brazos
Conducto sexual
Intestino
Branquia
Corazón branquial
POSTERIOR
Tentáculo

Fig. 21-25 Clase CEFALÓPODOS. El calamar, *Loligo*. La estructura interna vista después de levantar la pared del cuerpo y los brazos del lado izquierdo.

lares. El **manto** consiste en una cubierta cónica que rodea los órganos internos. Mediante su contracción y dilatación rítmica, entra y sale agua de la cavidad del manto. Para la respiración, el agua entra y sale del espacio existente entre el cuello y el collar, pero para la locomoción por el sistema de «propulsión a chorro» el manto se cierra alrededor de la base del sifón y expulsa el agua que contiene con fuerza (fig. 21-26). Para nadar «con la cola delante» dirigen el sifón hacia los brazos y para moverse con la cabeza delante curvan el extremo del sifón para forzar el agua en dirección caudal. Las aletas contribuyen a dirigir el rumbo y también pueden emplearse para nadar.

El sistema digestivo comprende: 1) la **boca;** 2) la **faringe** muscular (masa bucal) con un par de **mandíbulas** córneas, semejantes a un pico de loro invertido, y una **rádula;** 3) un **esófago** alargado; 4) el **estómago** muscular en forma de saco, en el que desembocan 5) un **ciego** de paredes delgadas con una complicada válvula en su interior; 6) el **intestino** largo y 7) el **recto,** que se extiende hasta 8) el **ano,** el cual se abre en la cavidad del manto. En la faringe desembocan dos pares de **glándulas salivales** y el largo **hígado** y el pequeño **páncreas** se unen al estómago mediante conductos. El calamar come crustáceos, moluscos y peces. Nada hacia adelante con los brazos juntos y luego se precipita sobre la presa expulsando repentinamente agua por el sifón; extiende los bra-

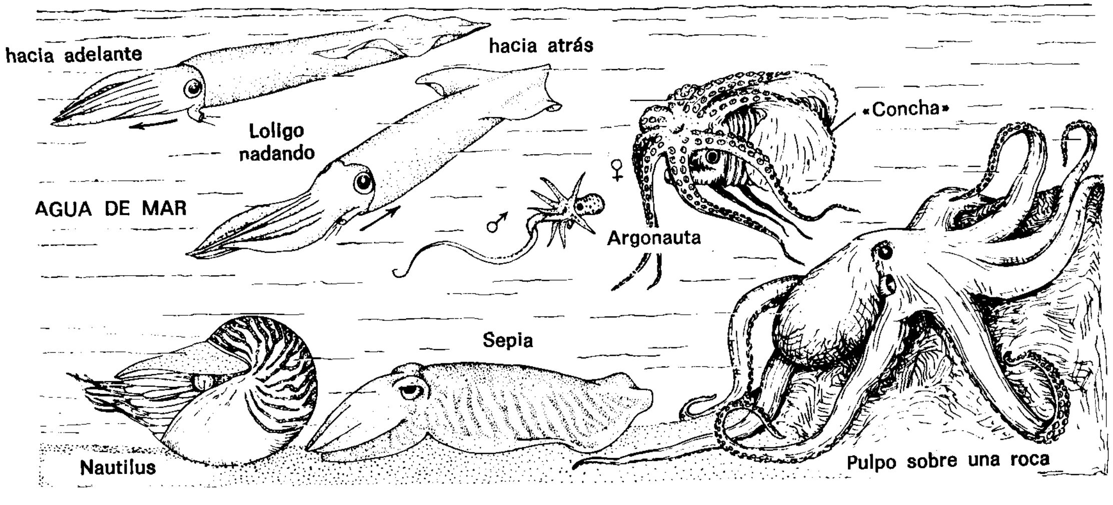

hacia adelante
hacia atrás
Loligo nadando
«Concha»
AGUA DE MAR
♀
♂
Argonauta
Sepia
Nautilus
Pulpo sobre una roca

Fig. 21-26 Clase CEFALÓPODOS. *Loligo*, calamar; *Sepia*, sepia; *Nautilus*, nautilo nacarado; *Argonauta; Octopus*, pulpo. A distinta reducción.

zos, coge la presa y la lleva a la boca, donde la muerde con las mandíbulas y la engulle. A los pequeños animales que habitan en el fondo los cubre tranquilamente con los brazos extendidos y luego se los lleva a la boca, tragándoselos a continuación.

Encima del recto está la **bolsa de la tinta,** glandular, que posee un conducto que se abre cerca del ano; la tinta es un pigmento oscuro que puede ser expulsado por el sifón para producir una «cortina de humo» acuática que esconde al calamar, permitiéndole huir de cualquier enemigo. A cada lado de la cavidad del manto hay una **branquia** alargada. La sangre de las venas existentes en los tejidos del cuerpo es impelida por un **corazón branquial** a través de los capilares de los filamentos branquiales y luego es recogida a cada lado en una aurícula; las dos se unen al ventrículo único del **corazón sistémico,** el cual, mediante las arterias, envía la sangre al tubo digestivo, la cabeza, los brazos y otros órganos. Un par de **riñones** filtran de la cavidad pericárdica que rodea el corazón y descargan en la cavidad del manto. Los pares de **ganglios nerviosos** están concentrados en la «caja encefálica» alrededor de la faringe. Los **ojos** son únicos entre los invertebrados; poseen córnea, cristalino, cámara anterior y posterior y retina con bastones, pudiendo formar una imagen real (fig. 9-17). Estructuralmente son como los de los vertebrados, pero tienen un origen distinto. Debajo del cerebro hay dos **estatocistos** que sirven para el equilibrio.

Los sexos están separados; ambos poseen una **gónada** cerca del extremo de la cavidad del manto, y un **conducto** que se abre hacia el embudo. En la cópula, el extremo especializado *(hectocótilo)* del quinto brazo del macho transfiere un espermatóforo (paquete de espermatozoides) a la cavidad del manto de la hembra, donde se desprende dicho extremo, quedándose allí. Los huevos son grandes, con mucho vitelo, y son puestos en unas cápsulas gelatinosas alargadas. La segmentación es superficial, algo parecida a la de las aves, y no poseen fase larvaria; los recién nacidos tienen el aspecto de adultos en miniatura y son capaces de nadar y de alimentarse inmediatamente.

21-24 Otros cefalópodos

Esta clase ha poblado los mares desde el Cámbrico y ha dejado restos fósiles de unas 10 000 especies (figs. 13-11 y 13-12). Durante el Paleozoico dominaron los nautiloideos, en el Mesozoico los ammonites y actualmente abundan los coleoideos (tales como *Loligo*). Los dos grupos primitivos poseían concha externa calcárea de tamaño, forma y ornamentación visibles, pero siempre dividida en cámaras transversales mediante septos. Probablemente el animal vivía en el compartimiento más externo, como hace el nautilo actual. Las formas más primitivas tenían conchas cónicas alargadas, de 2,5 cm a algunos metros de longitud. †*Endoceras,* del Ordoviciense, tenía 4,5 m de longitud; es el mayor invertebrado con concha conocido; un ammonites, †*Pachydiscus,* del Cretácico, tenía una concha arrollada de 2,5 m de diámetro. La única reliquia viviente de este gran grupo es el nautilo nacarado *(Nautilus),* que apareció por primera vez en el Jurásico. Hay tres especies reconocidas, que viven en el fondo, a profundidades de 550 m, en el Pacífico oriental y en el Océano Índico (fig. 21-17). Su concha espiralada tiene unos 25 cm de diámetro, está estrechamente arrollada en un plano y dividida por septos. El animal vive en la cámara más externa,

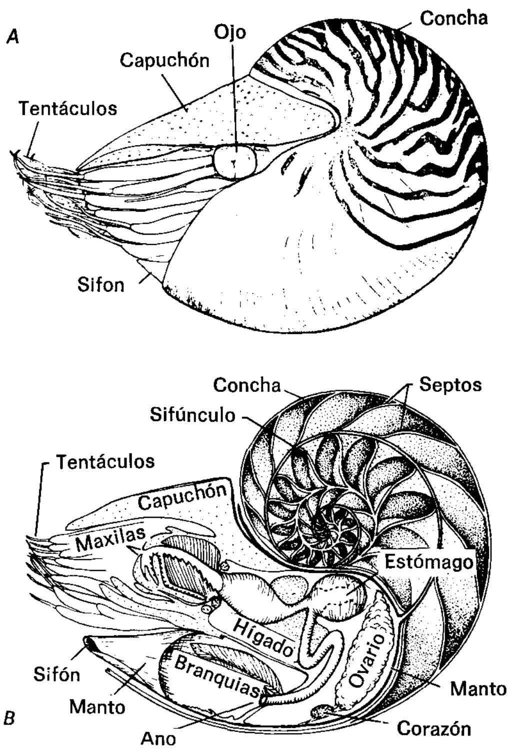


Fig. 21-27 Clase CEFALÓPODOS. *Nautilus pompilius,* el nautilo nacarado. *A.* Caracteres externos. *B.* Estructura interna; la concha y el manto (excepto el sifón) han sido levantados por la línea media; mandíbulas, lengua y rádula en sección media; se han levantado las dos branquias izquierdas.

pero previa
cesivamente
El contacto
ne mediante
ra. El sifún
mente, de
la flotabilid
venta tentác
orificio sin
sifón está pl
bombea el a

Los cefal
res y, en ge
Los calamar
una longitud
las profundi
lugares, al
ños calamar
enormes bar
mamíferos
cebo por lo
sirven de ali
sepia *(Sepia*
ovalado y b
táculos com
terna, calcár
las aves enja
tituido el pi
pos varían e
un cuerpo
tentáculos p
las rocas y
dar emplear
mente de ca
ciones de su
lamares y pu
sos picos qu
trar a las p
tentáculos. E
dos la hemb
una concha
macho sólo

Tipo Molus

Simetría bil
bierto por u
creta una co

oideos (tales
ivos poseían
rma y orna-
ida en cáma-
obablemente
más externo,
nas más pri-
as, de 2,5 cm
eras, del Or-
el mayor in-
ammonites,
concha arro-
a reliquia vi-
ilo nacarado
ez en el Jurá-
e viven en el
n el Pacífico
-17). Su con-
iámetro, está
dividida por
más externa,

Concha
Septos
:stómago
Manto
Corazón

ompilius, el nau-
tructura interna;
sido levantados
rádula en sec-
quias izquierdas.

pero previamente ha ocupado todas las demás, sucesivamente, a medida que él y la concha crecen. El contacto con las cámaras anteriores se mantiene mediante el **sifúnculo,** que pasa por cada cámara. El sifúnculo y las cámaras sirven, probablemente, de mecanismo hidrostático para mantener la flotabilidad. La cabeza posee de sesenta a noventa tentáculos sin ventosas. El ojo es un simple orificio sin cristalino. Tiene cuatro ctenidios, y el sifón está plegado, pero no fusionado, y él mismo bombea el agua al faltar el manto libre.

Los cefalópodos vivientes son todos depredadores y, en general, nadadores (figs. 21-26 y 21-28). Los calamares presentan especies que varían entre una longitud de 2,5 cm y el gigante *Architeuthis,* de las profundidades frías de Terranova y de otros lugares, al que se comen las ballenas. Los pequeños calamares, como Loligo, se hallan a veces en enormes bancos; son pasto de los peces y de los mamíferos marinos, y también se emplean como cebo por los pescadores. Los calamares también sirven de alimento al hombre en muchos países. La sepia *(Sepia)* del Atlántico tiene el cuerpo corto, ovalado y bordeado por aletas, y posee largos tentáculos completamente retráctiles. Su concha interna, calcárea, se emplea para afilar el pico de las aves enjauladas y durante siglos su tinta ha constituido el pigmento sepia de los artistas. Los pulpos varían entre 5 cm y 8,5 m de diámetro. Poseen un cuerpo flexible, bulboso, sin concha, y ocho tentáculos provistos de ventosas. Se arrastran por las rocas y charcos de la marea, pero pueden nadar empleando el sifón. Se alimentan principalmente de cangrejos, a los que paralizan con secreciones de sus glándulas salivares. Los grandes calamares y pulpos son más temibles por sus poderosos picos que por su supuesta habilidad para arrastrar a las personas debajo del agua mediante sus tentáculos. En el *Argonauta* de los océanos templados la hembra alcanza 20 cm de longitud y secreta una concha parecida a una cáscara de huevo; el macho sólo alcanza 2,5 cm de longitud.

Clasificación

Tipo Moluscos (Mollusca)

Simetría bilateral o ninguna; cuerpo blando, cubierto por un delgado manto que generalmente secreta una concha caliza formada por 1, 2 u 8 piezas; suelen tener una cabeza anterior y un pie muscular ventral; boca con rádula (excepto los bivalvos); corazón dorsal con 1 o 2 aurículas y ventrículos (salvo los Monoplacóforos); respiración por ctenidios semejantes a branquias, branquias secundarias o un «pulmón»; 1, 2 o 6 pares de nefridios, o uno solo; sistema nervioso con un anillo circumesofágico y generalmente con ganglios pares, conectivos y nervios; sexos separados o unidos; 4, 2 o 1 gónadas, con conductos; en su mayoría ovíparos; con fases larvarias (trocófora, velígera o gloquidio) o desarrollo directo; principalmente en aguas saladas o dulces y algunos GASTERÓPODOS en tierra; 80 000 especies vivientes, 40 000 fósiles.

Clase 1. Monoplacóforos (Monoplacophora).

Cuerpo oval, una sola concha, con simetría bilateral en las formas vivientes; 2 ventrículos; 5 o 6 pares de branquias; 6 pares de nefridios; Cámbrico inferior a Devónico, 6 especies recientes (orden TRIBLIDIÁCEOS, TRYBLIDIACEA: *Neopilina galatheae,* 5 pares de branquias; *N. (Vema) ewingi,* 6 pares de branquias.

Clase 2. Aplacóforos (Aplacophora).

Solenogastros. Vermiformes; sin concha ni pie; tegumento grueso, con diminutas espículas calizas; pie vestigial o ausente, 250 especies.

Orden 1. Neomenioideos (Neomenioidea). Pie reducido a un surco ventral medio; monoicos; *Neomenia, Proneomenia, Lepidomenia.*

Orden 2. Quetodermatoideos (Chaetodermatoidea). El pie está totalmente ausente; dioicos; *Chaetoderma.*

Clase 3. Poliplacóforos (Polyplacophora).

Quitones. Cuerpo elíptico; la concha consiste en una serie dorsal media de 8 placas anchas, rodeada por un cinturón carnoso; pie grande, plano; de 6 a 80 pares de branquias en un surco que rodea al pie; sexos separados; 1 gónada; una larva trocófora; sobre las rocas, principalmente en aguas costeras someras; 600 especies vivientes, 150 fósiles; Ordoviciense a Reciente.

Orden 1. Lepidopléuridos (Lepidopleurida). Las valvas de la concha o bien carecen de placas de inserción o, si las tienen, carecen de dientes de in-

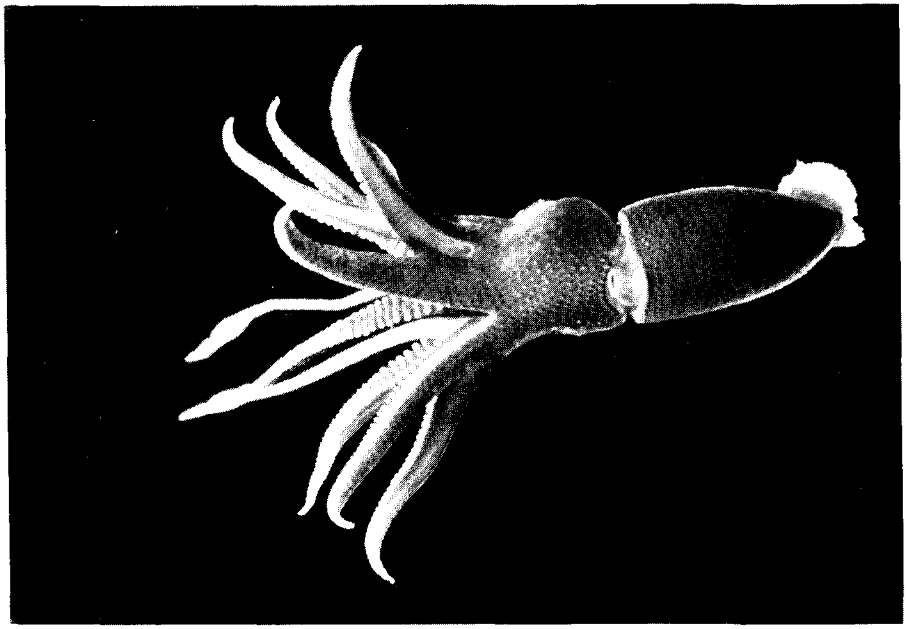


Fig. 21-28 Clase CEFALÓPODOS: *Histioteuthis*, un calamar pelágico de las profundidades. *(Cortesía de Gary McDonald.)*

serción. *Lepidopleurus,* sin placas de inserción; *Hanleya,* con placas de inserción.

Orden 2. Quitónidos (Chitonida). Valvas de la concha con placas y dientes de inserción. *Cryptochiton,* el mayor quitón viviente; *Katherina; Placiphorella,* quitón carnívoro; *Mopalia.*

Clase 4. Escafópodos (Scaphopoda).

Colmillos de mar. Concha y manto tubulares, delgados, ligeramente curvados, abiertos en ambos extremos; pie cónico; delicados «tentáculos» alrededor de la boca; sin ctenidios; sexos separados; 1 gónada; una larva velígera; marinos de agua dulce o terrestres; 350 especies vivientes, 300 fósiles; Devónico a Reciente; *Dentalium.*

Clase 5. Gasterópodos (Gastropoda).

Univalvos: lapas, buccinos, caracoles, babosas, etc. Concha generalmente arrollada en espiral (en algunos no arrollada, reducida o sin ella); cabeza definida, con rádula raedora, comúnmente con tentáculos y ojos; pie grande, plano, para adherirse o arrastrarse; masa visceral típicamente con un giro de 180° (torsión) en sentido contrario al de las agujas del reloj respecto de la cabeza y del pie, y arrollada dentro de la concha; 1 o 2 ctenidios, o sustituidos por branquias secundarias o un pulmón; 1 o 2 nefridios; sexos separados o unidos; 1 gónada; en su mayoría ovíparos; la larva con fases de trocófora y de velígera (excepto las formas terrestres); marinos, de agua dulce o terrestres. Cámbrico superior a Reciente. Unas 40 000 especies vivientes.

Subclase 1. Prosobranquios (Prosobranchia) o Estreptoneuros (Streptoneura). Torsión visceral de 180°; sistema nervioso en forma de ocho; 2 tentáculos; ctenidios delante del corazón; la cavidad del manto se abre anteriormente; sexos normalmente separados, 1 abertura sexual. Cámbrico superior a Reciente, principalmente marinos, 25 000 especies vivientes, 10 000 fósiles.

Orden 1. Arqueogasterópodos (Archaeogastropoda), Aspidobranquios (Aspidobranchia) o *Diotocardios (Diotocardia).* Sistema nervioso poco concentrado; 1 o 2 ctenidios (o ninguno) plumosos, con 2 series de filamentos; 2 aurículas en el corazón; 2 nefridios. Cámbrico superior a Reciente. *Acmaea, Patella, Lottia,* lapas, concha cónica aplaorte-

ario al de las
za y del pie, y
2 ctenidios, o
; o un pulmón;
unidos; 1 gó-
.arva con fases
las formas te-
errestres. Cám-
)00 especies vi-

ıranchia) o Es-
ón visceral de
e ocho; 2 ten-
ón; la cavidad
sexos normal-
. Cámbrico su-
narinos, 25 000

-chaeogastropo-
:hia) o *Dioto-*
ioso poco con-
ıno) plumosos,
ılas en el cora-
or a Reciente.
ha cónica apla-

nada; *Fissurella,* lappa; *Haliotis,* orejas de mar, concha en forma de oreja, abertura grande.

Orden 2. Mesogasterópodos (Mesogastropoda), Pectinobranquios (Pectinobranchia) o *Monotocardios (Monotocardia).* Sistema nervioso no concentrado; 1 ctenidio con filamentos en una hilera; 1 aurícula en el corazón; 1 nefridio; el borde de la abertura de la concha carece de escotadura o conducto sifonal; osfradio monopectinado y rádula con 7 dientes por hilera. Ordoviciense a Reciente. *Cypraea,* porcelanas; *Crepidula,* concha zapatilla; *Littorina*; *Viviparus (Paludina), Goniobasis,* en aguas dulces; *Pleuroplaca gigantea,* concha gigante, sur de Florida y Antillas, concha de 250 mm o más es el univalvo mayor de los Estados Unidos.

Orden 3. Neogasterópodos (Neogastropoda) o *Estenoglosos (Stenoglossa).* Sistema nervioso concentrado; 1 ctenidio con filamentos en una hilera; 1 aurícula en el corazón; 1 nefridio; osfradio bipectinado; rádula con 3 dientes por hilera o menos; el borde de la abertura de la concha tiene una escotadura o conducto sifonal; Ordoviciense a Reciente. *Murex,* cañadillas o concha roca; *Urosalpinx,* taladraostras; *Bucinum,* buccinos comestibles; *Conus,* conchas cónicas con glándula venenosa.

Subclase 2. Opistobranquios (Opisthobranchia). Concha reducida, interna, o sin ella; vísceras y sistema nervioso «desenrollados» secundariamente; la abertura de la cavidad del manto es lateral o posterior; generalmente 1 nefridio, 1 aurícula; 1 ctenidio, posterior o sustituido por branquias secundarias; monoicos. Carbonífero a Reciente, 1500 especies vivientes, 300 fósiles (fig. 21-29).

Orden 1. Cefalaspídeos (Cephalaspidea). Concha presente, grande, interna o externa; cabeza con un

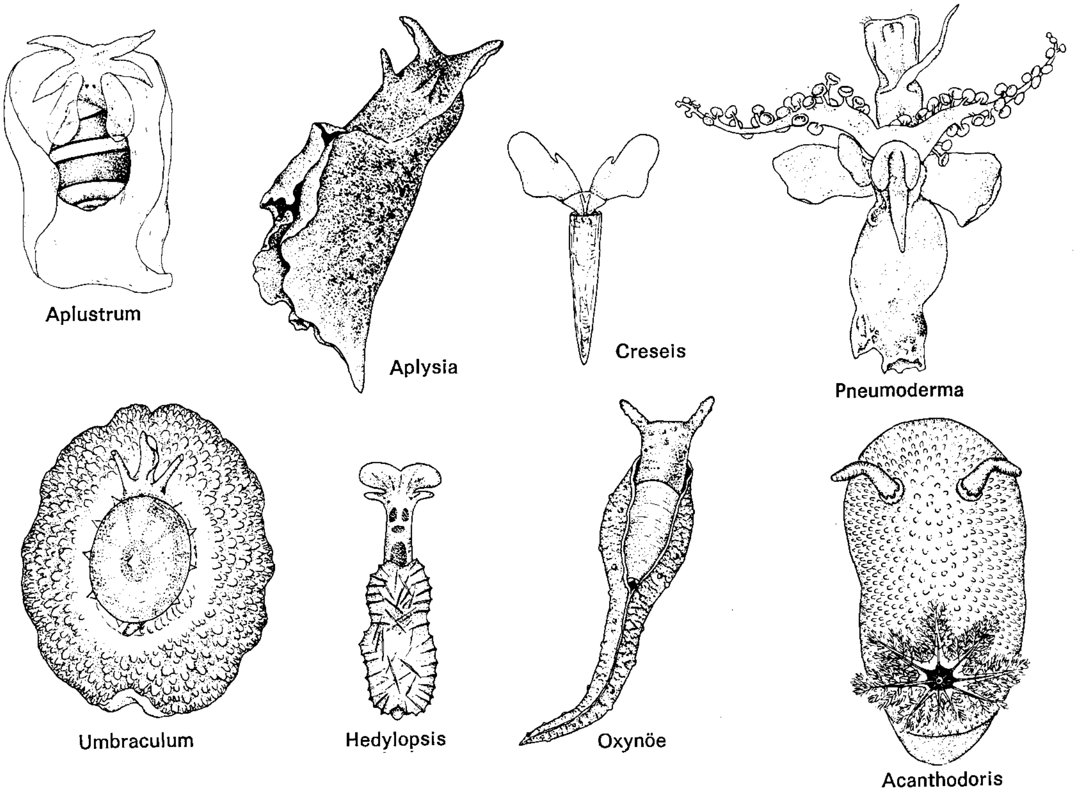


Fig. 21-29 Subclase OPISTOBRANQUIOS. Representantes de los ocho órdenes, no a la misma escala. Orden CEFALASPÍDEOS: *Aplustrum.* Orden ANASPÍDEOS: *Aplysia;* la liebre de mar. Orden TECOSOMAS: *Creseis.* Orden GIMNOSOMAS: *Pneumoderma.* Orden NOTASPÍDEOS: *Umbraculum.* Orden: ACOQUILIDIÁCEOS: *Hedylopsis.* Orden SACOGLOSOS: *Oxynöe.* Orden NUDIBRANQUIOS: *Acanthodoris. (Según Grassé, Traité de Zoologie.)*

gran escudo cefálico; suele haber parápodos, grandes. *Bulla; Gastropteron; Navanax,* depredador de otros opistobranquios; *Acteon, Aplustrum* (figura 21-29).

Orden 2. Anaspídeos (Anaspidea). Liebres de mar. Concha interna, reducida; sin escudo cefálico, lóbulos parapodiales grandes que encierran una pequeña cavidad del manto en el lado derecho. *Aplysia,* liebre de mar, hasta 30 cm de longitud; *Phyllaplysia; Akera.*

Orden 3. Tecosomas (Thecosomata). Pterópodos o mariposas de mar. Concha presente; planctónicos; cavidad del manto grande; pie modificado en dos ápodos en forma de alas para la natación; alimentación por filtración. *Cavolina,* concha no arrollada, con simetría bilateral; *Peraclis; Cymbulia; Cresies.*

Orden 4. Gimnosomas (Gymnosomata). Pterópodos desnudos. Sin concha; sin cavidad del manto; parápodos pequeños; área bucal altamente desarrollada, con conos; brazos provistos de ventosas. *Cliona; Cliopsis; Pneumoderma.*

Orden 5. Notaspídeos (Notaspidea). Concha interna, externa o ausente; sin cavidad del manto; una sola branquia plegada en el lado derecho. *Umbraculum; Pleurobranchus; Tylodina.*

Orden 6. Acoquilidiáceos (Acochilidiacea). Diminutos; sin concha, branquias ni mandíbulas; masa visceral más grande que el pie y más definida; a menudo con espículas; entre la arena; *Hedylopsis; Microhedyle.*

Orden 7. Sacoglosos (Sacoglossa). Rádula y área bucal modificada para desgarrar y chupar algas; concha presente o ausente; *Berthelinia,* un «gasterópodo bivalvo» de los mares tropicales; *Lobiger,* 4 grandes parápodos parecidos a aletas; *Oxynöe; Stiliger; Elysia.*

Orden 8. Nudibranquios (Nudibranchia). Babosas marinas. Opistobranquios sin concha y externamente bilaterales; sin branquias verdaderas pero a menudo con branquias secundarias alrededor del ano; sin cavidad del manto; superficie dorsal a menudo con proyecciones *(ceratos)* que contienen extensiones de las glándulas digestivas. *Aeolidia; Dendronotus, Dendrodoris; Tritonia, Acanthodoris* (fig. 21-29).

Subclase 3. Pulmonados (Pulmonata). Caracoles de agua dulce y terrestres, y babosas. En su mayoría son pequeños; la concha es una simple espiral (o carecen de ella); cabeza con 1 o 2 pares de tentáculos, 1 par de ojos; la cavidad del manto es anterior, su revestimiento vascular constituye un pulmón de respiración aérea, se abre en un poro contráctil en el lado derecho; sin branquias; monoicos; una sola gónada; en su mayoría son ovíparos; desarrollo directo; principalmente terrestres. Carbonífero superior a Reciente; más de 16 000 especies vivientes, 1000 fósiles.

Orden 1. Estilomatóforos (Stylommatophora). Caracoles terrestres. 2 pares de tentáculos, ojos en el extremo del par posterior. *Polygyra, Zonites, Helminthoglypta,* principalmente en lugares húmedos; *Helix,* caracoles europeos de jardín, actualmente hay algunas especies en los Estados Unidos; *Testacella haliotidea,* babosa de invernadero, con pequeña concha terminal, en los invernaderos, se alimenta de lombrices de tierra; *Limax, Deroceras (Agriolimax), Ariolimax,* babosas con concha vestigial en el manto; *Arion,* babosas sin concha; *Achatina fulica,* caracol terrestre gigante africano, nativo del África oriental, ampliamente introducido en las islas del Pacífico, causa graves daños a la agricultura; *Gonaxis,* caracol depredador.

Orden 2. Basomatóforos (Basommatophora). Caracoles de agua dulce. 1 par de tentáculos; ojos cerca de la base del tentáculo. *Lymnaea, Helisoma (Planorbis), Physa; Ferrissia,* lapa de agua dulce.

Clase 6. Bivalvos (Bivalvia) Lamelibranquiados (Lamellibranchiata) o Pelecípodos (Pelecypoda).

Moluscos bivalvos. Concha formada por 2 valvas laterales, generalmente simétricas, con charnela y ligamento dorsales, que se cierran por 1 o 2 músculos aductores; manto formado por dos lóbulos aplanados, derecho e izquierdo, el borde posterior del manto suele formar sifones para regular el flujo del agua hacia dentro y hacia fuera de la cavidad del manto; palpos labiales carnosos junto a la boca; 1 (o 2) pares de ctenidios (o branquias), usualmente en forma de lámina; sin cabeza, mandíbulas ni rádula; generalmente dioicos, algunos protándricos; la gónada se abre en la cavidad del manto; una fase de larva velígera o gloquidio; principalmente marinos, algunos en aguas dulces. Ordoviciense a Reciente, 20 000 especies vivientes, 15 000 fósiles.

Subclase 1. Pro
quia con un ej
gentes de corto
tralmente; 2 m

Orden 1. Nu
se alimentan me
ciones de los p
Yoldia.

Orden 2. So
sifones; se alin
Solenomya.

Subclase 2. L
Branquias gran
conexiones cilia
(filibranquios) o
quios).

Orden 1. Ta
dientes similare
nexiones interla

Orden 2. An
aductor anterior
grande; no hay
planas, filamen
quial; a menud
rino; *Ostrea,* os

Orden 3. He
de la charnela
les o desiguales,
manto a menud
sus; Cardium;
nius; Tagelus;

Orden 4. Esq
las característica
eulamelibranqui

Orden 5. Ad
en la concha, li
des del manto e
tura pedia; sifo
minadores en s
mar, minan en
redo, bromas, y
madera (fig. 21-

Orden 6. A
quias eulamelib

Caracoles de
su mayoría
le espiral (o
ares de ten-
el manto es
onstituye un
en un poro
nquias; mo-
oría son oví-
te terrestres.
s de 16 000

imatophora).
ulos, ojos en
Zonites, Hel-
es húmedos;
actualmente
Unidos; *Tes-*
lero, con pe-
rnaderos, se
ax, Deroceras
concha ves-
sin concha;
nte africano,
nte introduci-
aves daños a
redador.

tophora). Ca-
táculos; ojos
ea, Helisoma
agua dulce.

ranquiados
elecypoda).

por 2 valvas
n charnela y
1 o 2 múscu-
lóbulos apla-
posterior del
ar el flujo del
a cavidad del
o a la boca;
as), usualmen-
nandíbulas ni
os protándri-
d del manto;
io; principal-
lces. Ordovi-
ientes, 15 000

Subclase 1. Protobranquios (Protobranchia). Branquia con un eje central que lleva 2 hileras divergentes de cortos filamentos planos; pie plano ventralmente; 2 músculos aductores.

Orden 1. Nuculáceos (Nuculacea). Sin sifones; se alimentan mediante probóscides que son proyecciones de los palpos labiales agrandados; *Nucula; Yoldia.*

Orden 2. Solenomiáceos (Solenomyacea). Con sifones; se alimentan a través de las branquias. *Solenomya.*

Subclase 2. Lamelibranquios (Lamellibranchia). Branquias grandes, en forma de W; o bien hay conexiones ciliares entre los filamentos adyacentes (filibranquios) o conexiones carnosas (eulamelibranquios).

Orden 1. Taxodontos (Taxodonta). Numerosos dientes similares en la charnela; branquias sin conexiones interlaminares. *Arca; Glycymeris.*

Orden 2. Anisomiarios (Anisomyaria). Músculo aductor anterior pequeño o sin él, el posterior es grande; no hay sifones; láminas de las branquias planas, filamentos similares, condición filibranquial; a menudo con un biso. *Mytilus,* mejillón marino; *Ostrea,* ostra; *Pecten,* vieira.

Orden 3. Heterodontos (Heterodonta). Dientes de la charnela variados; músculos aductores iguales o desiguales, branquias eulamelibranquiales; el manto a menudo forma los sifones. *Tellina; Tresus; Cardium; Venus; Macoma; Panope; Saxidonius; Tagelus; Ensis; Mya; Mactra* (fig. 21-24).

Orden 4. Esquizodontos (Schizodonta). Charnelas características de los esquizodontos; branquias eulamelibranquiales. *Unio,* mejillón de agua dulce.

Orden 5. Adapedontos (Adapedonta). Lagunas en la concha, ligamento débil o ausente; los bordes del manto están fusionados, excepto en la abertura pedia; sifones grandes, largos y unidos; son minadores en substratos duros. *Pholas,* dátiles de mar, minan en la arcilla o en la roca; *Barnea; Teredo,* bromas, y *Bankia,* vermiformes, minan en la madera (fig. 21-24; *Saxicava*).

Orden 6. Analodesmos (Analodesmata). Branquias eulamelibranquiales, demibranquia exterior reducida y curvada hacia arriba; bordes del manto fusionados; pie pequeño. *Brechites; Pandora; Clavagella.*

Subclase 3. Septibranquios (Septibranchia). Branquias reducidas a un septo branquial que separa la cavidad del manto. *Cuspidaria, Poromya.*

Clase 7. Cefalópodos (Cephalopoda).

Nautilos, calamares y pulpos. Concha externa, interna o sin ella; cabeza grande, ojos conspicuos y complejos; boca con mandíbulas córneas y rádula, rodeada por 8 o 10 brazos, o muchos tentáculos; un sifón ganglios nerviosos agrupados en la cabeza, formando un «cerebro», en una cubierta cartilaginosa; dioicos; desarrollo directo; todos marinos; 650 especies vivientes, 10 000 fósiles.

Subclase 1. Nautiloideos (Nautiloidea). Nautilos. Concha externa, arrollada en un plano, dividida por septos internos; 2 pares de branquias y de nefridios; sifón bilobulado; no hay bolsa de la tinta; muchos tentáculos, sin ventosas; ojos sin cristalino; 1 género viviente: *Nautilus,* océano Pacífico occidental y océano Índico a profundidades de hasta 550 m; unas 2500 especies fósiles; Cámbrico superior a Reciente.

Subclase 2. †Ammonoideos (Ammonoidea). Ammonites. Concha externa, dividida en cámaras por líneas de sutura complejas e irregulares; Silúrico a Cretácico; †*Ammonites.*

Subclase 3. Coleoideos (Coleoidea) o **Dibranquios (Dibranchia).** Pulpos, calamares. Concha interna o reducida, o sin ella; cuerpo cilíndrico o globuloso, a menudo sin aletas; 8 o 10 brazos, con ventosas; un par de branquias y de nefridios; sifón tubular; una bolsa de la tinta; ojos con cristalino.

Orden 1. Decápodos (Decapoda). 10 brazos. Triásico a Reciente. (Los Belemnites del Carbonífero al Cretácico con concha interna dividida en cámaras, †*Belemnites.*) Formas vivientes: *Spirula,* concha espiral, interna, mares tropicales profundos, a veces se encuentran conchas en la costa atlántica; *Sepia,* sepia, en el Atlántico; *Rossia,* cuerpo rechoncho, hasta 75 mm; *Loligo,* calamar; *Architeuthis,* calamar gigante.

Orden 2. Octópodos (Octopoda). 8 brazos. Cretácico a Reciente. *Argonauta, Octopus,* pulpo.

Orden 3. Vampiromorfos (Vampyromorpha). Calamares vampiro. 8 brazos unidos por una membrana branquial y dos brazos arrollados, parecidos a zarcillos. *Vampyroteuthis,* en mar profunda.

Bibliografía

Abbott, R. T. 1974. American seashells. 2.ª ed. Nueva York, D. Van Nostrand Co., Inc. 663 pp., 24 láms. color, 100 figs. De divulgación: *describe 2000 y enumera 4500 especies marinas de Norteamérica.*

Emerson W. K., y M. K. Jacobson. 1976. The American Museum of Natural History guide to shells, land, freshwater and marine from Nova Scotia To Florida. Nueva York, Alfred A. Knopf, Inc. VIII + 482 pp., ilus.

Fretter, V. (dir.). 1968. Studies in the structure, physiology and ecology of molluscs. Nueva York, Academic Press, Inc. XVII + 377 pp., ilus.

——— y **A. Graham.** 1962. British prosobranch Mollusca. Londres, The Ray Society. XVI + 755 pp., 317 figs.

——— y **J. Peake** (dirs.). 1975. Pulmonates. Vol. 1. Functional anatomy and physiology. Nueva York, Academic Press, Inc. XXXII + 418 pp., ilus.

Grassé, P.-P. (dir.). 1960. Traité de zoologie. París, Masson & Cie. Mollusques (excepto Gasterópodos y Cefalópodos). Vol. 5, pt. 2, pp. 1623-2164, figs. 1469-1830, 2 láms. en color. Vol. 5, pt. 3, Gastropods and Scaphopods, 1083 pp., 517 figs.

Hyman, L. 1967. Mollusca I. *En* The invertebrates. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. Vol. 6, VII + 792 pp., 1250 ilus.

Keen, A. M. 1971. Seashells of tropical west America. 2.ª ed. Stanford. Calif., Stanford University Press. XIV + 1064 pp., ilus. 22 láms. en color.

——— y **E. Coan.** 1974. Marine molluscan genera of western North America: An illustrated key. 2.ª ed. Stanford, Calif., Stanford University Press. VI + 208 pp., ilus. *Claves y listas sistemáticas.*

Lemche, Henning, y K. G. Wingstrand. 1959. The anatomy of *Neopilina galatheae* Lemche, 1957 (Mollusca Tryblidiacea). Copenhagen. Galathea Report, vol. 3, pp. 9-71, 56 láms., 169 figs.

Mead, A. R. 1961. The giant African snail: a problem in economic malacology. Chicago, The University of Chicago Press. XVII + 257 pp., 15 figs.

Moore, R. C. (dir.). 1957-1964. Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence, University of Kansas Press. Mollusca 1, 1960. XXIII + 351 pp., 216 figs.; Mollusca 3, 1964. XXVIII + 519 pp., 361 figs. Mollusca 4, 1957. XXII + 490 pp., 558 figs.

Morris, P. A. 1947. A field guide to the shells of our Atlantic coast. Boston, Houghton Mifflin Co. XVII + 190 pp., 40 láms. (8 en color).

———. 1966. A field guide to shells of the Pacific coast and Hawaii. Boston, Houghton Mifflin Co. XXXIII + 297 pp., 72 láms.

Morton, J. E. 1967. Molluscs. 4.ª ed. Londres, Hutchinson & Co. (Editores), Ltd. 244 pp., 41 figs. *Descripción general y esquema de clasificación.*

Pilsbry, H. A. 1939-1948. Land Mollusca of North America (north of Mexico). Philadelphia Academy of Natural Sciences, Monograph 3, vol. 1, pts. 1 y 2994 pp., 580 figs.; vol. 2, pts. 2, 1 y 2, 1113 pp., 584 figs., 1 lám. color. *Monografía completa.*

Purchon, R. D. 1977. The biology of the Mollusca. 2.ª ed. Nueva York, Pergamon Press. XXV + 560 pp., 185 figs.

Raven C. P. 1966. Morphogenesis. The analysis of molluscan development. 2.ª ed. Londres, Pergamon Press. XIII + 365 pp., ilus.

Robson, G. C. 1929, 1932. A monograph of the recent Cephalopoda. Londres, British Museum. Pt. 1, XI + 236 pp., 89 figs., 7 láms.; pt. 2, XI + 359 pp., 79 figs., 6 láms.

Runham, W. W., y P. J. Hunter. 1971. Terrestrial slugs. Londres, Hutchinson University Library. 184 pp.

Solem, A. 1974. The shell makers: Introducing mollusks. Nueva York, John Wiley & sons, Inc. XII + 289 pp., ilus.

Theile, J. 1929-1935. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Jena. Gustav Fischer. Vol. 1, 778 pp., 783 figs. Vol. 2, 376 pp., 114 figs.

Trompson, T. E. 1976. Biology of the opisthobranch molluscs, Vol. 1. Londres, The Ray Society, 207 pp., 106 figs.

Wells, M. J. 1962. Brain and behavior in cephalopods. Stanford, Calif., Stanford University Press. 171 pp.

Wilbur, Karl M., y C. M. Yonge (dir.) 1964-1966. Physiology of the Mollusca. Nueva York, Academic Press, Inc. Vol. 1, XIII + 473 pp. Vol. 2, XIII + 645 páginas.

Yonge, C. M. 1960. Oysters. The New Naturalist. Londres, Collins Clear-type Press. XIV + 209 pp., 71 figs., 17 láms.

——— y **T. E. Thompson.** 1976. Living marine mollusc. Londres, Collins Clear-tipe Press, 288 pp., 162 figs.

22

Tipo /

En contraste
descritas prev
annelus, pequ
to por numei
jantes, en for
segmentación
gos externos
los, los nervi
culatorios y e
ces de tierra
habitan en el
los gusanos n
principalment
HIRUDÍNEOS)
hallan en el
anélidos son
galerías o tub
animales acu
parásitos, y m
brados.

22-1 Caracte

1 Simetría b
po alargac
segmentad

rsity of Kan-
351 pp., 216
pp., 361 figs.
figs.
shells of our
fflin Co. XVII

of the Pacific
n Mifflin Co.

Londres, Hut-
pp., 41 figs.
lasificación.
of North Ame-
Academy of
. 1, pts. 1 y
y 2, 1113 pp.,
completa.
Mollusca. 2.ª
XV + 560 pp.,

e analysis of
res, Pergamon

of the recent
um. Pt. 1, XI
XI + 359 pp.,

rrestrial slugs.
ary. 184 pp.
troducing mol-
ons, Inc. XII +

systematischen
er. Vol. 1, 778
gs.
opisthobranch
ociety, 207 pp.,

n cephalopods.
Press. 171 pp.
1964-1966. Phy-
ork, Academic
l. 2, XIII + 645

Naturalist. Lon-
+ 209 pp., 71

narine mollusc.
8 pp., 162 figs.

22

Tipo Anélidos: Gusanos segmentados

En contraste con las distintas clases de gusanos descritas previamente, los del tipo ANÉLIDOS (Lat. *annelus,* pequeño anillo) tienen el cuerpo compuesto por numerosos segmentos esencialmente semejantes, en forma de anillo, llamados somitos. Esta segmentación suele manifestarse tanto en los rasgos externos como internos, incluso en los músculos, los nervios, y los órganos reproductores, circulatorios y excretores. La mayoría de las lombrices de tierra y formas afines (clase OLIGOQUETOS) habitan en el suelo húmedo y en el agua dulce, los gusanos marinos (clase POLIQUETOS) se hallan principalmente en la costa, y las sanguijuelas (clase HIRUDÍNEOS) son sobre todo de agua dulce o se hallan en el suelo húmedo. Algunas especies de anélidos son de vida libre, muchos habitan en galerías o tubos, algunos son comensales de otros animales acuáticos, unos pocos son ecto o endoparásitos, y muchas sanguijuelas atacan a los vertebrados.

22-1 Características

1 Simetría bilateral; tres capas germinativas; cuerpo alargado y de ordinario muy aparentemente segmentado, tanto externa como internamente.
2 Apéndices en forma de diminutas quetas de forma de bastón, pocas o muchas por somito; los POLIQUETOS tienen tentáculos carnosos en la cabeza y las quetas están limitadas sobre parápodos carnosos laterales; la mayor parte de los HIRUDÍNEOS no tienen quetas.
3 Cuerpo cubierto por una cutícula húmeda y delgada sobre un epitelio columnar que contiene células glandulares unicelulares y células sensitivas.
4 Pared del cuerpo y tubo digestivo con capas de músculos longitudinales y circulares; celoma bien desarrollado (excepto en los HIRUDÍNEOS) y dividido por septos en los OLIGOQUETOS y POLIQUETOS.
5 Tubo digestivo completo, tubular, que se extiende a lo largo de todo el cuerpo.
6 Sistema circulatorio cerrado, formado por vasos longitudinales (o senos celómicos) con ramas laterales en cada somito; el plasma sanguíneo contiene generalmente hemoglobina disuelta y amebocitos libres.
7 Respiración cutánea o por branquias en algunos gusanos tubícolas.
8 Sistema excretor formado típicamente por un par de nefridios por somito, que eliminan los

productos de desecho directamente del celoma y torrente circulatorio al exterior.

9 Sistema nervioso con un par de ganglios cerebrales (cerebro) y conectivos que comunican con un cordón nervioso macizo (doble) ventral medio, que se extiende a lo largo del cuerpo, con un ganglio y un par de nervios laterales en cada segmento; células sensitivas y órganos para el tacto, el gusto y la percepción de la luz.

10 Sexos unidos y desarrollo directo (Oligoquetos, Hirudíneos) o sexos separados y con fase de larva trocófora (Poliquetos); algunos Oligoquetos y Poliquetos se reproducen asexualmente por gemación.

22-2 Rasgos generales y evolución

Los anélidos, junto con los Moluscos y Artrópodos, constituyen los tres grupos principales de protostomas. De los tres, el de los anélidos es el menor en cuanto al número de especies, con sólo unas 10 000 especies conocidas. Los anélidos constituyen el más avanzado y el más afortunado de los diversos grupos de «gusanos», abundan en los ambientes marinos, de agua dulce y terrestres; en las aguas marinas es donde se encuentra el mayor número de especies y la mayor radiación adaptativa.

Las características dominantes de los anélidos son la organización del cuerpo en una serie lineal de segmentos semejantes (una disposición denominada **metamerismo)** y la presencia de un gran celoma compartimentado. Los moluscos carecen de estos rasgos, y los artrópodos, aunque metaméricos, no poseen un gran celoma. El éxito de los anélidos radica también en estos dos rasgos clave. Los anélidos son animales de cuerpo blando en los que el gran celoma, lleno de líquido, sirve de esqueleto hidrostático; esto es, la contracción de los músculos de la pared actúa sobre el líquido celómico interno en vez de sobre la parte rígida esquelética, como en los artrópodos o cordados, y los animales se mueven como un elevador hidráulico u otro sistema hidráulico. Por tanto, los anélidos no necesitan partes rígidas esqueléticas para moverse. La compartimentación del celoma mediante septos transversos en cada segmento indica que puede ejercerse una presión diferencial sobre el líquido celómico en las diferentes partes del cuerpo, aumentando de este modo la precisión de los movimientos. En los anélidos, la contracción de los músculos longitudinales de la pared del cuerpo obliga al líquido celómico a moverse lateralmente y hace que el gusano o el segmento se acorte. La contracción de la capa muscular circular fuerza anterior y posteriormente al líquido celómico, y el gusano o el segmento se alarga. La compartimentación del celoma en segmentos permite que esta contracción o alargamiento se reduzca a uno o algunos segmentos, mientras que ocurre a la inversa en los otros segmentos. A través del control nervioso, las ondas de contracción muscular pueden descender por el cuerpo alargando y contrayendo alternadamente grupos de segmentos y ejerciendo una fuerza poderosa que permita el avance del gusano. Este movimiento es particularmente efectivo cuando un animal alargado se mueve a través de una galería o un substrato blando, y, de hecho, la mayoría de los anélidos son minadores. El metamerismo tiene también otra ventaja, porque posibilita la especialización de los segmentos o grupos de segmentos en diferentes funciones. Esta especialización o **tagmatización** no está bien desarrollada en los anélidos, pero sí en los artrópodos.

La mayoría de los biólogos creen que el metamerismo surgió probablemente dos veces en la evolución, una vez en la línea de los protostomas, que dio lugar a los anélidos y artrópodos, y otra vez en la de los deuterostomas, que dio origen al tipo Cordados.

Además de la disposición metamérica de los músculos de la pared del cuerpo, los anélidos presentan una disposición metamérica de los nefridios, y el cordón nervioso tiene ganglios en cada segmento.

El animal metamérico puede haber surgido de un antepasado no segmentado por formación de cadenas de individuos mediante escisión asexual, como ocurre en algunos Platelmintos, pero quedando unidos los productos de esta escisión y adquiriendo todos ellos una unidad estructural y fisiológica. Otra teoría supone la división segmentaria de músculos, nervios, celoma, nefridios, etc., de un individuo, como se observa en la formación de los somitos tanto en las larvas como en los adultos de algunos anélidos.

Los parientes más próximos de los Anélidos son los Equiuros, que poseen quetas pero no están segmentados en su fase adulta, y los Sipúnculos, que carecen de quetas y son insegmentados. Además del metamerismo, los Anélidos se parecen a los Artrópodos por tener el cuerpo cubierto por una cutícula secretada por la epidermis, en la estructura del sistema nervioso y por formar el mesodermo a partir de células embrionarias especiales. Difieren por poseer un celoma grande, apéndices

sencillos inarti
ción de los s
cuerpo y care
mudas. El sub
pectos, interm
podos (pár. 20
Moluscos en
segmentación
mo. Además, l
trocófora (fig.
Los anélido
gistro fósil. Se
nos fósiles en
ros gusanos ir
dio de la Colu

22-3 Tamaño

Algunos de lo
losoma, Chaet
longitud, pero
nodrilus fafne
de Australia)
2,5 cm de diá
ces de tierra
longitud. Los
minutos pero
lifornia, alcan
tea casi 3 m.
200 mm, sien

Clase Ol

Esta clase com
por segmento
La gran lomb
Norteamérica,
canzar 30 cm
de base para

Fig.
etc.

tracción de la
or y posterior-
o o el segmen-
del celoma en
ción o alarga-
mentos, mien-
ros segmentos.
ondas de con-
por el cuerpo
nte grupos de
poderosa que
movimiento es
animal alar-
ría o un subs-
a de los anéli-
tiene también
cialización de
os en diferen-
tagmatización
élidos, pero sí

que el meta-
eces en la evo-
otostomas, que
, y otra vez en
origen al tipo

ica de los mús-
nélidos presen-
os nefridios, y
cada segmento.
er surgido de
formación de
isión asexual,
ros, pero que-
escisión y ad-
structural y fi-
sión segmenta-
nefridios, etc.,
n la formación
no en los adul-

los ANÉLIDOS
is pero no es-
y los SIPÚNCU-
nsegmentados.
IDOS se pare-
uerpo cubierto
idermis, en la
formar el me-
rias especiales.
nde, apéndices

sencillos inarticulados, poco o nada de especialización de los somitos en las diferentes partes del cuerpo y carecer de sucesión de fases larvarias o mudas. El subtipo ONICÓFOROS es, en ciertos aspectos, intermedio entre los anélidos y los artrópodos (pár. 20-33). Los ANÉLIDOS se parecen a los MOLUSCOS en rasgos embrionarios tales como la segmentación espiral y la formación del mesodermo. Además, los anélidos marinos tienen una larva trocófora (fig. 22-12), igual que los moluscos.

Los anélidos aparecieron muy pronto en el registro fósil. Se han descrito pistas y tubos de gusanos fósiles en rocas precámbricas, pero los primeros gusanos inconfundibles son del Cámbrico medio de la Columbia Británica.

22-3 Tamaño

Algunos de los OLIGOQUETOS más pequeños *(Aeolosoma, Chaetogaster)* tienen menos de 1 mm de longitud, pero las lombrices de tierra gigantes (*Rhinodrilus fafneri* del Brasil y *Megascolides australis* de Australia) alcanzan más de 2 m de longitud y 2,5 cm de diámetro. La mayor parte de las lombrices de tierra sólo tienen algunos centímetros de longitud. Los POLIQUETOS más pequeños son diminutos pero *Neanthes brandti,* de la costa de California, alcanza 1,5 m de longitud, y *Eunice gigantea* casi 3 m. Las sanguijuelas varían entre 10 a 200 mm, siendo pequeñas en su mayoría.

Clase Oligoquetos (lombrices de tierra)

Esta clase comprende los anélidos con pocas quetas por segmento (Gr. *oligos,* poco + *chaete,* espina). La gran lombriz terrestre de Europa y del este de Norteamérica, *Lumbricus terrestris,* que puede alcanzar 30 cm de longitud y uno de diámetro, sirve de base para la descripción que sigue.

22-4 Rasgos externos

El cuerpo (fig. 22-1) es cilíndrico y alargado, adelgazándose por ambos lados y terminando en un extremo romo; es ligeramente deprimido posteriormente, y el lado ventral es aplanado y más pálido que la superficie dorsal. No tiene cabeza definida. El cuerpo del gusano maduro está dividido en unos 115 a 200 segmentos o anillos llamados **somitos,** separados por surcos transversales. La **boca** está en el primer somito, con un lóbulo carnoso que sobresale delante de ella, el **prostoma,** y el **ano,** oval y vertical, está en el último somito. El **clitelo** (L. paquete, cojinete) es un claro abultamiento glandular existente en los somitos XXXII-XXXVII; secreta una substancia que forma cápsulas para alojar los huevos. Cada somito, excepto el primero y el último, posee cuatro pares de diminutas quetas en forma de cerda que sobresalen ligeramente en las superficies ventral y lateral. Cada queta es un fino bastoncillo quitinoso contenido en un saco epidérmico especializado de la pared del cuerpo, y es secretada por una gran célula del saco. Las quetas pueden moverse en todas direcciones y proyectarse o retraerse por la acción de músculos protractores o retractores insertos en el saco. Las quetas sirven de punto de apoyo cuando el gusano está dentro de una galería o se mueve por la superficie del suelo.

Además de la boca y del ano, en la superficie del cuerpo hay numerosas pequeñas aberturas, a saber: 1) un **poro dorsal,** que comunica la cavidad del cuerpo y el exterior del surco de cada somito, desde el VIII o IX hasta el extremo anal; 2) un **nefridióporo,** o abertura excretora, en posición lateroventral a cada lado de todos los somitos, excepto en los I-III y el último; 3) las cuatro aberturas siguientes de los **receptáculos seminales,** lateralmente, en los surcos entre los segmentos IX-X y X-XI; 4) las aberturas de los **oviductos,** ventralmente en el XIV, y 5) las aberturas de los **conductos espermáticos,** pares, que tienen los labios hinchados y se hallan situadas ventralmente en el XV; desde

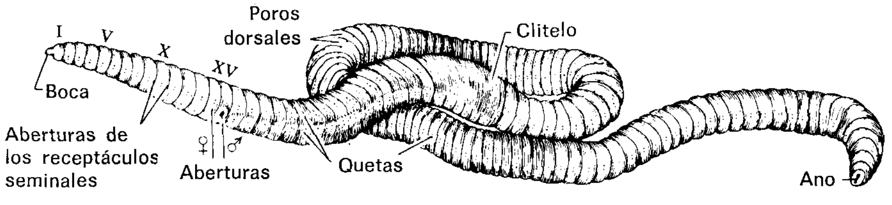


Fig. 22-1 Clase OLIGOQUETOS. La lombriz de tierra, *Lumbricus terrestris;* **rasgos externos.** I, V. etc., somitos.

ellas se extienden, hasta el clitelo, un par de crestas glandulares.

22-5 Pared del cuerpo

El exterior está cubierto (fig. 22-2) por una fina **cutícula** transparente, con finas estrías transversales que producen una ligera irisación. Esta cutícula es secretada por la **epidermis,** situada debajo, que consiste en una sola capa de epitelio columnar con numerosas **glándulas unicelulares** que producen mucus, el cual pasa a través de poros existentes en la cutícula y mantiene a ésta flexible. La cutícula también tiene poros sobre las numerosas **células sensitivas** que hay en la epidermis. Ambas clases de poros se ven fácilmente en un trozo de cutícula arrancado y extendido, dejándolo secar sobre un portaobjetos. La epidermis está encima de una membrana basal, debajo de la cual hay una fina capa de **músculos circulares** y otra capa más gruesa de **músculos longitudinales.** La superficie interna de la pared del cuerpo está recubierta por un **peritoneo** delgado y liso. Entre las fibras musculares circulares hay células pigmentarias, tejido conjuntivo y capilares sanguíneos. No hay esqueleto. La forma del animal se conserva por la elasticidad de la pared del cuerpo que presiona sobre los órganos y líquidos que hay dentro. La contracción de los músculos circulares alarga el cuerpo, la contracción de los longitudinales lo acorta y la acción local o diferencial de estos mismos músculos produce los movimientos de curvatura, tan característicos de las lombrices de tierra.

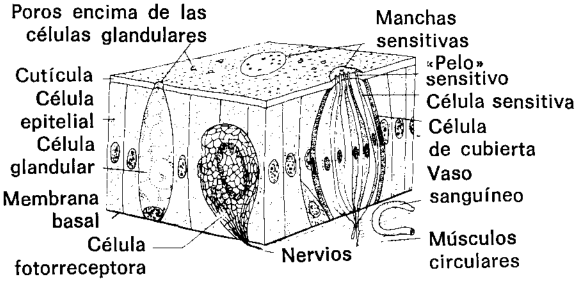

Poros encima de las células glandulares
Manchas sensitivas
«Pelo» sensitivo
Cutícula
Célula sensitiva
Célula epitelial
Célula de cubierta
Célula glandular
Vaso sanguíneo
Membrana basal
Músculos circulares
Célula fotorreceptora
Nervios

Fig. 22-2 Lombriz de tierra. Esquema de la cutícula y de la epidermis, en perspectiva. (*Adaptado de Hess,* 1925, *y Langdom,* 1895.)

22-6 Estructura interna (fig. 22-3)

Si se abre longitudinalmente la pared del cuerpo por la línea dorsal media, se ve que la lombriz de tierra consiste, esencialmente, en dos tubos concéntricos, la **pared del cuerpo,** externa, y el **tubo digestivo** recto, dentro; el espacio existente entre ambos es la cavidad del cuerpo o **celoma.** Éste está dividido en una sucesión de compartimientos por los **septos,** que son finos tabiques transversales de tejido conjuntivo que se corresponden con los surcos de la superficie externa; faltan los septos entre los somitos I y II y son incompletos entre los III-IV y XVII-XVIII. El celoma y todos los órganos internos están cubiertos por el peritoneo.

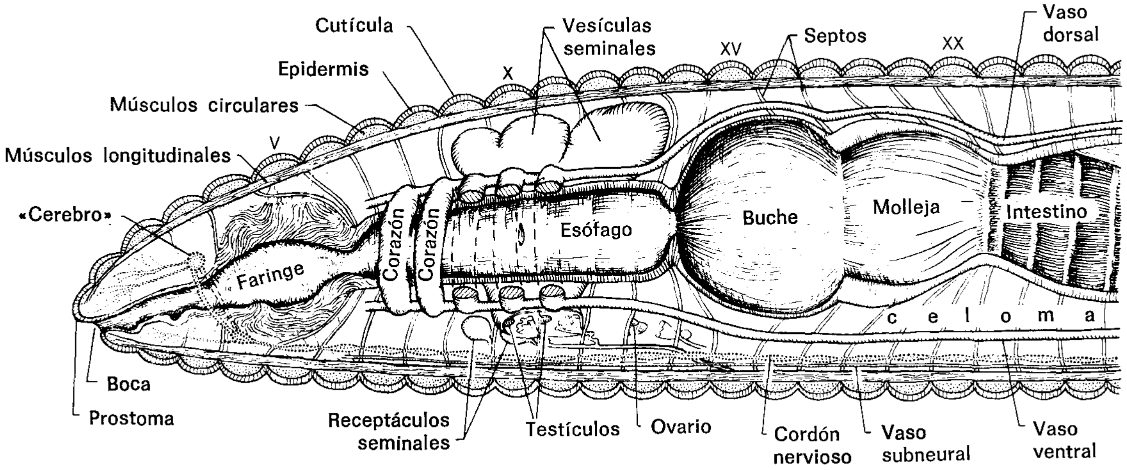
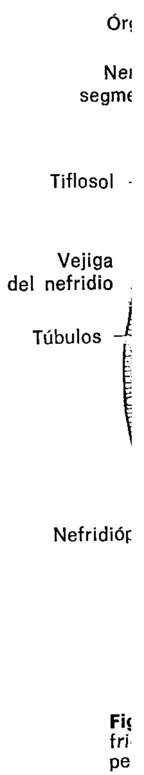

Cutícula
Vesículas seminales
Vaso dorsal
Epidermis
X
XV
Septos
XX
Músculos circulares
Músculos longitudinales
V
«Cerebro»
Faringe
Corazón
Corazón
Esófago
Buche
Molleja
Intestino
c e l o m a
Boca
Prostoma
Receptáculos seminales
Testículos
Ovario
Cordón nervioso
Vaso subneural
Vaso ventral

Fig. 22-3 Lombriz de tierra. Estructura interna de la porción anterior, vista desde el lado izquierdo; la pared del cuerpo y el tubo digestivo cortados en sección media. Se pueden ver «in situ» dos corazones; se han omitido los nefridios; se incluyen los órganos reproductores del lado derecho. I, X, XX, somitos.


Ór
Ne
segm
Tiflosol
Vejiga del nefridio
Túbulos
Nefridió

Fi
fri
pe

La cavidad
con ameboci
existentes en
sar de un so
cuerpo; tam
los poros d
externa (fig.

22-7 Sistem

Comprende:
vidad bucal
con glándul
musculares e
recto y alarg
a cada lado
(X-XIV); 4)
(XV-XVI) p
ja (XVII-X
tapizada inte
testino, que

hay una fina
pa más grue-
erficie interna
por un **peri-**
s musculares
ejido conjun-
esqueleto. La
la elasticidad
sobre los ór-
a contracción
uerpo, la con-
a y la acción
músculos pro-
an caracterís-

ed del cuerpo
ue la lombriz
dos tubos con-
na, y el **tubo**
existente entre
celoma. Éste
mpartimientos
es transversa-
responden con
faltan los sep-
ompletos entre
a y todos los
el peritoneo.

Vaso
dorsal
Intestino
m a
Vaso
ventral

rdo;
dos
cho.

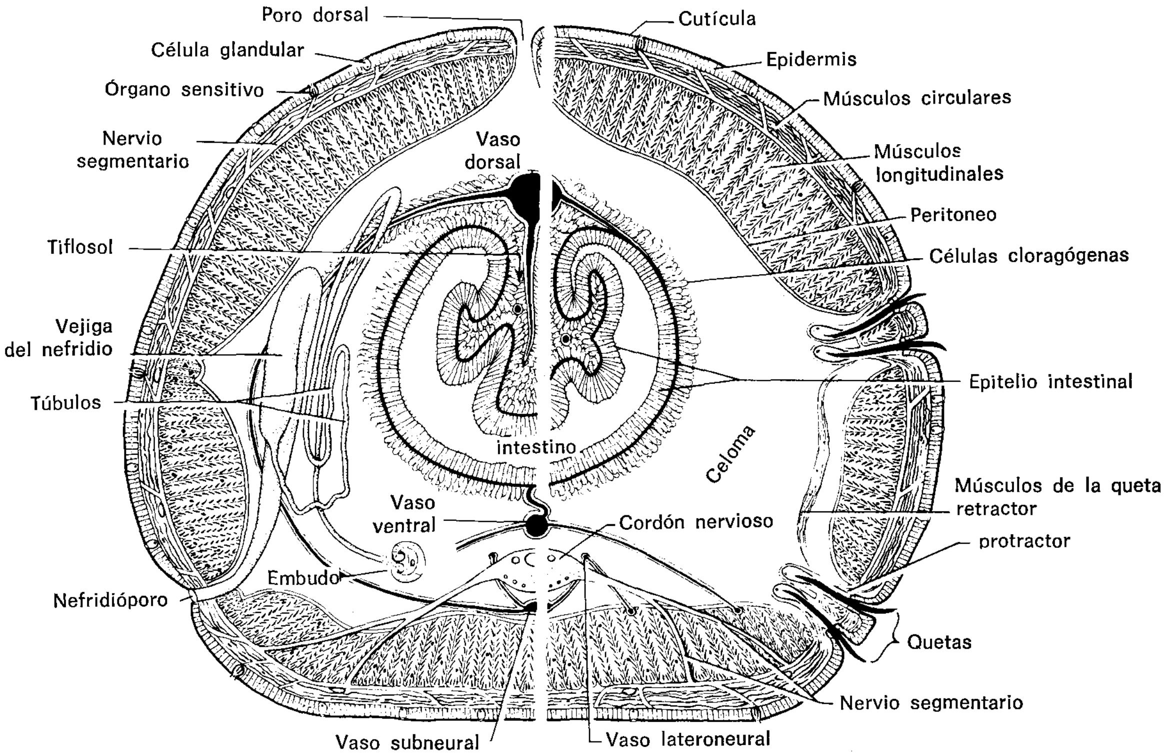

Poro dorsal
Célula glandular
Órgano sensitivo
Nervio segmentario
Vaso dorsal
Tiflosol
Vejiga del nefridio
Túbulos
Vaso ventral
Embudo
Nefridióporo
Vaso subneural
Cutícula
Epidermis
Músculos circulares
Músculos longitudinales
Peritoneo
Células cloragógenas
Epitelio intestinal
intestino
Celoma
Cordón nervioso
Músculos de la queta
retractor
protractor
Quetas
Nervio segmentario
Vaso lateroneural

Fig. 22-4 Lombriz de tierra. Sección transversal esquemática. La mitad izquierda muestra un nefridio entero y un poro dorsal pero se omiten las quetas; la mitad derecha incluye las quetas pero no el nefridio.

La cavidad contiene un líquido celómico acuoso, con amebocitos libres e incoloros. Pequeños poros existentes en los septos permiten a este líquido pasar de un somito a otro, según los movimientos del cuerpo; también puede salir algo de líquido por los poros dorsales para humedecer la superficie externa (fig. 22-4).

22-7 Sistema digestivo

Comprende: 1) la **boca,** seguida de una corta **cavidad bucal** (somitos I-III); 2) la **faringe** (IV-V), con glándulas que lubrican el alimento y fibras musculares en sus paredes externas; 3) el **esófago** recto y alargado (VI-XIV), en el cual desembocan, a cada lado, tres pares de **glándulas calcíferas** (X-XIV); 4) un **buche** ancho de paredes delgadas (XV-XVI) para el almacenamiento; 5) una **molleja** (XVII-XVIII), con firmes paredes musculares, tapizada interiormente por una cutícula, y 6) el **intestino,** que se continúa con 7) el **ano.** El intestino tiene las paredes delgadas y se hincha lateralmente en cada somito; en su pared dorsal posee un pliegue hacia dentro, el **tiflosol;** el hinchamiento y el tiflosol suministran mayor superficie para la digestión y absorción del alimento. El revestimiento interno consiste en un epitelio ciliado columnar que contiene numerosas células glandulares en forma de porra; luego están los vasos sanguíneos y después los músculos longitudinales y circulares; el exterior del intestino está cubierto de **células cloragógenas,** amarillentas y redondeadas, que se originan por modificación del peritoneo. Estas células funcionan en gran manera como hígado; es allí donde tiene lugar la síntesis y el almacenamiento de glucógeno y de grasas, la formación de urea y la desaminación de los aminoácidos. También pueden acumularse en estas células substancias de desecho.

El alimento consiste principalmente en hojas muertas, hierbas y otras substancias vegetales; humedecen el alimento con secreciones semejantes a la saliva, procedentes de la región bucal, y luego lo engullen por acción muscular del prostoma, «labios» y faringe. Los ácidos orgánicos existentes en el alimento son neutralizados por el carbonato cálcico secretado por las glándulas calcíferas del esófago, por lo que el alimento digerido es de reacción alcalina. El alimento se almacena temporalmente en el buche y luego penetra en la molleja muscular, donde es triturado con la ayuda de granos de arena. El tubo digestivo secreta enzimas, entre ellos pepsina y tripsina, que actúan sobre las proteínas; lipasa, que actúa sobre las grasas; celulasa, sobre la celulosa, y amilasa, sobre los hidratos de carbono. Los materiales digeridos son absorbidos en el intestino y los residuos son expulsados por el ano. También se alimentan de pequeños animales del suelo y los gusanos cautivos consumen pedazos de grasa o carne y gusanos muertos. Las lombrices de tierra utilizan el alimento orgánico contenido en la tierra que engullen al minar.

22-8 Sistema circulatorio

La **sangre** está constituida por un **plasma** líquido que contiene **corpúsculos** libres, incoloros (amebocitos). Este plasma tiene color rojo debido a la **hemoglobina,** un pigmento respiratorio disuelto en él. La sangre circula desde y hacia todas las partes del cuerpo en un sistema cerrado de **vasos sanguíneos** con capilares. Hay cinco vasos principales que se extienden a lo largo del cuerpo, y cinco pares de arcos aórticos o «corazones» en los somitos VII-XI. Desde el somito XII hacia atrás hay un par de vasos segmentarios que comunican con los vasos longitudinales y distintos órganos; vasos especiales irrigan a los órganos de los somitos anteriores (fig. 22-5).

22-9 Respiración

No existe un sistema respiratorio organizado. La sangre circula por capilares junto a la cutícula húmeda de la pared del cuerpo y así recibe oxígeno y elimina el anhídrido carbónico. El oxígeno se combina con la hemoglobina del plasma y es transportado a los tejidos. En caso necesario las lombrices de tierra pueden vivir durante varias horas sin suministro de oxígeno.

22-10 Sistema excretor

Todos los somitos, excepto los tres primeros y el último, tienen un par de nefridios para la excreción (fig. 22-6). Cada **nefridio** empieza por un embudo ciliado, el nefrostoma, situado en la base anterior del septo, junto al cordón nervioso. A través del septo, mediante un pequeño túbulo ciliado, comunica con la parte principal del nefridio situada en el somito siguiente. Allí el túbulo presenta varias asas de diámetro creciente y una amplia ampolla que descarga en el exterior mediante un **nefridióporo** que se abre cerca del par ventral de quetas. Los cilios del embudo y del túbulo se mue-

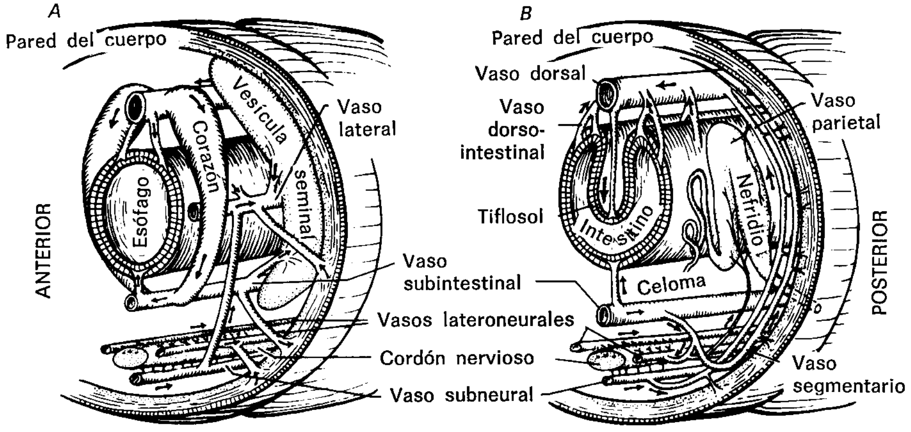

A
Pared del cuerpo
Vesícula seminal
Corazón
Vaso lateral
Esófago
ANTERIOR
B
Pared del cuerpo
Vaso dorsal
Vaso dorso-intestinal
Vaso parietal
Tiflosol
Intestino
Nefridio
Vaso subintestinal
Celoma
Vasos lateroneurales
Cordón nervioso
Vaso subneural
Vaso segmentario
POSTERIOR

Fig. 22-5 Lombriz de tierra. Sistema circulatorio. *A.* Un par de corazones y otros vasos como en el somito x. *B.* Relaciones de los vasos sanguíneos en cualquier somito de detrás del clitelo. Las flechas indican la dirección de la circulación. *(Adaptado de Johnston y Johnston, 1902; y Bell, 1947.)*

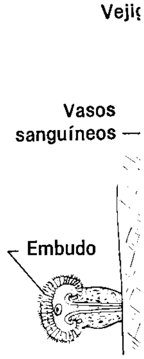
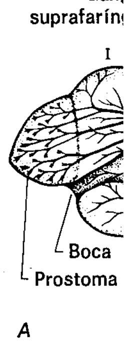

Veji
Vasos sanguíneos
Embudo

Fig. 22-6 Lom

ven, determi
desecho del
procedentes
nefridio. Los
urea, creatini
cuerpo y del
sangre y en
túan en gra
humano: por
lar forman u
van el estad


Gan
suprafarín
I
Boca
Prostoma
A

Fi
(s
se
c
s
L

hacia atrás hay
comunican con
órganos; vasos
los somitos an-

organizado. La
la cutícula hú-
recibe oxígeno
El oxígeno se
asma y es trans-
cesario las lom-
nte varias horas

s primeros y el
para la excre-
ieza por un em-
en la base an-
rvioso. A través
bulo ciliado, co-
nefridio situada
ulo presenta va-
una amplia am-
mediante un ne-
par ventral de
l túbulo se mue-

POSTERIOR

rio

mo en
o. Las
/ Bell,

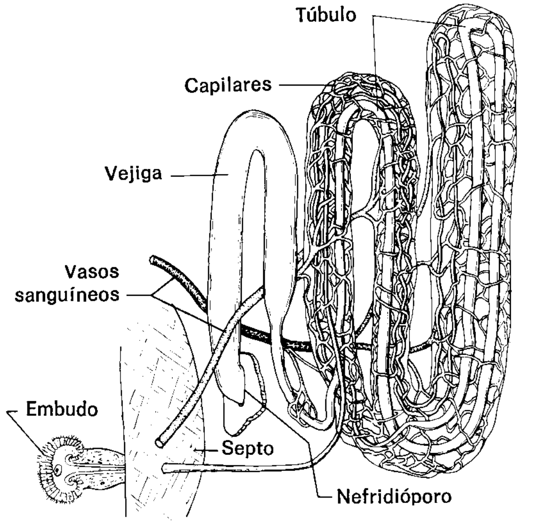

Túbulo
Capilares
Vejiga
Vasos sanguíneos
Embudo
Septo
Nefridióporo

Fig. 22-6 Lombriz de tierra. Un nefridio completo.

ven, determinando la salida de los productos de desecho del celoma y otros productos de desecho procedentes de los vasos sanguíneos que rodean el nefridio. Los productos de excreción (amoníaco, urea, creatinina) están formados en la pared del cuerpo y del tubo digestivo y ambos entran en la sangre y en el líquido celómico. Los nefridios actúan en gran parte como los túbulos del riñón humano: por filtración, resorción y secreción tubular forman una orina libre de proteínas y conservan el estado de equilibrio del cuerpo.

22-11 Sistema nervioso

Encima de la faringe (en el somito III) hay un par de **ganglios suprafaríngeos** (cerebroides) que forman un «cerebro» (fig. 22-7*A*). Dos **conectivos circumfaríngeos** rodean la faringe y comunican con los **ganglios subfaríngeos** bilobulados (en la base del IV somito) desde donde el **cordón nervioso ventral** se extiende por el suelo del celoma hacia atrás, hasta el somito anal. Hay varios nervios que se dirigen al prostoma y a la región de la boca. El cordón nervioso ventral de cada somito presenta un **ganglio** ensanchado y emite tres pares de **nervios laterales** (fig. 22-7*B*). El cordón y los ganglios parecen ser únicos, pero se desarrollan como estructuras pares. Cada nervio lateral se extiende alrededor de la mitad de cada somito, entre las dos capas musculares de la pared del cuerpo, y comprende **fibras sensitivas,** que llevan impulsos procedentes de la epidermis hacia el cordón nervioso, y **fibras motoras,** que llevan impulsos procedentes del cordón nervioso a los músculos y a las células epidérmicas. Estos nervios también poseen fibras de ambos tipos que van a los nefridios, a los sacos setígeros y a otros órganos.

En la epidermis hay numerosos **órganos de los sentidos,** formados por grupos de células sensitivas rodeadas de células de sostén especiales (fig. 22-2). Éstas abundan en los extremos anterior y posterior, en la parte hinchada de cada somito y en la cavidad bucal: las partes del cuerpo que es más fácil que reciban estímulos del ambiente. Cada célu-

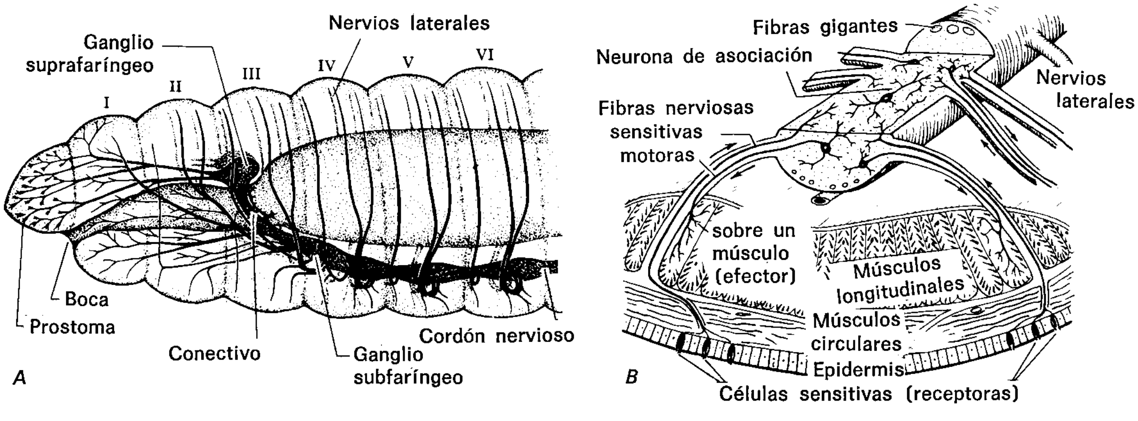

Ganglio suprafaríngeo
Nervios laterales
I
II
III
IV
V
VI
Boca
Prostoma
Conectivo
Ganglio subfaríngeo
Cordón nervioso
A
Fibras gigantes
Neurona de asociación
Nervios laterales
Fibras nerviosas sensitivas motoras
sobre un músculo (efector)
Músculos longitudinales
Músculos circulares
Epidermis
B
Células sensitivas (receptoras)

Fig. 22-7 Lombriz de tierra. *A.* Ganglios y nervios principales del extremo anterior en vista lateral (*según Hess,* 1925). *B.* Estereograma del cordón nervioso ventral y de la pared del cuerpo, donde se ve un arco reflejo simple. Las células sensoriales (receptoras) de la epidermis se comunican con las fibras sensoriales que pasan, por el nervio lateral, al cordón nervioso; el axón sensitivo se une mediante una sinapsis al nervio motor que conduce a los músculos del cuerpo (efector). Las flechas indican la dirección de los impulsos nerviosos.

la sensitiva tiene una terminación en forma de cerda, que se proyecta a través del poro de la cutícula, y una fibra nerviosa sensitiva comunica con la base de la célula. También hay terminaciones libres de fibras nerviosas entre las células del epitelio. En la epidermis y en los nervios de ambos extremos del cuerpo hay **células fotorreceptoras** especiales. Estas células son muy numerosas en el prostoma, en los somitos anteriores y en el somito anal, que son las partes más sensibles a la luz. Cada célula contiene un orgánulo transparente y claro («cristalino») que concentra la luz procedente de cualquier dirección sobre una red de neurofibrillas («retina») que hay en la periferia de la célula. Probablemente, las neurofibrillas son los verdaderos receptores de la luz y comunican con nervios sensitivos. Por su estructura y su función estas células fotorreceptoras se parecen a las células visuales de las sanguijuelas. Los estímulos que actúan sobre los receptores visuales capacitan al gusano para distinguir la luz de día y la oscuridad.

22-12 Sistema reproductor

La lombriz de tierra es monoica; los órganos masculinos y femeninos están en posición ventral y anterior (figs. 22-3 y 22-8). El **sistema reproductor masculino** comprende: 1) dos pares de diminutos **testículos** (somitos X y XI) y detrás de cada uno de ellos 2) un **embudo espermático** ciliado que comunica con 3) un corto conducto, el **vaso eferente.** Los dos conductos de cada lado comunican (en XII) con 4) el **vaso deferente** que conduce a 5) el **poro masculino** (XV). Los testículos y embudos están contenidos en 6) dos pares de grandes **vesículas seminales** (en IX a XIII), en forma de saco, situadas dorsalmente alrededor del esófago. Las células espermáticas no maduras se desprenden de los testículos y completan su diferenciación en las vesículas; los espermatozoides maduros son descargados por los embudos y conductos durante la copulación. El **sistema reproductor femenino** comprende: 1) un par de **ovarios** (en la parte anterior de XIII) que desprenden óvulos maduros en el celoma, de donde los recogen 2) los dos **embudos del oviducto** (parte posterior de XIII) en sacos ovígeros que comunican con 3) los **oviductos** que se abren en el XIV. El sistema femenino comprende también 4) dos pares de **receptáculos seminales** (en IX y X) en los que se almacenan los espermatozoides recibidos en la copulación hasta que son necesarios para fecundar los óvulos.

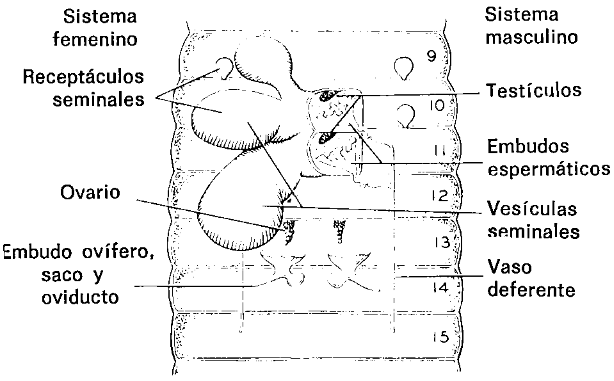


Fig. 22-8 Sistema reproductor de la lombriz de tierra visto dorsalmente; se omiten los demás órganos; la vesícula seminal ha sido omitida en el lado derecho.

22-13 Historia natural

Las lombrices de tierra viven en la mayor parte del globo, incluso en las islas oceánicas y en regiones subárticas. Son abundantes en los suelos buenos, con mucho humus y humedad, pero escasean en los ácidos, arenosos o secos. Habitan en galerías para protegerse de los enemigos y de las condiciones climáticas desfavorables. En su parte superior las galerías son casi verticales, y luego se curvan, a distintas profundidades, alcanzando algunas de ellas dos metros o más de profundidad. En el suelo superficial, blando, las lombrices construyen su galería contrayendo los músculos circulares de la pared del cuerpo hidráulicamente, obligando a penetrar a su extremo anterior, afilado como una cuña, en alguna grieta y luego contrae los músculos longitudinales haciendo pasar hacia atrás las partículas del suelo al hinchar la región faríngea. En un terreno más duro o más profundo la lombriz excava comiéndose materialmente su camino. La tierra ingerida pasa por el tubo digestivo y se deposita en la superficie del suelo formando pequeños montículos de heces o «moldes» que se ven donde abundan las lombrices. La parte superior de las galerías puede estar revestida de barro, tierra de los «moldes», hojas o finos granos de arena. En los países fríos las lombrices de tierra se retiran, en invierno, por debajo de la línea de las heladas y permanecen inactivas; en las regiones áridas hacen lo mismo en verano para evitar la sequedad y el calor, arrollándose en un estrecho ovillo.

Cuando el suelo está húmedo y la temperatura es

moderada, l
día en la pa
tremo anterio
dar escondid
y después de
trada, el gus
ría para exp
posterior per
con las queta
conder todo e
ción del mis
galería y se
dación repen
la lluvia fue
merosos gusa
Las lombri
es muy débi
día, y por la
les enfoca ur
la azul. Son
tales como l
«oyen» las v
que hay mec
salir los gusa
gerlos para
Reaccionan
que están ac
lería, y si se
al cavar el s
la superficie
estímulos tá
para manten
lería. Puesto
mantenga la
mente al an
Las respuest
olfato, son
dente que le
vapores quí
aire determi

22-14 Repr

Las lombric
mayor parte
te el tiempo
verifica de n
gusanos se
sus superfici
res dirigidos
telo de cada
mitos VII-X

: grandes **vesícu-**
forma de saco,
el esófago. Las
e desprenden de
enciación en las
aduros son des-
uctos durante la
r **femenino** com-
la parte anterior
maduros en el
os dos **embudos**
II) en sacos oví-
viductos que se
nino comprende
os seminales (en
os espermatozoi-
ta que son nece-

la mayor parte
nicas y en regio-
i los suelos bue-
d, pero escasean
bitan en galerías
de las condicio-
u parte superior
luego se curvan,
ndo algunas de
idad. En el suelo
onstruyen su ga-
circulares de la
obligando a pe-
ilado como una
ntrae los múscu-
hacia atrás las
región faríngea.
fundo la lombriz
su camino. La
igestivo y se de-
mando pequeños
ue se ven donde
superior de las
barro, tierra de
›s de arena. En
tierra se retiran,
a de las heladas
;iones áridas ha-
ır la sequedad y
ho ovillo.
a temperatura es

moderada, las lombrices permanecen durante el día en la parte superior de su galería, con el extremo anterior hacia arriba. La entrada puede quedar escondida por pedazos de hojas. Al oscurecer, y después de apartar el material que tapa la entrada, el gusano saca su extremo fuera de la galería para explorar, comer o aparearse; el extremo posterior permanecen en la galería, sosteniéndose con las quetas, de manera que si se asusta puede esconder todo el cuerpo mediante una rápida contracción del mismo. A veces una lombriz abandona su galería y se desplaza por la superficie; una inundación repentina del suelo, como la producida por la lluvia fuerte, puede determinar la salida de numerosos gusanos.

Las lombrices de tierra evitan la luz excepto si es muy débil; permanecen escondidas durante el día, y por la noche se esconden rápidamente si se les enfoca una luz; toleran la luz roja, pero evitan la azul. Son sensibles a las vibraciones mecánicas tales como las pisadas, pero es evidente que no «oyen» las vibraciones sonoras en el aire. Se sabe que hay mecanismos vibratorios eficaces para hacer salir los gusanos a la superficie, pudiendo así recogerlos para utilizarlos como cebo para la pesca. Reaccionan favorablemente al contacto, debido a que están acostumbradas al de la tierra de la galería, y si se las saca a la superficie, por ejemplo al cavar el suelo de un jardín, buscan contacto con la superficie y tratan de evitar la luz del día. Los estímulos táctiles tienen una importancia máxima para mantener contacto con el suelo y con la galería. Puesto que la respiración depende de que se mantenga la cutícula húmeda, responden positivamente al ambiente húmedo y no a la sequedad. Las respuestas químicas, comparables al gusto y al olfato, son más difíciles de estudiar, pero es evidente que les sirven para escoger el alimento. Los vapores químicos desagradables o irritantes del aire determinan la retracción dentro de la galería.

22-14 Reproducción

Las lombrices de tierra se reproducen durante la mayor parte del año, pero más activamente durante el tiempo cálido y húmedo. El apareamiento se verifica de noche y requiere dos o tres horas. Dos gusanos se estiran fuera de sus galerías y juntan sus superficies ventrales, con los extremos anteriores dirigidos en sentido opuesto (fig. 22-9). El clitelo de cada uno (XXXII-XXXVII) aprieta los somitos VII-XII del otro individuo, y también se establece contacto, aunque menos íntimo, entre el somito XXVI de uno con el XV del otro. Unas quetas especiales, existentes en la superficie ventral (VI-X, y sobre el clitelo), penetran en el otro individuo para contribuir a mantenerlos juntos. Cada gusano secreta un tubo viscoso a su alrededor, cubriendo los somitos IX a XXXVI. Se forman en cada gusano un par de surcos seminales (XV al clitelo) a lo largo de los cuales pasan las masas de espermatozoides, para entrar en los receptáculos seminales del otro (entre IX-X y X-XI); después los gusanos se separan. Así tiene lugar una fecundación recíproca y cruzada.

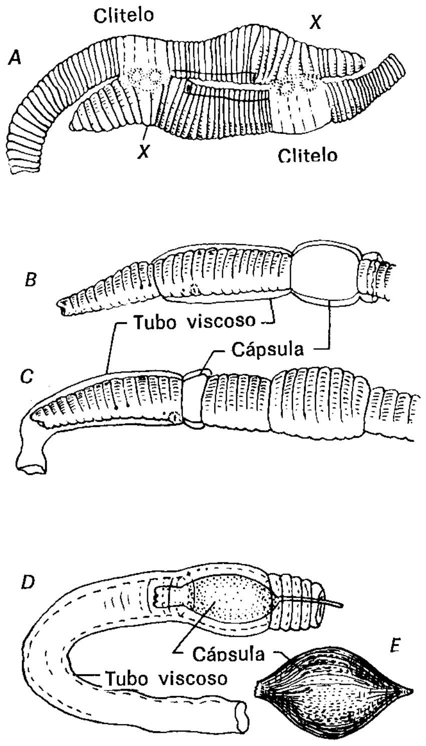


Fig. 22-9 *A.* Dos lombrices de tierra en copulación (x = somito 10.°). *B.* Secreción del tubo viscoso y de la ooteca o cápsula. *C.* El tubo y la ooteca se desplazan hacia adelante. *D.* Tubo libre que contiene una ooteca. *E.* Ooteca. *(A, según Grove, 1925; B-D, según Foot y Strobell,* 1902.)

Luego cada gusano produce ootecas (cápsulas) para albergar los huevos. En *Eisenia foetida,* los individuos cautivos forman de dos a diez ootecas, a intervalos de tres a cinco días, las cuales contienen de uno a ocho huevos, de los que se desarrollan una media de dos. Las ootecas de *Lumbricus terrestris* miden aproximadamente 7 por 5 mm y cada una contiene varios huevos de los cuales sólo se desarrollan uno o dos. Se secreta un tubo viscoso para cada ooteca alrededor del clitelo y de los somitos anteriores (IX-XXXVI) y dentro del tubo se forma la ooteca como una secreción distinta sobre el clitelo; los óvulos y el albumen están en la ooteca mientras se halla todavía sobre el clitelo. Luego, el tubo y la ooteca se deslizan hacia adelante, al pasar frente a los receptáculos seminales entran espermatozoides para la fecundación, y cuando el gusano se retira del tubo la ooteca se cierra y se convierte en una caja de forma de limón que es depositada sobre la tierra húmeda.

La segmentación es holoblástica pero desigual; se forma una blástula hueca de células ectodérmicas mayores debajo (fig. 22-10). Dos grandes células mesoblásticas se desarrollan en la futura superficie posterior y luego se desplazan hacia los lados para situarse entre el ectodermo y el endodermo. La blástula esférica se aplana y se alarga, formando una lámina ovalada, las células endodérmicas ad-

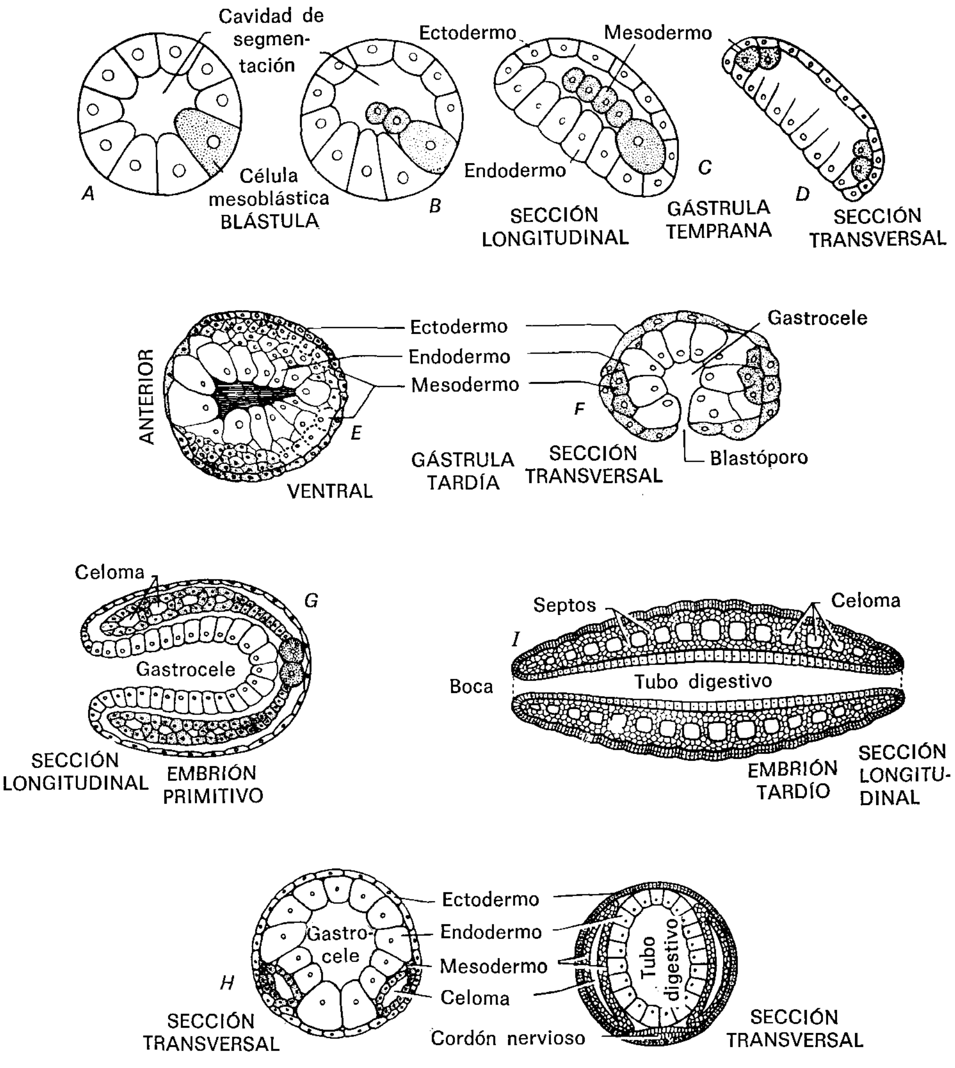

Cavidad de segmentación
Célula mesoblástica
A
BLÁSTULA
Ectodermo
Mesodermo
Endodermo
B
C
SECCIÓN LONGITUDINAL
GÁSTRULA TEMPRANA
D
SECCIÓN TRANSVERSAL
ANTERIOR
VENTRAL
E
Ectodermo
Endodermo
Mesodermo
GÁSTRULA TARDÍA
F
SECCIÓN TRANSVERSAL
Gastrocele
Blastóporo
Celoma
G
Gastrocele
SECCIÓN LONGITUDINAL
EMBRIÓN PRIMITIVO
Septos
Celoma
I
Boca
Tubo digestivo
EMBRIÓN TARDÍO
SECCIÓN LONGITUDINAL
Gastrocele
H
SECCIÓN TRANSVERSAL
Ectodermo
Endodermo
Mesodermo
Celoma
Cordón nervioso
Tubo digestivo
SECCIÓN TRANSVERSAL

Fig. 22-10 Desarrollo de la lombriz de tierra; secciones esquemáticas (excepto E). BLÁSTULA: *A.* Temperatura con célula mesoblástica. *B.* Crecimiento del mesoblasto (mesodermo). GÁSTRULA: *C.* Sección longitudinal temprana. *D.* Sección transversal temprana. *E.* Gástrula tardía entera, vista ventralmente. *F.* Sección transversal de la gástrula tardía. *G, H.* Embrión primitivo; se separan dos capas de mesodermo para formar el celoma de los somitos. *I, J.* Embrión tardío; boca derivada del blastóporo. *(Adaptado de Wilson, 1889; y Sedgwick y Wilson, Introduction to general biology, Henry Holt and Co., Inc.)*

quieren forma co
abajo por el boı
cie ventral se ha
entrando en cont
proceso de cierr
dodermo se inva
digestivo), que
boca) situado en
ma mucho más
de delante hacia
soblásticas entre
se expansionan
dan lugar a una
músculos del cu
una substancia a
el tubo digestiv
mentar al embri
manas, puesto q
cabo de dos o t
nidas en el labo

La lombriz de
regenerar somito
po por accident
tremo anterior p
incluida una r
opuesto puede
somitos. Median
obtenido gusano
sanos cortos a
cortas o gusanc
tres lombrices.

22-15 Relacione

Las lombrices d
pescar y se cría
mercado. Los g
como cebo para
césped, y especi
desechos de las
tan y se han id
lombrices cuand
antiguos escrito
rios usos irraci
y algunos de el
partes del Japón

En la Natura
lombrices de tie
En muchos sue
tierra por hectár
gran parte del
el suelo. Puede
neladas por hec

quieren forma columnar y el ectodermo crece hacia abajo por el borde. En la gastrulación la superficie ventral se hace cóncava y los bordes se curvan, entrando en contacto primero posteriormente. Este proceso de cierre continúa hacia adelante, el endodermo se invagina y forma un tubo (futuro tubo digestivo), que termina en el blastóporo (futura boca) situado en el extremo anterior. El ano se forma mucho más tarde. Mientras tanto proliferan de delante hacia atrás dos cordones de células mesoblásticas entre el ectodermo y el tubo digestivo; se expansionan y forman dos placas planas que dan lugar a una serie de bolsas (los somitos) y a los músculos del cuerpo. Después de la gastrulación una substancia albuminoidea de la ooteca entra en el tubo digestivo primitivo (gastrocele) para alimentar al embrión. El desarrollo dura varias semanas, puesto que los adultos salen del huevo al cabo de dos o tres semanas en las ootecas mantenidas en el laboratorio.

La lombriz de tierra adulta tiene capacidad para regenerar somitos cortados de los extremos del cuerpo por accidente o experimentalmente. En el extremo anterior pueden regenerarse 6 o 9 somitos, incluida una región «cefálica». En el extremo opuesto puede regenerarse un mayor número de somitos. Mediante experimentos de injerto se han obtenido gusanos con dos extremos caudales, gusanos cortos a partir de dos porciones terminales cortas o gusanos muy largos uniendo trozos de tres lombrices.

22-15 Relaciones con el hombre

Las lombrices de tierra son útiles como cebo para pescar y se crían mucho comercialmente para este mercado. Los gusanos poliquetos son importantes como cebo para los peces de agua salada. En el césped, y especialmente en los campos de golf, los desechos de las lombrices de tierra a veces molestan y se han ideado medios para envenenar a las lombrices cuando son demasiado numerosas. Los antiguos escritores sobre medicina mencionan varios usos irracionales de las lombrices de tierra, y algunos de ellos todavía se practican en ciertas partes del Japón y de la China.

En la Naturaleza el efecto a largo plazo de las lombrices de tierra tiene algunos valores prácticos. En muchos suelos hay millares de lombrices de tierra por hectárea, que minan activamente durante gran parte del año, removiendo considerablemente el suelo. Pueden llevar a la superficie hasta 36 toneladas por hectárea en un solo año, según Carlos Darwin, y capas de grava o de ceniza esparcidas sobre un campo, después de un cierto número de años, pueden quedar completamente cubiertas por los moldes de heces. En casos extremos, las galerías pueden determinar el filtraje del agua de las zanjas de irrigación o contribuir a la erosión del suelo en los terrenos muy inclinados, pero generalmente el cultivo de lombrices contribuye al removido de la porción superior del suelo, permitiendo la penetración del aire y del agua. En realidad, la profundidad del suelo arable en las áreas poco fértiles puede aumentar gradualmente por las lombrices.

22-16 Otros oligoquetos

Esta clase comprende más de 3100 especies, la mayor parte de las cuales son menores que *Lumbricus terrestris*. La lombriz de tierra más común en Norteamérica es la pequeña *Allolobophora caliginosa. Eisenia foetida,* anillada de pardo y amarillo, es una lombriz favorita de los peces, que vive en los montones de estiércol. Las lombrices de tierra son portadoras pasivas de los gusanos parásitos de las gallinas *(Syngamus)* y huéspedes intermediarios del cestodo de las gallinas *(Amoebotaenia sphenoides)* y de un gusano parásito de los pulmones del cerdo *(Metastrongylus elongatus);* este último parásito lleva un virus que, en combinación con una bacteria, produce la influenza de los cerdos. Otros oligoquetos habitan en los bancos húmedos de los lagos y ríos, tanto de agua dulce como corrompida. Algunos viven a cierta profundidad en los lagos, otros debajo de piedras o de las algas oceánicas en putrefacción de la costa, y unos pocos son marinos y viven en aguas poco profundas. Otros se hallan en las montañas, hasta alturas de 3800 metros (Cachemira), y algunos habitan en los campos de nieve, desde Oregón hasta Alaska. La mayor parte de los oligoquetos se alimentan de vegetales, pero unos pocos probablemente son carnívoros *(Chaetogaster). Tubifex* de color rojizo, vive en tubos en el fondo de las aguas sucias, alimentándose de los detritos del fondo, puede extraer el oxígeno de aguas que tienen una concentración demasiado baja de oxígeno para mantener a otros animales. Algunos oligoquetos tienen importancia en la dieta de los topos, algunas aves, anfibios, peces e invertebrados depredadores. No se conocen oligoquetos parásitos, pero algunas de las especies más pequeñas viven asociadas con otros invertebrados.

Los BRANQUIOBDÉLIDOS pueden considerarse como un nivel intermedio entre los oligoquetos y los hirudíneos; poseen una ventosa caudal, 11 segmentos torácicos y 2 pares de nefridios, y carecen de quetas. Miden entre 1 y 12 mm y son comensales o parásitos parciales de los cangrejos, localizándose en las agallas o, en general, en toda la superficie corporal.

Los oligoquetos acuáticos de algunos géneros se reproducen asexualmente por escisión transversa o fragmentación, produciendo de varias a muchas «generaciones» anuales. En *Enchytraeus,* algunas especies se reproducen sexualmente, pero hay una que carece de órganos sexuales. Ésta se multiplica por fragmentación en piezas de unos cinco somitos, y cada una de ellas regenera un gusano completo en un lapso aproximado de 10 días. Los individuos de *Chaetogaster* y *Aeolosoma* forman cadenas de zooides.

Clase Poliquetos (lombrices arenícolas y tubícolas)

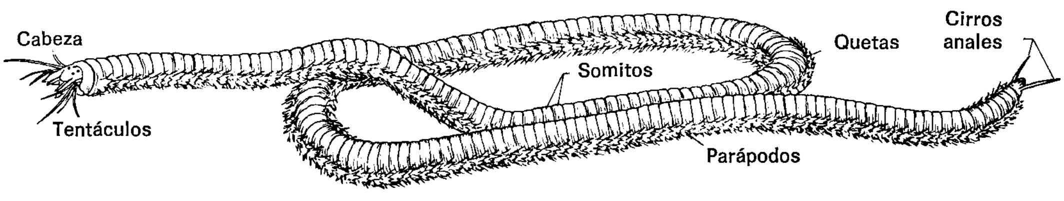
Los poliquetos (Gr. *poly,* muchas + *chaete,* espinas o cerdas) constituyen la clase mayor de los anélidos, con más de 8000 especies. Muestran también una mayor radiación adaptativa en lo que se refiere a la forma del cuerpo, los hábitos alimentarios y los hábitats ocupados. Prácticamente todas las especies son marinas y se distribuyen desde la zona intermareal hasta las profundidades abisales. Muchas especies tienen un gran número de individuos, especialmente de la arena y del fango, y constituyen un grupo ecológicamente importante dentro de los ecosistemas marinos. Unas pocas especies son pelágicas.

Los poliquetos comprenden algunas especies que son consideradas en la actualidad como los anélidos más primitivos. Los poliquetos ancestrales se caracterizaban probablemente por poseer el cuerpo compuesto por una serie de segmentos similares, sin tagmatización, y eran minadores o se deslizaban por el substrato y consumían pequeñas partículas. Estos rasgos primitivos se manifiestan actualmente sobre todo en algunas especies de poliquetos errantes de vida libre. Los poliquetos tubícolas sedentarios tienden a ser más avanzados.

Discernir la evolución y disposición filogenética de los poliquetos resulta difícil, en primer lugar porque las familias actuales de poliquetos vivientes son muy distintas entre sí y, en segundo lugar, porque, debido a la falta de material esquelético en el cuerpo, no existe virtualmente registro fósil del grupo (excepto los tubos y huellas). La clase se divide a menudo en dos subgrupos, ERRANTES y SEDENTARIOS, cuya arbitrariedad se reconoce; no existe un acuerdo general en cuanto a una mayor división dentro de la clase. Los poliquetos errantes son animales de vida libre que nadan o reptan. Suelen tener el cuerpo formado por segmentos similares, con parápodos bien desarrollados, una probóscide evaginable con dientes o mandíbulas y una cabeza definida con órganos sensoriales. Los oligoquetos sedentarios son animales que permanecen confinados en tubos, a menudo con el cuerpo dividido en dos o más regiones o tagmas, sin probóscide protráctil con mandíbulas, y con la cabeza reducida.

Los poliquetos se diferencian de los OLIGOQUETOS por poseer 1) una cabeza diferenciada con apéndices sensoriales, 2) cada somito del cuerpo con numerosas quetas, agrupadas en haces que a menudo salen de un par de parápodos laterales, 3) sexos separados y sin gónadas permanentes, y 4) una fase de larva trocófora nadadora (fig. 22-12). Recientemente, algunos taxonomistas han agrupado a los OLIGOQUETOS y a los HIRUDÍNEOS en una clase única, CLITELADOS, haciendo hincapié en la estrecha relación existente entre las lombrices de tierra y las sanguijuelas, en oposición a los poliquetos. Las sanguijuelas y los oligoquetos comparten caracteres de hermafroditismo, órganos reproductores complejos, falta de parápodos y carencia de quetas agrupadas en haces. Aquí se mantiene el antiguo sistema.

La estructura básica de un poliqueto está representada por un poliqueto errante. *Neanthes (Nereis) virens* (fig. 22-11), es un poliqueto típico que vive cerca de la línea de la marea baja. De día se esconde debajo de las piedras o en una galería tem-



Fif. 22-11 Clase POLIQUETOS. *Neanthes virens.* **Morfología externa.**

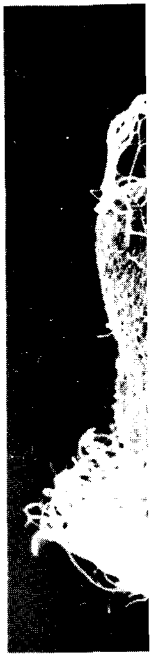


Fig. 22-12 Micr
poliqueto *Serpul*
Universidad de

poral, con sól
se arrastra pc
ralmente el (
den alcanzar

22-17 Estruc

El **cuerpo,** l
redondeado e

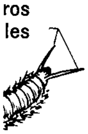
A
Prosto
Dientes
Mandíbul

Fi
B.

ás avanzados.
ón filogenética
primer lugar
quetos vivien-
segundo lugar,
ial esquelético
registro fósil
llas). La clase
pos, ERRANTES
reconoce; no
a una mayor
quetos errantes
o reptan. Sue-
gmentos simi-
ados, una pro-
ndíbulas y una
les. Los oligo-
e permanecen
el cuerpo divi-
, sin probósci-
la cabeza re-

los OLIGOQUE-
erenciada con
to del cuerpo
n haces que a
podos laterales,
ermanentes, y
ra (fig. 22-12).
s han agrupa-
ÍNEOS en una
hincapié en la
lombrices de
a los polique-
tos comparten
nos reproduc-
y carencia de
e mantiene el

eto está repre-
Neanthes (Ne-
ueto típico que
aja. De día se
na galería tem-



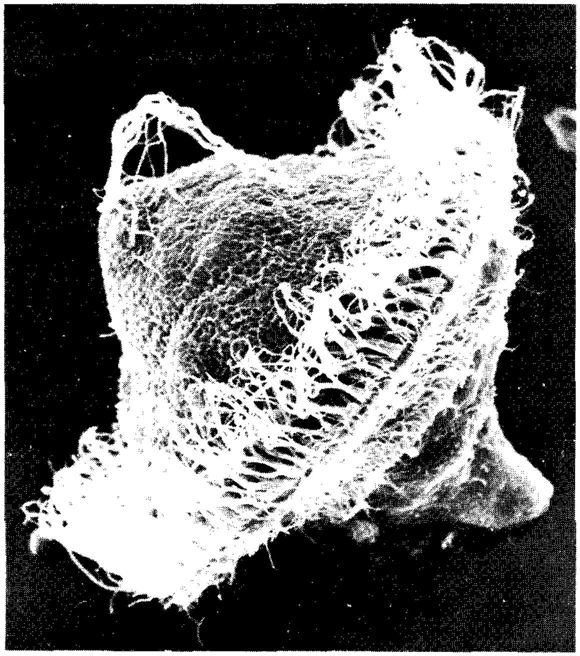


Fig. 22-12 Micrografía electrónica de la larva trocófora del poliqueto *Serpula vermicularis. (Cortesía de F. Shiang Chia, Universidad de Alberta.)*

poral, con sólo la cabeza fuera; por la noche sale, se arrastra por la arena o nada serpenteando lateralmente el cuerpo. Los individuos grandes pueden alcanzar 45 cm de longitud.

22-17 Estructura e Historia natural

El **cuerpo,** largo y delgado, es de color verdoso, redondeado encima y aplanado ventralmente, y está compuesto por 200 o más **somitos** semejantes. El prostoma y el peristoma (somito I + II) forman una **cabeza** diferenciada. En el prostoma hay dos cortos **tentáculos prostomiales,** en situación media, una par de **palpos** cónicos, laterales y achatados, y dorsalmente dos pares de pequeños **ojos.** El peristoma rodea a la **boca,** situada ventralmente, y posee en el dorso cuatro pares de **tentáculos peristomiales** (fig. 22-13). Estos órganos de los sentidos especializados para el tacto, olfato y vista, sirven para encontrar el alimento, evitar a los enemigos y otras actividades. A cada lado de todos los somitos del cuerpo hay un **parápodo** plano (Gr. *para,* al lado + *pous,* pie) formado por dos lóbulos (notópodo dorsal, neurópodo ventral) provistos cada uno de un **cirro** y un haz de **quetas** parecidas a cerdas. Dentro hay dos **acículos** quitinosos y gruesos, que se extienden por el cuerpo y sirven para sostener y mover el parápodo (figura 22-14). Los parápodos sirven para la locomoción, tanto para arrastrarse como para nadar. El **ano** está en el último somito, en el cual hay dos **cirros anales,** sensoriales.

El cuerpo está cubierto por una **cutícula,** encima de la **epidermis,** y debajo de esta última hay **músculos,** un delgado estrato de músculos circulares y cuatro grandes haces de músculos longitudinales (dos dorsales y dos ventrales). En cada somito hay músculos oblicuos que mueven a los parápodos, y en la cabeza hay músculos especiales. Dentro de la pared del cuerpo está la **cavidad celómica,** tapizada por un peritoneo y dividida por **septos,** que separan a la mayor parte de los somitos, como en la lombriz de tierra. También hay **mesenterios** medios, dorsal y ventral, entre la pared del cuerpo y el tubo digestivo, que dividen al ce-

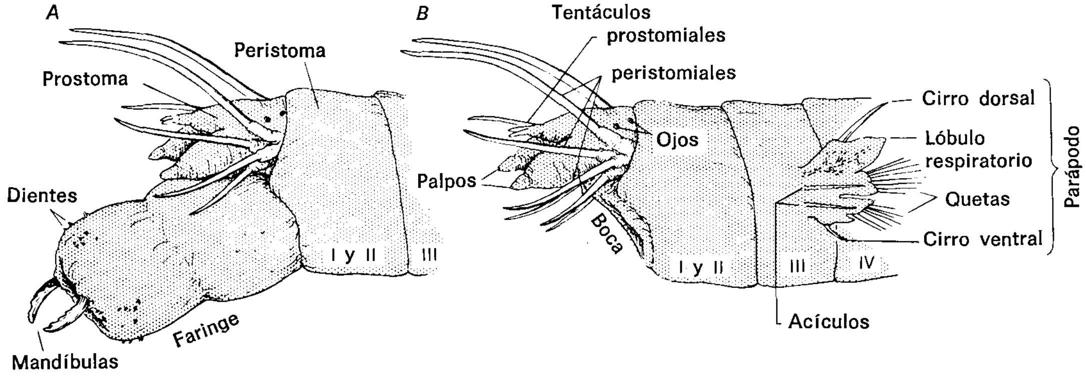


Fig. 22-13 *Neanthes virens.* **Región cefálica vista desde el lado izquierdo.** *A.* Faringe extendida. *B.* Faringe retraída.

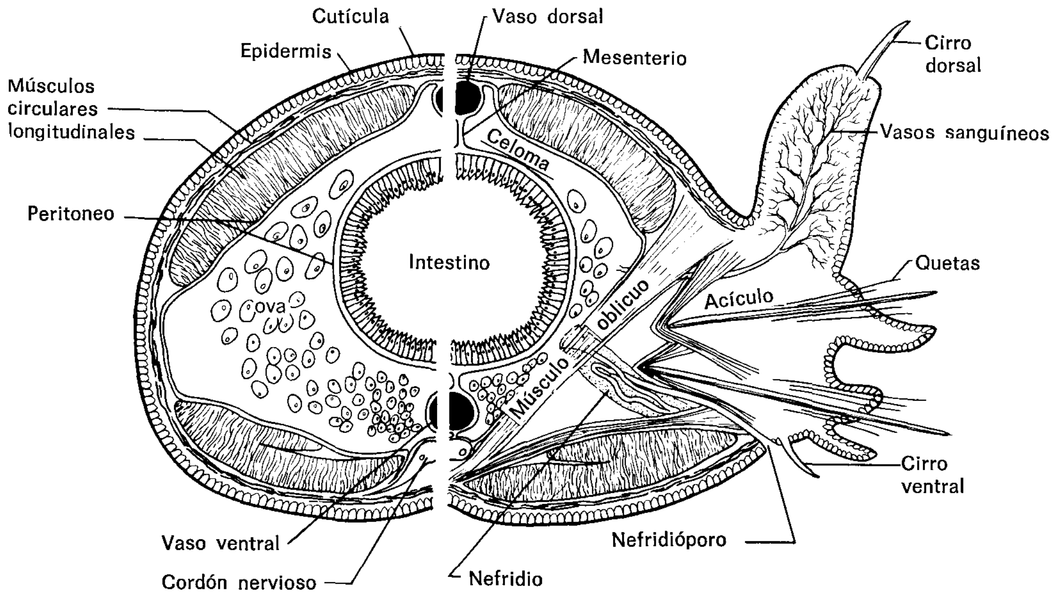


Fig. 22-14 *Neanthes virens.* **Sección transversal esquemática.** Mitad izquierda con huevos libres en el celoma; mitad derecha cortando el parápodo.

loma de cada somito en un compartimiento derecho y otro izquierdo.

El **tubo digestivo** es un tubo recto y comprende: 1) la **boca;** 2) la **faringe** protráctil, con dos mandíbulas córneas y aserradas y grupos de «dientes» quitinosos (paragnatos); 3) un **esófago** corto en el que desembocan dos grandes glándulas digestivas, y 4) el **estómago-intestino,** que se extiende desde el somito XII al 5) **ano.** La mayor parte de los poliquetos del género *Neanthes* se alimentan de pequeños animales que atrapan con las mandíbulas.

El **sistema circulatorio** comprende un vaso dorsal y un vaso ventral, ambos longitudinales, con ramas transversas en cada somito que van al tubo digestivo, a los nefridios, a la pared del cuerpo y a los parápodos. El plasma sanguíneo es rojo y contiene hemoglobina disuelta y corpúsculos incoloros; la circulación es impulsada por contracciones peristálticas del vaso dorsal. La **respiración** se verifica por los capilares de los parápodos y de la pared del cuerpo. La **excreción** la realizan nefridios pares, que difieren de los de la lombriz de tierra por ser más compactos y poseer cilios en gran parte de los conductos. El **sistema nervioso** comprende un cerebro, nervios dirigidos a los tentáculos y a la cabeza, conectivos al cordón nervioso medio ventral, y un par de ganglios y de nervios laterales en cada somito.

Los sexos están separados y sólo tienen **gónadas** en la estación reproductora. Los óvulos y los espermatozoides se forman a partir de células del peritoneo celómico, y cuando están maduros, los expulsan por los nefridios o revientan a través de la pared del cuerpo. La fecundación tiene lugar en el mar; el zigoto, al desarrollarse, da una larva trocófora ciliada (fig. 22-12) que luego se transforma en un gusano joven.

22-18 Otros poliquetos

Los poliquetos constituyen un grupo tan variado que las pocas especies mencionadas aquí no son más que una muestra de su diversidad.

La mayor parte de las especies viven desde las líneas de marea a una profundidad de unos 36 m, pero algunos llegan incluso hasta 5500 m. Algunos son de coloración brillante. Varias especies se arrastran por el fondo, se esconden debajo de las rocas o plantas, habitan en galerías temporales o viven en tubos permanentes. Unos pocos nadan en el mar, otros son dulceacuícolas. Los Arquianélidos viven normalmente entre los granos de arena de las playas y los pequeños Mizostómidos, ovales, son ectoparásitos de los equinodermos. Muchos poliquetos se alimentan de pequeñas partículas de

---

substancia viva
ras se aliment
tubícolas consu
carnívoros y c
brados.
El ratón de r

Fig
mc

ro
rsal

sanguíneos

tas

al

bres

ienen **gónadas**
os y los esper-
lulas del peri-
duros, los ex-
a través de la
iene lugar en
da una larva
iego se trans-

o tan variado
aquí no son
lad.
ven desde las
le unos 36 m,
500 m. Algu-
as especies se
debajo de las
temporales o
cos nadan en
s ARQUIANÉLI-
anos de arena
MIDOS, ovales,
s. Muchos po-
partículas de

---

substancia viva o muerta, algunas formas minadoras se alimentan de los detritos del fondo y los tubícolas consumen sobre todo plancton. Otros son carnívoros y capturan otros poliquetos e invertebrados.

El ratón de mar, *Aphrodite*, tiene el cuerpo oval, con pares de grandes placas (élitros) dorsales y está cubierto por largas quetas de aspecto de cabellos (fig. 22-20), *Arenicola* es un gusano de cuerpo blando que mina, ingiriendo arena o barro, y produce unos excrementos parecidos a los de las lombrices de tierra. Otras especies recubren las pare-

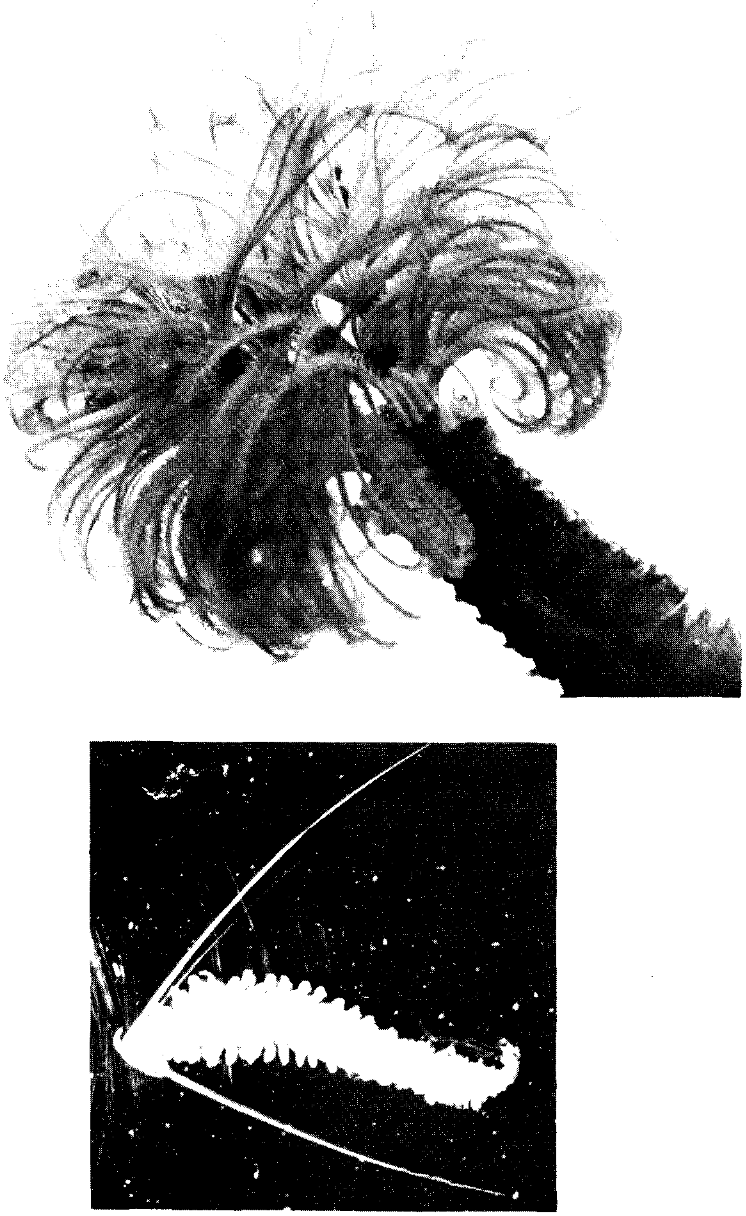


Fig. 22-15 POLIQUETOS. *A. Protula*, un gusano tubícola sedentario de la familia SERPÚLIDOS. *B. Tomopteris*, un poliqueto pelágico.

des de las galerías donde habitan con una secreción mucosa que une los granos de arena, impidiendo su caída, y produce un revestimiento más fino. Entre los SEDENTARIOS, *Terebella* construye un tubo mediante granos de arena seleccionados, trocitos de concha u otros materiales, que cementa mediante un mucus (fig. 22-20). *Pectinaria* construye con granos de arena un fino tubo, algo cónico, abierto por ambos extremos, que puede llevar consigo. El diminuto *Spirorbis* secreta un tubo calcáreo espiral, fijo en la superficie de las rocas o de las algas marinas, y *Protula* forma un tubo de la misma clase, pero mayor e irregular (fig. 22-15). Algunos tubícolas pueden minar en las rocas o en las conchas. *Chaetopterus* es un gusano especializado que vive permanentemente en un tubo apergaminado en forma de U, de hasta 2 cm de diámetro, dispuesto en forma que sus dos aberturas queden justo por encima del nivel del barro o de la arena (fig. 22-16) a profundidades de hasta 30 m. Posee en el centro del cuerpo tres pares de parápodos modificados en forma de paletas para producir una corriente de agua que entra en el animal, suministrándole oxígeno y organismos microscópicos. La boca es un ancho embudo. Otros animales viven como comensales en el tubo. *Serpula* y otros tubícolas poseen una corona con numerosos tentáculos ciliados, derivada de los palpos prostomiales, que sirven para recoger alimento microscópico (fig. 20-20); los tentáculos contienen vasos sanguíneos, por lo que sirven también como branquias para la respiración. El extremo de un filamento es ensanchado y forma un opérculo que cierra el tubo cuando el gusano está dentro. Algunos tubícolas, tales como *Sabellaria,* se presentan a menudo en grandes colonias muy próximas unas de otras. Otros poliquetos poseen branquias en los parápodos, o excepcionalmente, en el extremo posterior.

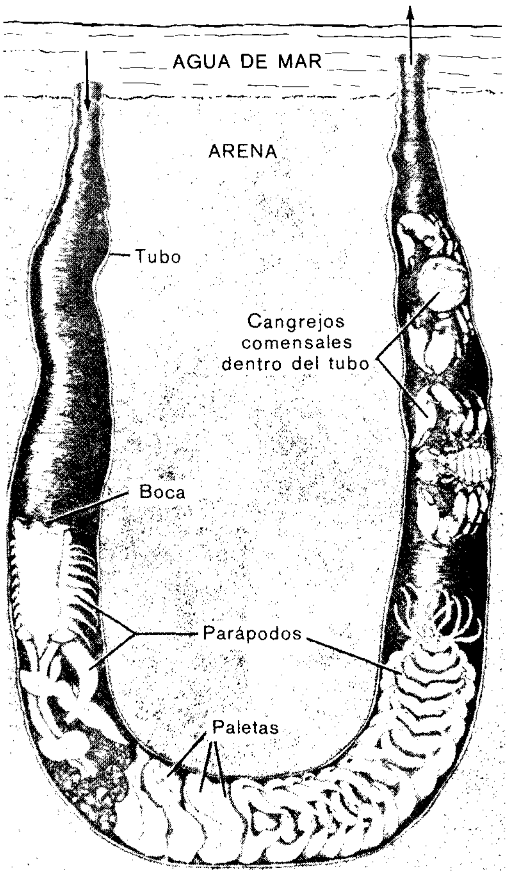


Fig. 22-16 Clase POLIQUETOS. ***Chaetopterus,*** **gusano especializado que habita en el fondo del mar, en un tubo secretado por él mismo.** Las paletas son parápodos modificados que hacen entrar agua por el tubo. Los cangrejos comensales *(Polyonyx)* también habitan en el tubo. (*Según Pearse,* 1913.)

Los poliquetos errantes incluyen muchos carnívoros como *Glycera,* que tiene una gran faringe protráctil provista de mandíbulas. *Glycera* excava en la arena o en el fango en busca de presas. La familia primitiva de los ANFINÓMIDOS tiene grandes haces de quetas quebradizas y huecas que contienen una toxina. Si se cogen estos gusanos, las quetas se rompen en la carne y producen una inflamación. Se les llama *gusanos de fuego.* La familia SÍLIDOS comprende numerosos poliquetos pequeños y abundantes, interesantes por su manera, a menudo rara, de reproducir por gemación individuos reproductores a partir de los parápodos y/o el extremo posterior. Dos familias, TOMOPTÉRIDOS y ALCIÓPIDOS, son pelágicas (fig. 22-15). Los alciópidos resultan de algún interés porque poseen grandes ojos semejantes a los de los vertebrados; son los únicos poliquetos que poseen este tipo de ojos bien desarrollados.

En la mayoría de los poliquetos, los sexos son semejantes en la madurez.

Las células sexuales se desarrollan sobre el peritoneo o en los vasos sanguíneos, de ordinario en los somitos posteriores, que adquieren un aspecto distinto de los anteriores o parte no sexual. La producción de un individuo sexual morfológicamente diferente, o *epitoca,* es común en los poliquetos errantes (fig. 22-17). En *Syllis* la parte sexual posterior se desprende y desarrolla una ca-

---

beza, y la pa
caudal. En
mentos se in
ción sexual
cir una cade
ne lugar una
nas de zooid
El gusano
Samoa y Fiji
coral; produ
se llenan de
prenden ente
donde pulula
choso con lo
Esto ocurre,
cuarto de la
o tres días. I
de gusanos,
cado.
Odontosyll
costas de las
ficie en el se
de la luna ll
hora después
un destello c
emite un de
hacia ella. I
movimiento
óvulos y esp
cia cesa abr
Los ARQU
gusanos que
adaptados p
una división
prende unas
nes insegura

Las sanguiju
de costumbr
seen ventosa
moción y la
lido cabe c
ganglios seg
das dispues
celoma. Se p
noicos, con
segmentos, p
táculos, par
demás ANÉI

cm de diáme-
berturas que-
arro o de la
hasta 30 m.
ares de pará-
s para produ-
en el animal,
os microscó-
Otros anima-
bo. *Serpula* y
on numerosos
palpos prosto-
nto microscó-
ntienen vasos
n como bran-
o de un fila-
rculo que cie-
ntro. Algunos
resentan a me-
imas unas de
uias en los pa-
extremo pos-

muchos carní-
gran faringe
lycera excava
de presas. La
os tiene gran-
uecas que con-
s gusanos, las
ducen una in-
uego. La fami-
poliquetos pe-
or su manera,
gemación indi-
parápodos y/o
s, TOMOPTÉRI-
ig. 22-15). Los
porque poseen
s vertebrados;
n este tipo de

s sexos son se-

n sobre el pe-
le ordinario en
en un aspecto
no sexual. La
l morfológica-
n en los poli-
is la parte se-
rrolla una ca-

---

beza, y la parte no sexual forma un nuevo extremo caudal. En *Autolytus*, la regeneración de los segmentos se inicia antes de esta separación y la porción sexual puede dividirse varias veces y producir una cadena de zooides. En *Syllis racemosa* tiene lugar una gemación lateral que produce cadenas de zooides ramificadas.

El gusano palolo, *Eunice viridis* (fig. 22-17), de Samoa y Fiji, habita en galerías en los arrecifes de coral; produce muchos segmentos posteriores que se llenan de óvulos o espermatozoides. Éstos se desprenden enteros y ascienden a la superficie del mar, donde pululan, adquiriendo el agua un aspecto lechoso con los millones de gametos que descargan. Esto ocurre, regularmente, el primer día del último cuarto de la luna de octubre-noviembre, y dura dos o tres días. Los nativos recogen grandes cantidades de gusanos, a los que consideran un manjar delicado.

Odontosyllis enopla, el gusano de fuego, de las costas de las Bermudas y Florida, sube a la superficie en el segundo, tercero y cuarto días después de la luna llena, apareciendo en la superficie una hora después de la puesta del sol. La hembra emite un destello continuo y así atrae al macho, el cual emite un destello intermitente mientras se dirige hacia ella. Durante la cópula ejecutan juntos un movimiento de rotación, durante el cual esparcen óvulos y espermatozoides; después la luminiscencia cesa abruptamente.

Los ARQUIANÉLIDOS (fig. 22-20) son pequeños gusanos que probablemente están especialmente adaptados para vivir en intersticios. Esta no es una división natural de los poliquetos, pero comprende unas cuantas familias pequeñas de relaciones inseguras.

Clase Hirudíneos (sanguijuelas)

Las sanguijuelas son gusanos acuáticos o terrestres de costumbres depredadoras o parásitas, que poseen ventosas terminales ensanchadas para la locomoción y la fijación. Entre sus caracteres de anélido cabe citar el cordón nervioso ventral con ganglios segmentarios, y los nefridios y las gónadas dispuestos segmentariamente en el reducido celoma. Se parecen a los OLIGOQUETOS por ser monoicos, con gónadas permanentes en unos pocos segmentos, por producir ootecas y carecer de tentáculos, parápodos y fase larvaria. Difieren de los demás ANÉLIDOS por carecer de quetas (excepto *Acanthobdella*) y por tener órganos copuladores y aberturas genitales en la línea ventral media.

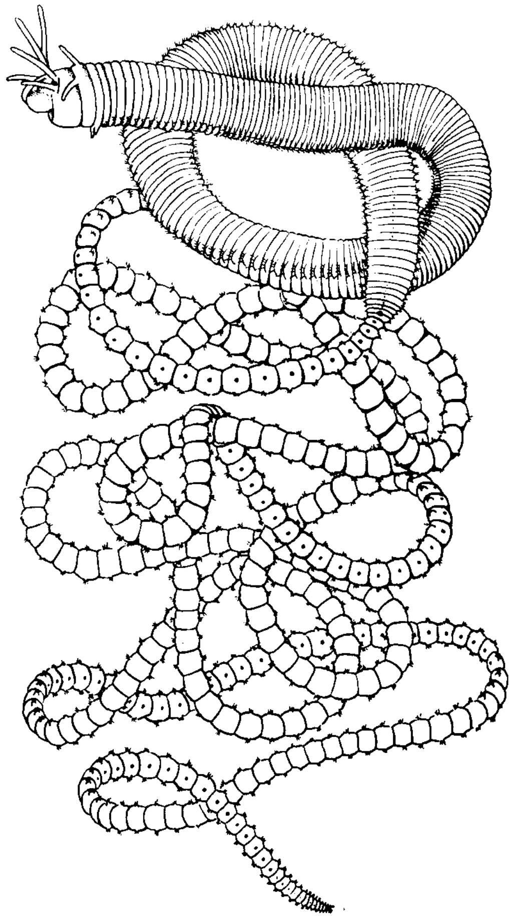


Fig. 22-17 *Eunice viridis*, **el gusano palolo.** *(Según Woodworth.)*

22-19 Estructura

El **cuerpo** de una sanguijuela en reposo es alargado u oval, en su perfil, y de ordinario aplanado dorsoventralmente, pero es muy flexible y puede dilatarse o contraerse mucho. Está formado fundamentalmente por 34 **somitos,** como lo indica el número de ganglios nerviosos, pero la superficie externa está dividida por surcos transversales en muchos **anillos** (uno a cinco por somito). En el extremo posterior existe una **ventosa** redondeada, formada por siete somitos; en muchas especies otra ventosa (de dos somitos) rodea la boca, en el extremo anterior.

CATOLICA BIBLIOTECA

El cuerpo está cubierto por una **cutícula** secretada por una **epidermis** uniestratificada y numerosas glándulas mucosas unicelulares se abren en la superficie. Debajo está la **dermis,** con células pigmentadas y capilares sanguíneos. El **sistema muscular** es complejo y potente, con bandas de fibras circulares, longitudinales, oblicuas y dorsoventrales. El mesénquima, existente entre los músculos y órganos internos, reduce el **celoma** a un sistema de conductos y senos, de los cuales filtran los nefridios y en los cuales están situadas las gónadas y vasos sanguíneos principales.

El **tubo digestivo** comprende: 1) la boca; 2) una faringe muscular con glándulas salivales unicelulares y, de ordinario, una probóscide o tres mandíbulas con dientes córneos; 3) un corto esófago; 4) un largo buche que llega a tener veinte pares de bolsas laterales o ciegos; 5) un intestino alargado; 6) un corto recto; 7) el ano, que se abre delante de la ventosa posterior. El **sistema circulatorio** está formado por senos longitudinales, dorsal, ventral y lateral, con numerosas conexiones transversales; en algunos de estos hay pulsaciones que impulsan la circulación de la sangre. La **respiración** se realiza mediante una red de capilares situada debajo de la epidermis. La **excreción** tiene lugar por 17 pares de nefridios peculiares que a veces están ramificados y a veces poseen nefrostomas cerrados. El **sistema nervioso** se parece al de los demás anélidos, con un par de ganglios dorsales y conectivos pares que comunican con el cordón nervioso ventral, el cual tiene ganglios segmentarios. Cuatro ganglios anteriores y siete del extremo posterior están fusionados. Cada ganglio emite varios pares de nervios. Las estructuras sensoriales comprenden células gustativas en la boca, órganos táctiles en los labios y el cuerpo, uno a cinco pares de ojos anteriores y otros órganos parecidos a los ojos (sensilas), en varios anillos.

Los sexos están unidos. El **sistema reproductor masculino** comprende cuatro a doce pares de testículos situados debajo del buche; los de cada lado están unidos a un conducto deferente que se dirige hacia la región anterior, y ambos conductos entran en un pene, medio, con el cual comunican glándulas accesorias. El pene está situado dentro del poro genital masculino, en la línea media de la superficie ventral y hacia el extremo anterior del cuerpo. El **sistema reproductor femenino** comprende dos ovarios y oviductos en los que desemboca una glándula del albumen, impar, y la vagina media, que se abre inmediatamente detrás del poro masculino.

22-20 Historia natural

La mayoría de las sanguijuelas habitan en las aguas dulces, unas pocas se hallan sobre peces marinos y algunas viven en tierra, en lugares húmedos (fig. 22-19). Son principalmente nocturnas, pero pueden ser atraídas por el alimento durante el día. Se mueven por ondulaciones del cuerpo y emplean las ventosas para fijarse o se mueven como los oligoquetos, empleando los músculos de la pared del cuerpo sin utilizar las ventosas; algunas nadan mediante elegantes movimientos ondulatorios del cuerpo. Las sanguijuelas se alimentan de desechos, son depredadoras o parásitas; algunas se alimentan de animales muertos y otras cazan pequeños

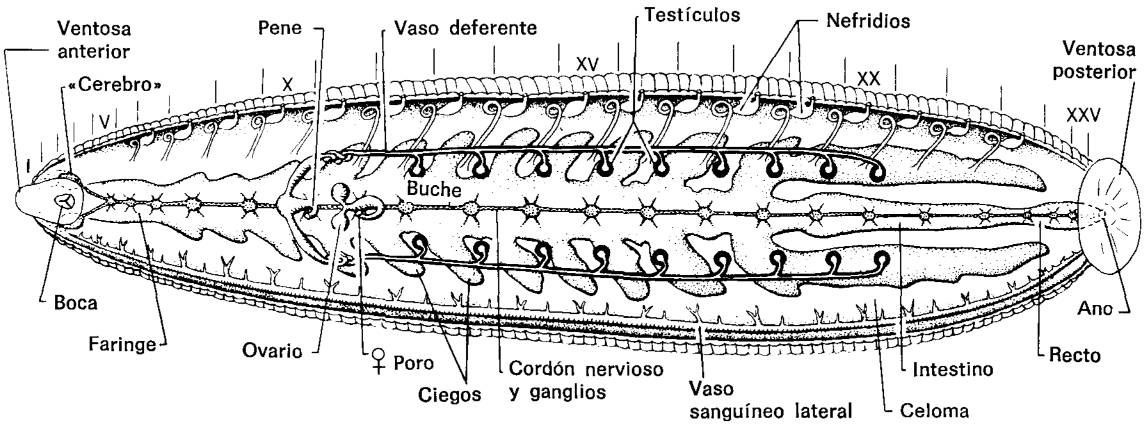


Fig. 22-18 Clase HURIDÍNEOS. La sanguijuela medicinal, *Hirudo medicinalis.* Estructura interna vista en disección desde el lado ventral; I-XXV, somitos.

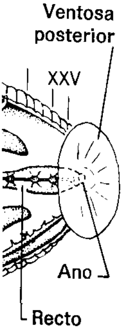
Fig
Fa

gusanos, inse
es especialm
chupar sangre
superficie ext
vertebrados,
se limitan a
Las sanguiju
perforan la p
no causan ni
gre mediante
en el buche,
(la hirudina)
En una sola
rir varias ve
es excretado
concentrado
es digerido l
rios meses. L
mas proteolít
lenta debida
monas hirudi
cantidades d
la lentitud de
ríodos de un
La reprodu

boca, órganos
a cinco pares
arecidos a los

a reproductor
pares de tes-
os de cada la-
erente que se
bos conductos
ial comunican
ituado dentro
a media de la
o anterior del
iino compren-
ue desemboca
la vagina me-
trás del poro

n en las aguas
peces marinos
ares húmedos
cturnas, pero
lurante el día.
rpo y emplean
ven como los
s de la pared
algunas nadan
dulatorios del
n de desechos,
ias se alimen-
zan pequeños



erna

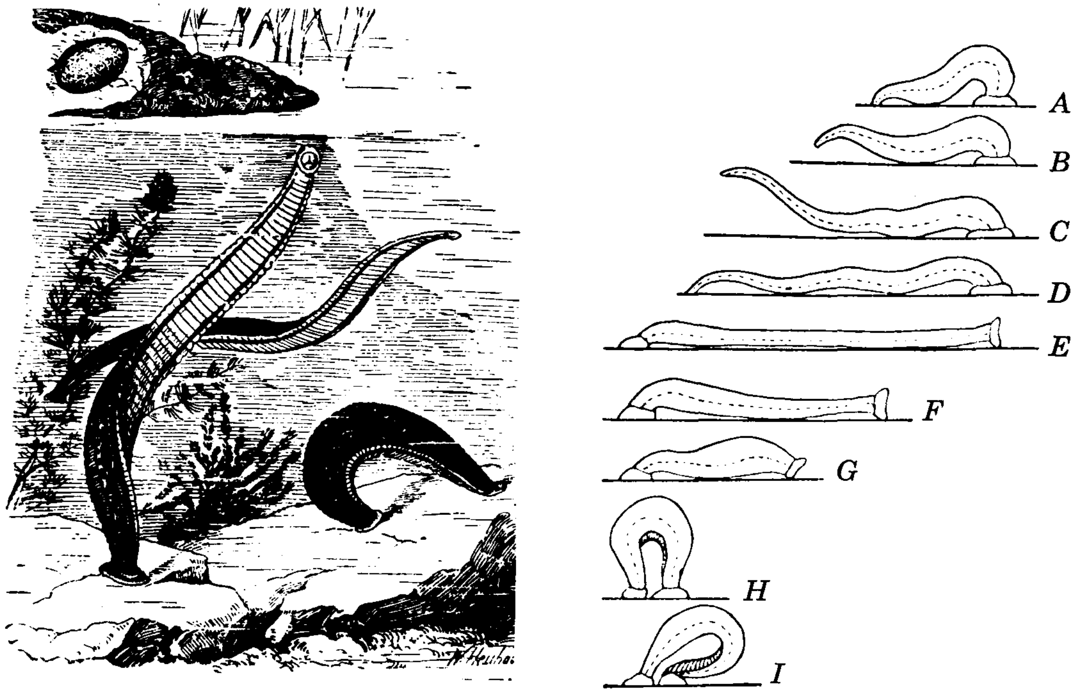


Fig. 22-19 Clase HIRUDÍNEOS. *Izquierda.* Sanguijuelas de agua dulce. *(Según Schmeil.) Derecha.* Fases sucesivas *A-I,* en la locomoción de la sanguijuela medicinal. (*Según Uexkull,* 1905.)

gusanos, insectos, larvas, moluscos, etc. El grupo es especialmente conocido por la costumbre de chupar sangre de algunas especies. Se adhieren a la superficie externa o a la cavidad bucal de varios vertebrados, desde los peces al hombre, y algunas se limitan a una o a pocas especies de huésped. Las sanguijuelas se fijan mediante las ventosas y perforan la piel generalmente sin que se note, pues no causan ningún dolor, y entonces chupan la sangre mediante la faringe muscular y la almacenan en el buche, que es dilatable. Un enzima salival (la hirudina) impide la coagulación de la sangre. En una sola comida una sanguijuela puede ingerir varias veces su propio peso en sangre. Pronto es excretado gran parte del líquido, pero el residuo concentrado de esta «comida» permanece líquido y es digerido lentamente durante un período de varios meses. La digestión se realiza mediante enzimas proteolíticos y mediante una descomposición lenta debida a la acción de una bacteria (*Pseudomonas hirudinis*). Debido a que consumen grandes cantidades de comida al alimentarse y también a la lentitud de la digestión, pueden vivir durante períodos de un año o más sin comer.

La reproducción se realiza durante los meses cálidos. En algunas sanguijuelas (HIRUDÍNIDOS) tiene lugar la cópula y la fecundación recíproca; en otras, cada sanguijuela deposita paquetes de espermatozoides (espermatóforos) en la superficie externa de la otra, desde donde penetran en los ovarios, y realizan la fecundación. La mayor parte de las sanguijuelas producen ootecas que contienen los huevos fecundados y éstos son depositados en el agua o en la tierra. En los GLOSIFONÍIDOS los huevos están unidos a la parte ventral del progenitor, donde se desarrollan y donde el individuo joven permanece por un cierto tiempo.

Varios vertebrados acuáticos se comen a las sanguijuelas y algunas veces se emplean como cebo para pescar. En las regiones templadas del Norte, las sanguijuelas son algo molestas para las personas que se bañan en ciertas aguas, pero raramente producen efectos serios para el hombre o vertebrados grandes. En algunas localidades pueden fijarse en la cavidad bucal del hombre o de los mamíferos, cuando beben. Las sanguijuelas terrestres del sudeste de Asia y de las islas vecinas son en extremo abundantes y algunas veces producen daños graves al hombre. La especie más famosa es la sanguijuela medicinal *(Hirudo medicinalis)* de Eu-

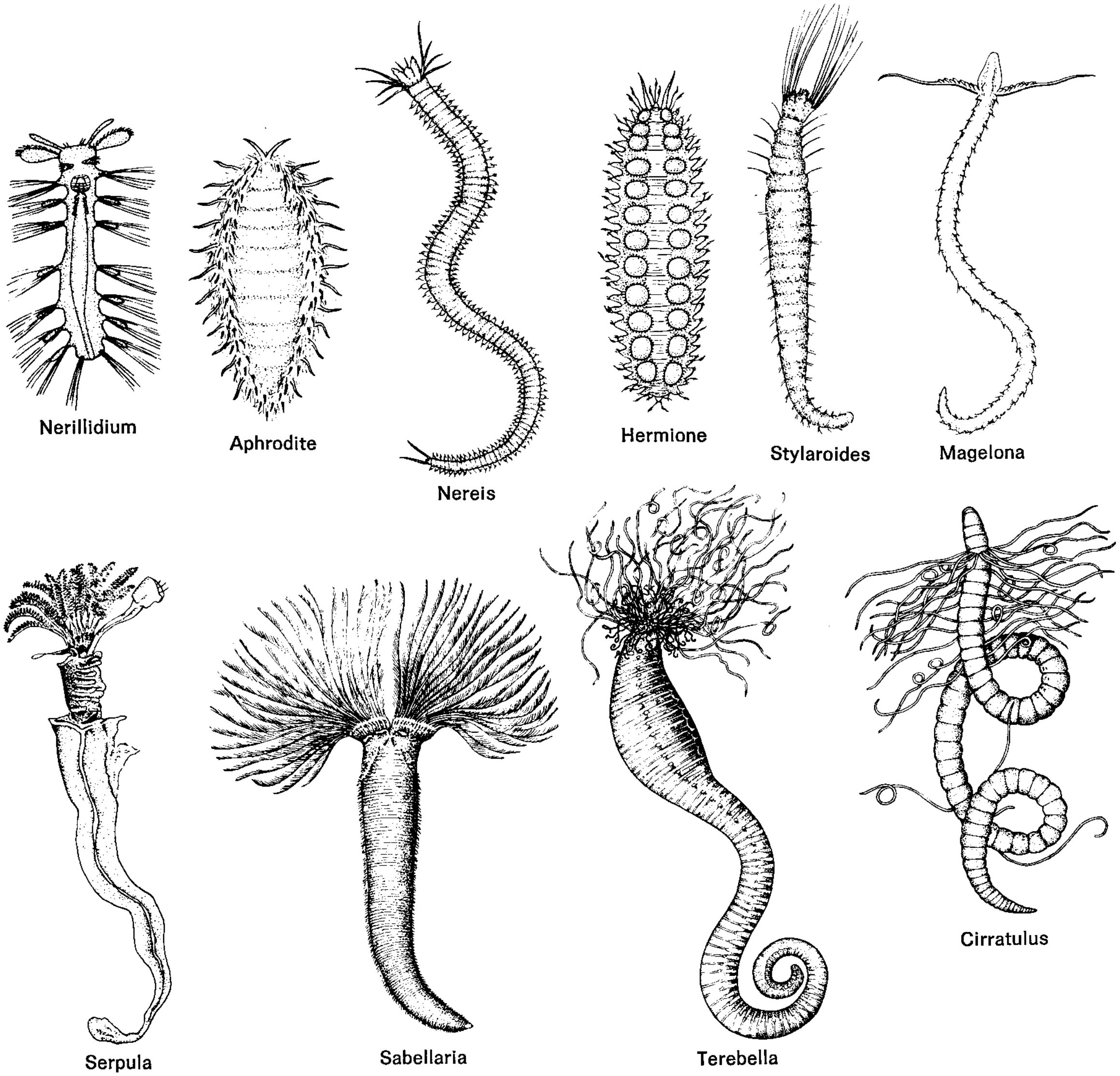


Fig. 22-20 Clase POLIQUETOS. Algunos poliquetos marinos, no a la misma escala. Subclase ARQUIANÉLIDOS: *Nerillidium;* subclase ERRANTES: *Aphrodite, Nereis y Hermione;* subclase SEDENTARIOS: *Stylaroides, Magelona, Serpula, Sabellaria, Terebella y Cirratulus. (Según Grassé, Traité de Zoologie.)*

ropa. Crece hasta 10 cm de longitud, puede estirarse hasta 20 o 30 cm y puede ingerir una cantidad considerable de sangre. Desde la antigüedad se ha empleado para sangrías y a principios del siglo XIX su uso era un método común, aunque erróneo, de tratamiento médico. En muchas partes de Europa, entonces, se recogían e incluso se criaban en lagunas.

Clasificación

Tipo Anélidos (Annelida)

Gusanos segmentados. Cuerpo alargado, de ordinario segmentado y con quetas pares; cutícula fina, no quitinosa; tubo digestivo completo, de ordinario

---

tubular; celon
guíneo cerrad
glios cerebrale
nervioso ventr
glios y nervio
bución mundi
dentro del sue

Clase 1. Poliq

Gusanos arení
do externa e i
parápodos lat
región cefálica
ordinario sepa
cundación con
cófora; gemac
dominantemen

Subclase 1. E
excepto en la
iguales a lo la
mente protrác
beza diferenci
vida libre o e
predadores, al
Eunice viridis,
mar; *Syllis, A*
thöe, gusano
parénquima y
comensal en lo
ce; *Manayunk*
Neanthes limn
co, y hacia el

Subclase 2. S
dos o más re
podos reducid
la cabeza mod
díbulas, usual
riores o sin ell
de detritos o
quias; *Cirratu*
con branquias

---

[1] La mayoría
milias de los p
rogéneo que n
mayoría no co
DENTARIOS com
néticas. Actual
ARQUIANÉLIDOS
poliquetos desc

tubular; celoma generalmente grande; sistema sanguíneo cerrado; nefridios pares; un par de ganglios cerebrales dorsales, conectados con el cordón nervioso ventral, medio y macizo, provisto de ganglios y nervios laterales en cada somito; de distribución mundial, marinos, de agua dulce y sobre o dentro del suelo; más de 10 000 especies.

Clase 1. Poliquetos (Polychaeta[1]).

Gusanos arenícolas y tubícolas. Cuerpo segmentado externa e internamente, somitos numerosos, con parápodos laterales provistos de muchas quetas; región cefálica con tentáculos; sin clitelo; sexos de ordinario separados; sin gónadas permanentes; fecundación comúnmente externa; fase de larva trocófora; gemación asexual en algunas especies; predominantemente marinos; más de 8000 especies.

Subclase 1. Errantes (Errantia). Somitos iguales, excepto en la cabeza y la región anal; parápodos iguales a lo largo de todo el cuerpo; faringe usualmente protráctil, a menudo con mandíbulas; cabeza diferenciada, con estructuras sensoriales; de vida libre o en tubos libres o fijos; a menudo depredadores, algunos pelágicos. *Neanthes (Nereis); Eunice viridis,* gusano palolo; *Aphrodite,* ratón de mar; *Syllis, Autolytus,* con gemación asexual; *Eurythöe,* gusano de fuego; *Myzostomum,* con mucho parénquima y sin segmentación interna, parásito o comensal en los equinodermos. Formas de agua dulce; *Manayunkia,* Nueva Jersey y Grandes Lagos; *Neanthes limnicola* en Lago Merced, San Francisco, y hacia el norte.

Subclase 2. Sedentarios (Sedentaria). Cuerpo con dos o más regiones con somitos desiguales; parápodos reducidos; prostoma indistinto, apéndices de la cabeza modificados o sin ellos; faringe sin mandíbulas, usualmente no protáctil; branquias anteriores o sin ellas; en galerías o tubos, se alimentan de detritos o plancton. *Chaetopterus,* sin branquias; *Cirratulus,* con largas branquias; *Arenicola,* con branquias segmentarias ramificadas y parápodos rudimentarios; *Hydroides, Spirorbis, Sabellaria, Serpula,* en tubos, con branquias anteriores.

Subclase 3. Arquianélidos (Archiannelida). Tamaño pequeño; segmentación principalmente interna; parápodos y quetas generalmente ausentes; sistema nervioso en la epidermis; por lo general dioicos; numerosas gónadas; suelen tener una larva trocófora; marinos. *Polygordius; Dinophilus; Chaetogordius.*

Clase 2. Oligoquetos (Oligochaeta).

Lombrices de tierra. Segmentación aparente exterior e interiormente; sin cabeza ni parápodos; de ordinario pocas quetas por somito; raramente con branquias; monoicos, pocas gónadas, y anteriores; con clitelo que secreta la ooteca para los huevos; sin larvas, desarrollo directo; principalmente en las aguas dulces y en el suelo húmedo; 3100 especies.

Orden 1. Lumbricúlidos (Lumbriculida). Aberturas de los testículos en el mismo segmento que los testículos; el clitelo rodea los gonóporos masculino y femenino; 4 quetas por segmento. *Lumbriculus,* en el agua dulce.

Orden 2. Monilogástridos (Monilogastrida). Aberturas de los testículos en el segmento que sigue al de los testículos, pero los gonoductos no pasan a través de un septo; el clitelo rodea los gonóporos masculino y femenino; 4 quetas por segmento. *Monilogaster,* terrestre, en Asia.

Orden 3. Haplotaxíados (Haplotaxiada). Los gonoductos masculinos pasan a través de 1 o 2 septos.

Suborden 1. Haplotaxinos (Haplotaxina). Dos pares de testículos; 4 quetas o 4 haces de quetas por segmento *Haplotaxis.*

Suborden 2. Tubificinos (Tubificina). Numerosas quetas por haz; los gonóporos masculinos se abren sobre el segmento del ovario; un solo par de testículos. *Tubifex,* a menudo dentro de delicados tubos hundidos en el lodo; *Enchytraeus,* en el suelo y en playas.

Suborden 3. Lumbricinos (Lumbricina). Los gonoductos masculinos pasan a través de 2 septos; 8 quetas por segmento. *Lumbricus,* en el suelo;

---

[1] La mayoría de los zoólogos consideran que las familias de los poliquetos constituyen un grupo tan heterogéneo que no puede ser agrupado en órdenes, y la mayoría no consideran las divisiones ERRANTES y SEDENTARIOS como buenas divisiones naturales o filogenéticas. Actualmente hay un acuerdo general en que los ARQUIANÉLIDOS constituyen un grupo no relacionado de poliquetos desconcertantes.

Megascolides, lombriz de tierra gigante australiana.

Clase 3. Hirudíneos (Hirudinea).

Sanguijuelas. Cuerpo pigmentado, de ordinario deprimido; una gran ventosa posterior y, a menudo, otra menor en el extremo anterior; sin tentáculos, parápodos o quetas (una excepción); 34 somitos, subdivididos exteriormente en numerosos anillos; celoma lleno de tejido conjuntivo y músculos; monoicos; huevos de ordinario dentro de ootecas; sin larvas; en el agua dulce o salada, o en tierra; 500 especies.

Orden 1. Acantobdélidos (Acanthobdellida). Sin ventosa anterior, probóscide o mandíbulas; dos pares de quetas en cada uno de los somitos II-IV, celoma segmentado. *Acanthobdella,* una especie en los salmónidos, en el lago Baikal, Siberia, y en otras partes de Rusia y Finlandia.

Orden 2. Rincobdélidos (Rhynchobdellida). Una probóscide protráctil; sin mandíbulas; sangre incolora; *Branchellion,* con branquias, marino, en las rayas y lijas; *Piscicola,* en los peces óseos; *Placobdella,* abundante en las tortugas y en las aguas dulces; *Glossiphonia,* en las aguas dulces y en los moluscos.

Orden 3. Gnatobdélidos (Gnathobdellida). Sin probóscide; generalmente 3 mandíbulas quitinosas; sangre roja; comprende la mayor parte de las sanguijuelas. *Hirudo medicinalis,* la sanguijuela medicinal europea, introducida en el este de los Estados Unidos; *Haemopis marmorata,* sanguijuela del caballo, en el barro, ordinariamente se alimenta de invertebrados; *Macrobdella decora,* alcanza 300 milímetros de longitud, en las aguas dulces del norte de los Estados Unidos ataca al hombre, ganado vacuno, ranas y peces, come invertebrados; *Herpobdella*; *Haemadipsa,* sanguijuela terrestre tropical del sudeste de Asia hasta Tasmania.

Orden 4. Faringobdélidos (Pharyngobdellida). No hay probóscide protráctil; 1 o 2 estiletes pero sin mandíbulas; sangre roja. *Erpobdella.*

Bibliografía

Brinkhurst, R. O., y B. G. Jamieson. 1972. Aquatic Oligochaeta of the world. Toronto, University of Toronto Press. 860 pp., ilus.

Clark, R. B. 1969. Systematics and phylogeny. Annelida, Echiura and Sipuncula. En M. Florkin y B. T. Scheer (dirs.), Chemical zoology, vol. 4, pp. 1-68. Nueva York, Academic Press, Inc.

Dales, R. P. 1963. Annelids. Londres. Hutchinson & Co., Ltd. 200 pp., 19 figs. *Descripción general, moderna y concentrada.*

Darwin, C. 1881. The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits. Londres, John Murray. VI + 326 pp., 13 figs.

Day, J. H. 1967. The Polychaeta of southern Africa. Londres, The British Museum, parte 1, Errantia, XXIX + 458 pp., ilus. parte 2, Sedentaria, XVII + 421 pp., ilus.

Edmondson, W. T. (dir.). 1959. Ward and Whipple, Fresh-water biology, 2.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. Oligochaeta por C. J. Goodnight, cap. 21, pp. 522-537, 16 figs.; Polychaeta por Olga Hartman, cap. 22, pp. 538-541, 4 figs.; Hirudinea por J. P. Moore, cap. 23, pp. 542-557, 13 figs.

Grassé, P.-P. (dir.). 1959. Traité de zoologie. Vol. 5. 784 pp., 574 figs. París, Masson et Cie. Polychètes por P. Fauvel, pp. 13-196, figs. 4-163, 2 láms. color; Archiannélides por P. de Beauchamp, pp. 197-223, figs. 164-191; Oligochètes por M. Avel, pp. 224-470, figs. 192-318; Hirudinées por H. Harant y P.-P. Grassé. pp. 471-593, figs. 319-427, 1 lám. color.

Hartman, O. 1968. Atlas of the errantiate polychaetous annelids from California. 828 pp., ilus. 1969. Atlas of the sedentariate polychaete annelids from California. 812 pp., ilus. Los Ángeles, Allan Hancock Foundation.

Laverack, M. S. 1963. The physiology of earthworms. Nueva York, The Macmillan Co. IX + 206 páginas, 58 figuras.

Mann, K. H. 1962. Leeches (Hirudinea), their structure, physiology, ecology and embryology. Nueva York, Pergamon Press. VII + 201 pp., 2 láms. (1 col.), 90 + 23 figs. Serie internacional de monografías sobre biología pura y aplicada, vol. 11.

Michaelsen, W. 1900. Oligochaeta. *En* Das Tierreich. Berlín, Friedlander & Sohn. 10. Lieferung. XXIV + 575 pp., 13 figs.

Pennak, R. W. 1953. Fresh-water invertebrates of the United States. Nueva York, The Ronald Press Co. IX + 769 pp., 470 figs.

Stephenson, J. 1930. The Oligochaeta. Oxford, Clarendon Press. XV + 978 pp., 242 figs.

23

Tipo A
Quelic

El tipo ARTRÓ
pous, pie) cont
conocidos, más
ellas poseen un
prende los cang
táceos (clase C
SECTOS), las ar
mas afines (cla
QUILÓPODOS),
otras formas
Desde el punt
tipos más imp
pecies o de indi
tanto en los
terrestres y por
circula por est
de los artrópo
teriormente en
articulados y e
ción para serv
23-1). Toda su
un exoesquelet
ojos y otros ó
mente grandes
que pueden res
Es el único gr

Bibliografía

1972. Aquatic
University of

ylogeny. Anne-
Florkin y B. T.
ol. 4, pp. 1-68.

Hutchinson &
n general, mo-

getable mould
bservations on
VI + 326 pp.,

outhern Africa.
te 1, Errantia,
entaria, XVII +

and Whipple,
ork, John Wiley
Goodnight, cap.
por Olga Hart-
Hirudinea por J.
igs.
oologie. Vol. 5.
Cie. Polychètes
2 láms. color;
ıp, pp. 197-223,
vel, pp. 224-470,
Harant y P.-P.
1 lám. color.
itiate polychae-
pp., ilus. 1969.
annelids from
les, Allan Han-

of earthworms.
+ 206 páginas,

a), their struc-
ryology. Nueva
op., 2 láms. (1
onal de mono-
da, vol. 11.
Das Tierreich.
ferung. XXIV +

tebrates of the
nald Press Co.

a. Oxford, Cla-
gs.

23

Tipo Artrópodos: Rasgos generales, Quelicerados y grupos menores

El tipo ARTRÓPODOS (Gr. *arthros*, articulación + *pous*, pie) contiene la mayor parte de los animales conocidos, más de 900 000 especies, y muchas de ellas poseen un número enorme de individuos. Comprende los cangrejos, gambas, percebes y otros crustáceos (clase CRUSTÁCEOS), los insectos (clase INSECTOS), las arañas, escorpiones, garrapatas y formas afines (clase ARÁCNIDOS), los ciempiés (clase QUILÓPODOS), los milpiés (clase DIPLÓPODOS) y otras formas menos conocidas y formas fósiles. Desde el punto de vista ecológico es uno de los tipos más importantes porque, por número de especies o de individuos (o por ambas cosas), domina tanto en los ecosistemas acuáticos como en los terrestres y porque la mayor parte de la energía que circula por estos sistemas pasa a través del cuerpo de los artrópodos. El cuerpo está segmentado exteriormente en distinto grado, los apéndices son articulados y están diferenciados en forma y función para servir a diversos fines (fig. 23-1; tabla 23-1). Toda su superficie externa está cubierta por un exoesqueleto quitinoso. El sistema nervioso, los ojos y otros órganos de los sentidos son relativamente grandes y están bien desarrollados, por lo que pueden responder rápidamente a los estímulos. Es el único gran tipo de invertebrados que posee numerosos miembros adaptados para vivir en todas las áreas de la tierra, y los insectos son los únicos invertebrados que tienen capacidad para volar.

Los artrópodos se hallan a alturas superiores a los 6000 m en las montañas, y a profundidades de más de 9750 m en el mar. Las distintas especies están adaptadas a la vida aérea, terrestre, en el suelo, en el agua dulce, salobre o salada. Otros son parásitos de plantas o de animales. Algunos son gregarios, y varias clases de insectos sociales han desarrollado organizaciones sociales con división del trabajo entre sus miembros, que se dividen en distintas castas. Muchos artrópodos tienen importancia económica. El hombre come las grandes langostas, cangrejos y gambas, los pequeños crustáceos son los principales herbívoros del mar y constituyen la base de la mayoría de las redes de alimentación; y muchos vertebrados terrestres comen arañas e insectos. Si bien hay muchos insectos beneficiosos para el hombre, otros son sus máximos competidores, se comen sus cosechas, los alimentos almacenados y las ropas. Algunos insectos y garrapatas dañan y transmiten enfermedades al hombre, a sus animales domésticos y a sus plantas cultivadas.

23-1 Características

1 Simetría bilateral; tres capas germinativas; cuerpo generalmente segmentado y articulado exteriormente; cabeza, tórax y abdomen variablemente diferenciados o fusionados (los somitos de la cabeza están siempre fusionados).

2 Un par de apéndices por somito o menos, cada uno de ellos con pocos o muchos artejos articulados y con varias grupos de músculos antagónicos; de formas distintas, a veces reducidos en número o en alguna de sus partes, raramente ausentes.

3 Exoesqueleto endurecido, quitinoso, secretado por la epidermis y sufriendo mudas periódicas.

4 Músculos estriados, a menudo complejos, de ordinario capaces de acción rápida.

5 Tubo digestivo completo; piezas bucales constituidas por maxilas laterales, adaptadas a la masticación o a la succión; ano terminal.

6 Sistema circulatorio abierto (lagunar); corazón dorsal, que distribuye la sangre por arterias que van a los órganos y tejidos, de donde vuelve al corazón a través de los espacios del cuerpo (hemocele); celoma reducido.

7 Respiración por branquias, tráqueas (conductos aéreos), sacos pulmonares o la superficie del cuerpo.

8 Excreción por las glándulas coxales o verdes, o por dos numerosos tubos de Malpighi que comunican con el tubo digestivo.

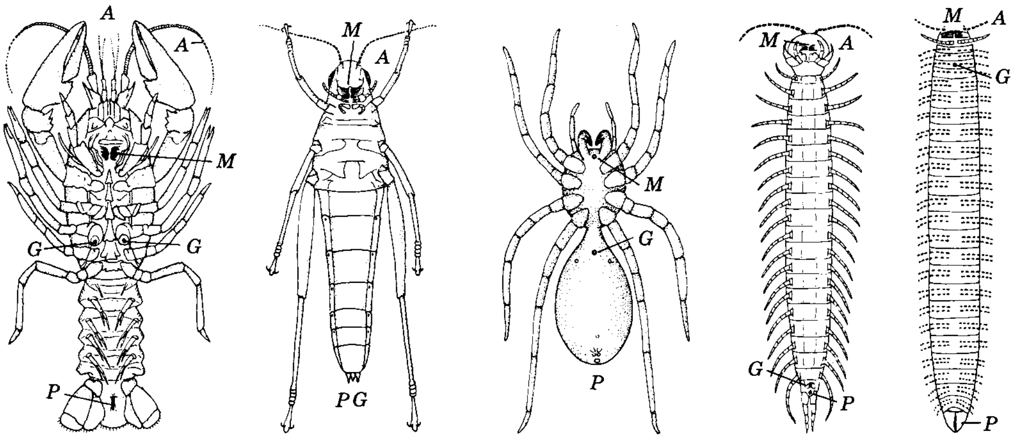
9 Sistema nervioso con ganglios dorsales pares encima de la boca, y conectivos que se dirigen a un par de cordones nerviosos ventrales, con un ganglio en cada somito o ganglios concentrados; los órganos de los sentidos constituidos por antenas y pelos sensitivos (táctiles y quimiorreceptores), ojos simples y compuestos, órganos auditivos (INSECTOS) y estatocistos (CRUSTÁCEOS).

10 Sexos de ordinario separados, a menudo los machos distintos de las hembras; la fecundación casi siempre interna; huevos con mucho vitelo, dentro de cáscaras; ovíparos u ovovivíparos, segmentación de ordinario superficial; usualmente con una o varias fases larvarias y metamorfosis graduales o bruscas; en algunos crustáceos e insectos hay partenogénesis.

23-2 Filogenia y relaciones

Los artrópodos se encuentran en la cumbre de la línea evolutiva de los protostomas y dominan en los sistemas ecológicos actuales. Además, el registro fósil del grupo es extenso y se remonta al Cámbrico. Desgraciadamente este registro fósil carece de las formas que podrían unir o relacionar los diferentes grupos de artrópodos; por ello ha habido desacuerdos entre los zoólogos referentes a ciertos aspectos sobre el origen y la evolución del tipo.

La mayoría de los zoólogos coinciden en que los



Cangrejo de río
CRUSTÁCEOS

Saltamontes
INSECTOS

Araña
ARÁCNIDOS

Ciempiés
QUILÓPODOS

Milpiés
DIPLÓPODOS

Fig. 23-1 Tipo ARTRÓPODOS. Ejemplos de los seis grupos principales vistos ventralmente, mostrando las divisiones del cuerpo, los somitos, los apéndices con sus divisiones y las aberturas del cuerpo. *An*, antenas; *B*, boca; *A*, ano; *G*, abertura genital (una o dos).

TABLA 23-1
TIPO ARTRÓPC

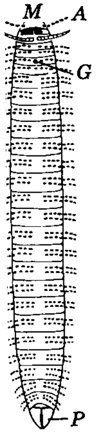
Divisiones
del cuerpo
Apéndices pare
Antenas
Piezas bucale
Patas
Respiran por
Aberturas sexu
Desarrollo
Hábitat princip

artrópodos s
po primitivo
forma ances
pos. Los AR
parten una
origen comú
mentación p
cipio, tenían
mento; y el
un cerebro c
ganglios. Oı
producida p
lar, que va
rior, y la cc
en la cabez
entre los an
tintos rasgo
al cuerpo d
dráulicamen
movido por
se encuentra
lidos, comp

dorsales pares
que se dirigen
ventrales, con
ınglios concen-
ıos constituidos
(táctiles y qui-
compuestos, ór-
ıtocistos (CRUS-

a menudo los
ıs; la fecunda-
vos con mucho
aros u ovoviví-
rio superficial;
ases larvarias y
;as; en algunos
nogénesis.

a cumbre de la
; y dominan en
.demás, el regis-
remonta al Cám-
stro fósil carece
o relacionar los
por ello ha habi-
referentes a cier-
olución del tipo.
ciden en que los



Milpiés
'LÓPODOS

nostran-
ıras del

TABLA 23-1

TIPO ARTRÓPODOS. CARACTERES GENERALES DE LOS GRUPOS PRINCIPALES

	CRUSTÁCEOS **Crustáceos, etc.**	**INSECTOS** **Insectos**	**ARÁCNIDOS** **Arañas, etc.**	**QUILÓPODOS** **Ciempiés**	**DIPLÓPODOS** **Milpiés**
Divisiones del cuerpo	De ordinario cefalotórax y abdomen	Cabeza, tórax y abdomen	Cefalotórax y abdomen	Cabeza y cuerpo largo	Cabeza, tórax corto, abdomen largo
Apéndices pares:					
Antenas	2 pares	1 par	Ninguna	1 par	1 par
Piezas bucales	Mandíbulas 2 pares de maxilas Maxilípedos	Mandíbulas 1 par de maxilas Labio	Quelíceros Pedipalpos	Mandíbulas 2 pares de maxilas	Mandíbulas 1 par de maxilas
Patas	1 par por somito o menos	3 pares en el tórax (+ alas)	4 pares en el cefalotórax	1 por somito	2 (o 1) pares por somito
Respiran por	Branquias o por la superficie del cuerpo	Tráqueas	Sacos pulmonares o tráqueas	Tráqueas	Tráqueas
Aberturas sexuales	2, parte posterior del tórax	1, al final del abdomen	1, en el segundo somito abdominal	1, al final del abdomen	1, en el tercer somito detrás de la cabeza
Desarrollo	De ordinario fases larvarias	De ordinario fases larvarias	Directo, excepto garrapatas y ácaros	Directo	Directo
Hábitat principal	Agua dulce o salada, pocos terrestres	Principalmente terrestres	Principalmente terrestres	Todos terrestres	Todos terrestres

artrópodos surgieron probablemente de algún grupo primitivo de poliquetos o al menos de alguna forma ancestral segmentada común a ambos grupos. Los ARTRÓPODOS y los ANÉLIDOS todavía comparten una serie de características que reflejan su origen común. Son los dos únicos tipos con segmentación patente; ambos grupos, al menos al principio, tenían también apéndices pares en cada segmento; y el sistema nervioso es similar, provisto de un cerebro dorsal y un cordón nervioso ventral con ganglios. Otros rasgos semejantes son la cutícula, producida por la epidermis, el tubo digestivo tubular, que va desde la boca, anterior, al ano, posterior, y la concentración de los órganos sensoriales en la cabeza. Las principales diferencias existentes entre los anélidos y los artrópodos reflejan los distintos rasgos estructurales y fisiológicos asociados al cuerpo del anélido, blando y que se mueve hidráulicamente, y el cuerpo del artrópodo, duro y movido por palancas. Los principales rasgos que se encuentran en los artrópodos, pero no en los anélidos, comprenden 1) la gran reducción del celoma, 2) la presencia de un esqueleto duro e inflexible, 3) un sistema circulatorio abierto y lagunar, 4) la ausencia de cilios en todos los sistemas de órganos, 5) apéndices articulados y 6) ojos compuestos.

El tipo ONICÓFOROS (párr. 20-34) muestra una mezcla de rasgos de anélidos y artrópodos. Tiene nefridios segmentarios, cuerpo blando, apéndices unirrámeos como un poliqueto, pero carece de septos internos y tiene antenas y mandíbulas como un artrópodo. Sin embargo, con esta única excepción, ninguna forma viviente o fósil presenta relaciones entre los dos grupos o, en el caso de los artrópodos, incluso entre las principales divisiones del tipo.

Tradicionalmente se distinguen tres subtipos principales: QUELICERADOS, †TRILOBITES y MANDIBULADOS. Antes se suponía que se trataba de agrupamientos naturales y se creía que todo el tipo tenía un origen monofilético. En este esquema, los †TRILOBITES eran los más primitivos, seguidos por los QUELICERADOS, siendo los MANDIBULADOS los que presentaban una mayor evolución. Últimamente algunos zoólogos han cambiado este concepto, porque hay pocas pruebas que relacionen estos tres grupos principales, incluso en el registro fósil, y las diferencias son mayores entre los dos grupos dominantes de MANDIBULADOS, esto es, los CRUSTÁCEOS y los INSECTOS. Esto ha hecho que algunos zoólogos hayan propuesto para los ARTRÓPODOS un origen polifilético en vez de monofilético. En este esquema, los trilobites y los quelicerados forman un grupo filético natural, el otro lo forman los CRUSTÁCEOS y el tercero, los INSECTOS y dos pequeñas clases, los DIPLÓPODOS y los QUILÓPODOS (tabla 23-1). Esta disposición resuelve particularmente la gran disparidad existente entre los dos grupos de mandibulados. Aunque se conserven los tres subtipos por conveniencia, nuestro tratamiento de la biología de los ARTRÓPODOS seguirá la subdivisión polifilética, porque es la que proporciona una disposición más natural y la que combina formas con estructura y fisiología semejantes. La ordenación de los grupos es también principalmente una cuestión de conveniencia, aunque los trilobites y los crustáceos son probablemente los más antiguos. Los trilobites debieron de originarse en el Precámbrico ya que fósiles abundantes y diversos aparecen en rocas del Cámbrico.

23-3 Rasgos generales

El rasgo dominante de los artrópodos, y el responsable principal de los caracteres estructurales y fisiológicos del grupo y de su éxito, es la presencia de un exoesqueleto quitinoso duro. En contraste con la delgada cutícula flexible de los anélidos, los artrópodos poseen una cutícula gruesa formada por numerosas capas, que proporcionan rigidez al cuerpo. La cutícula consta de una capa externa de proteínas y ceras casi impermeable denominada **epicutícula** y de una capa (o capas) interna denominada colectivamente **procutícula,** compuesta por capas de quitina, un azúcar nitrogenado, y que contiene a menudo pigmentos y carbonato cálcico. La cutícula no es celular y es secretada por la epidermis subyacente. La cutícula puede variar de grosor en las diferentes especies o en las distintas regiones del cuerpo de una misma especie. Para permitir el movimiento, la cutícula es fina y flexible entre las articulaciones de las extremidades y entre partes del cuerpo tales como los segmentos adyacentes. En todo el cuerpo, la cutícula está provista de diversas quetas sensoriales que conectan con las células subyacentes y permiten, de este modo, que el animal obtenga información. La cutícula a menudo posee poros que desembocan en las células glándulares subyacentes y que hacen posible el paso de las secreciones al exterior.

Por su rigidez y su impermeabilidad virtual a los gases y líquidos, la cutícula sirve como medio de soporte y de protección y limita el intercambio de gases, nutrientes y líquidos. Es esta impermeabilidad de la cutícula la que ha contribuido en gran manera al éxito de los artrópodos en tierra, ya que la cutícula ha impedido la pérdida de agua, uno de los principales problemas para los animales en los medios terrestres.

Otra ventaja del exoesqueleto rígido radica en la locomoción. La presencia de una serie de unidades esqueléticas rígidas en cada extremidad unidas por membranas articuladoras flexibles ha hecho posible una locomoción muy eficiente. Mientras que el movimiento del anélido depende de los músculos de la pared del cuerpo, que actúan indirectamente a través del líquido celómico, los artrópodos se desplazan utilizando los músculos directamente para mover las unidades esqueléticas y rígidas adyacentes. El exoesqueleto proporciona una base sólida para la inserción de los músculos. Los músculos se insertan, a través de una membrana articuladora, a dos piezas rígidas o del cuerpo o de las extremidades en pares antagónicos (extensor y flexor). La contracción del músculo flexor mueve la unidad distal de la extremidad hacia dentro, y la contracción del extensor mueve la extremidad hacia fuera. La contracción de estos músculos que actúan a través de muchas inserciones semejantes de las extremidades produce un movimiento muy preciso y exacto cuando está coordinado por el sistema nervioso, que está mucho más desarrollado. La locomoción es, por tanto, muy semejante a la de los vertebrados por el hecho de que un grupo de músculos mueve las extremidades a través de articulaciones y se diferencia porque, en este caso, las piezas rígidas del esqueleto son externas y no internas (fig. 23-1). Este sistema de locomoción es apropiado para el agua y la tierra porque las piezas rígidas del esqueleto le sirven también al cuerpo de sostén; éste es otro motivo del éxito de los artrópodos en la tierra.

Al ser el exoesqueleto inerte e inflexible y cubrir todo el cuerpo, se presenta el grave problema de que no permite el crecimiento. Para el artrópodo crezca, el viejo esqueleto debe desprenderse a ciertos intervalos y ser reemplazado por otro más grande y nuevo. El proceso de desprendimiento del

viejo exoesquel
cibe el nombre
epidermis sub
vieja cutícula
digieren parcia
interna, sin af
nes nerviosas.
permanece bla
largo de cierta
tras la nueva
el artrópodo s
Después del e
el animal reen
vivo.

Todo el pro
el sistema en
hormonas prin
clo, y otra hor

En compara
se caracterizan
Las únicas m
vidades de las
reducción del
loma puede e
la típica locon
moluscos, los
líquido son l
asociados con
racterístico. E
halla no en el
célico del lad
aberturas per
sea bombeada
mejante a la
respiratorios,

La mayoría
grado de conc
vioso central.
rición de ór
incluidos ojos
sitivos. Junto
trópodos han
comportamien

Los artróp
formas terrest
ro las especie
ción interna
podos poseen
vitelo, que i
holoblástica
de ello, tien
especial que

viejo exoesqueleto y la formación de uno nuevo recibe el nombre de **muda** o **ecdisis.** En la muda, la epidermis subyacente se desprende primero de la vieja cutícula y secreta a continuación enzimas que digieren parcialmente parte de la vieja procutícula interna, sin afectar a los músculos ni a las conexiones nerviosas. Se forma una nueva cutícula que permanece blanda. El viejo esqueleto se parte a lo largo de ciertas líneas y el animal sale de él. Mientras la nueva cutícula es aún blanda y extensible, el artrópodo se dilata hinchándose de agua o aire. Después del endurecimiento de la nueva cutícula el animal reemplaza el aire o el agua por tejido vivo.

Todo el proceso de la muda está controlado por el sistema endocrino, Al menos intervienen dos hormonas principales, la **ecdisona,** que inicia el ciclo, y otra hormona que inhibe la muda (pár. 8-2).

En comparación con los anélidos, los artrópodos se caracterizan por tener un celoma muy reducido. Las únicas manifestaciones del celoma son las cavidades de las gónadas y los órganos excretores. La reducción del tamaño y de la importancia del celoma puede estar relacionada con el abandono de la típica locomoción de los anélidos. Como en los moluscos, los únicos espacios corporales llenos de líquido son los hemoceles o espacios sanguíneos asociados con el sistema circulatorio abierto característico. El corazón es un tubo alargado que se halla no en el pericardio, sino en un espacio hemocélico del lado dorsal del cuerpo. Sus numerosas aberturas permiten que la sangre penetre en él y sea bombeada a otros hemoceles. La sangre es semejante a la de los anélidos, con los pigmentos respiratorios, si existen, disueltos en el plasma.

La mayoría de los artrópodos presentan un alto grado de concentración y desarrollo del sistema nervioso central. Relacionado con esto, está la aparición de órganos sensoriales bien desarrollados, incluidos ojos grandes, antenas, cerdas y pelos sensitivos. Junto con el tamaño del cerebro, los artrópodos han desarrollado modelos complejos de comportamiento, incluida la organización social.

Los artrópodos suelen ser animales dioicos. Las formas terrestres presentan fecundación interna, pero las especies acuáticas pueden presentar fecundación interna o externa. Los huevos de los artrópodos poseen normalmente una gran cantidad de vitelo, que impide la segmentación determinante holoblástica típica de los protostomas. En lugar de ello, tiene lugar una segmentación superficial especial que da como resultado que las células vitelinas internas, no desarrolladas, queden rodeadas por las capas de tejido en desarrollo. El desarrollo es, por tanto, más semejante al observado en las aves (pár. 10-17, fig. 25-11). La mayoría de los artrópodos tienen una fase larvaria y alcanzan la fase adulta a través de metamorfosis.

23-4 Tamaño

Debido al peso limitante del exoesqueleto, no existen artrópodos de gran tamaño. Algunos euriptéridos fósiles alcanzaban casi 3 m de longitud y un cangrejo japonés viviente *(Macrocheira kaempferi)* llega a los 3,5 m, con sus largas patas. Se han citado langostas del Atlántico de hasta 60 cm de longitud (unos 15 kg de peso), y un isópodo viviente *(Bathynomus giganteus)* alcanza 35 cm. Ningún insecto viviente sobrepasa los 28 cm de longitud o envergadura. Los menores crustáceos, insectos y ácaros tienen menos de 1 mm.

23-5 Clasificación

Debido a la gran cantidad existente de artrópodos, será útil esbozar inicialmente las mayores subdivisiones taxonómicas, de modo que se pueda tener una armazón en la que situar las diversas formas. El tipo está dividido en tres subtipos principales: †TRILOBITES, QUELICERADOS y MANDIBULADOS. Los trilobites se extinguieron y probablemente representaban a los artrópodos más primitivos. Carecían de apéndices cefálicos especializados. Los quelicerados se diferencian de los mandibulados por dos rasgos fundamentales: los quelicerados carecen de antenas, y sus primeros apéndices, en el extremo anterior, son quelíceros semejantes a pinzas. En los mandibulados los primeros apéndices del extremo anterior son antenas. Los QUELICERADOS comprenden dos clases pequeñas de organismos marinos, los PICNOGÓNIDOS y los MEROSTOMAS, pero la clase ARÁCNIDOS (arañas, garrapatas y ácaros) constituye la mayor parte de los quelicerados vivientes. Los MANDIBULADOS constituyen el mayor subtipo y en él dominan dos clases: CRUSTÁCEOS e INSECTOS. Los CRUSTÁCEOS se distinguen de los INSECTOS por sus dos pares de antenas en la cabeza; los insectos sólo poseen un par. La clase QUILÓPODOS se caracteriza por tener un par de patas por segmento, mientras que los DIPLÓPODOS tienen dos pares por segmento. Las clases PAURÓPODOS y SÍNFILOS están formadas por pequeños artrópodos terrestres de afinidades variables. Al final de este capítulo se da una clasificación mucho más detallada.

Subtipo †Trilobites

23-6 Estructura

Los trilobites son los artrópodos más primitivos y por tanto un taxón apropiado para comenzar la descripción del tipo. Estos primitivos artrópodos marinos, muy abundantes durante el Paleozoico, tenían el cuerpo trilobulado y dividido por dos surcos longitudinales. Estaban cubiertos por una concha dura y segmentada que podía arrollarse. Sobre la cabeza, definida y formada por cuatro segmentos fusionados, habían un par de anténulas (antenas) delgadas, cuatro pares de apéndices birrámeos y a menudo un par de ojos compuestos. El tórax constaba de 2-29 somitos cortos y separados, y los somitos abdominales estaban fusionados formando una placa caudal o pigidio. Todos los somitos, a excepción del último, poseían extremidades birrámeas semejantes que constaban de una extremidad interna andadora y otra externa provista de filamentos que podían haber sido respiratorios. El registro fósil de estos animales es tan bueno que se conocen también una serie de fases del desarrollo. Tenían tres períodos larvarios. La larva eclosionaba en forma de pronauplius (protaspis) e iba adquiriendo somitos tras las mudas sucesivas. Después de varias mudas alcanzaba la fase de merapsis, en la que las regiones del cuerpo eran muy diferenciadas. Finalmente emergía una larva holaspis muy semejante al adulto. Los detalles de la estructura y el desarrollo se han obtenido de ejemplares enteros y seccionados, en especial de †*Triarthrus becki,* del esquisto ordoviciense situado cerca de Rome, N. Y. (figs. 13-10 y 23-2).

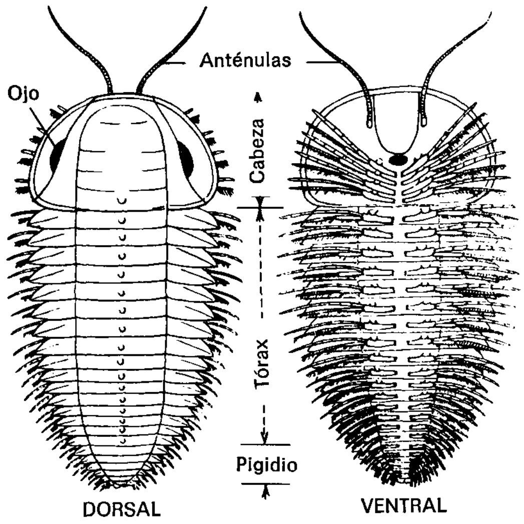


Fig. 23-2 Subtipo † TRILOBITES. *A.* Un trilobite *(† Triarthrus becki)* del Ordoviciense. *(Según Beecher.)*

Los trilobites estaban diferenciados en el Precámbrico, alcanzaron su auge en el Cámbrico y en el Ordoviciense y se extinguieron en el Carbonífero, excepto un género que alcanzó el Pérmico. Se han descrito más de 4000 especies. Los adultos tenían normalmente de 50 a 75 mm de longitud, pero especies diferentes tenían de 10 a 675 mm de longitud. Evidentemente, muchos excavavan en la arena y en el fango del fondo de los antiguos mares; las larvas y algunos adultos nadarían probablemente. Algunas especies eran locales y otras cosmopolitas.

Subtipo Quelicerados
(arañas y formas afines)

Los Quelicerados (Gr. *chele,* pinza + *keros,* cuerno) constituyen un variado grupo que comprende las arañas, ácaros, garrapatas, opiliones, escorpiones, pedipalpos, pseudoescorpiones, cacerolas de las Molucas y otras formas (figs. 23-3 y 23-4). Los miembros de este grupo difieren en la forma del cuerpo y la naturaleza de sus apéndices. Son animales terrestres de vida libre y de pequeño tamaño, y en general, abundan más en las regiones cálidas y secas que en otros lugares. Muchos poseen glándulas y «garras» venenosas mediante las cuales matan insectos y otros pequeños animales de cuyos líquidos y tejidos blandos se alimentan. Las arañas y algunos otros arácnidos poseen también otras glándulas especiales que secretan finos filamentos de seda. Ésta la emplean para construir nidos, cobijos y cápsulas para los huevos o para otros fines.

Debido a su peculiar aspecto, algunos miembros de este subtipo son temidos por muchas personas, aunque en su gran mayoría son completamente inofensivos. Las arañas y algunos otros son en realidad beneficiosos para el hombre debido a que se alimentan de varias clases de insectos. No obstante, unas pocas arañas y escorpiones poseen aguijones que pueden producir una grave enfermedad en el

---

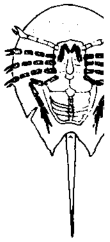
Fig. 2
cala.
siella
Orden
flagel
escor

hombre e inclu
judican a las pl
tas son parásit
produciendo en
Varias clases d
termediarios de
determinadas e

23-7 Caracterí

1 Cuerpo usual
(prosoma) y
(excepto los

[1] Véase Artró
Cacerola
las Moluc



Xifosuro

Fig. 2
cala),
zos),
articu

rotaspis) e iba
sucesivas. Des-
'ase de merap-
) eran muy di-
a larva holas-
detalles de la
obtenido de
en especial de
iciense situado
23-2).
los en el Pre-
Cámbrico y en
1 el Carbonífe-
el Pérmico. Se-
Los adultos te-
n de longitud,
) a 675 mm de
xcavavan en la
s antiguos ma-
adarían proba-
les y otras cos-

**Quelicerados
ormas afines)**

a + *keros*, cuer-
que comprende
iones, escorpio-
;, cacerolas de
3-3 y 23-4). Los
n la forma del
ndices. Son ani-
equeño tamaño,
regiones cálidas
os poseen glán-
ante las cuales
nimales de cu-
alimentan. Las
poseen también
retan finos fila-
para construir
huevos o para

gunos miembros
uchas personas,
completamente
tros son en rea-
debido a que se
os. No obstante,
oseen aguijones
fermedad en el

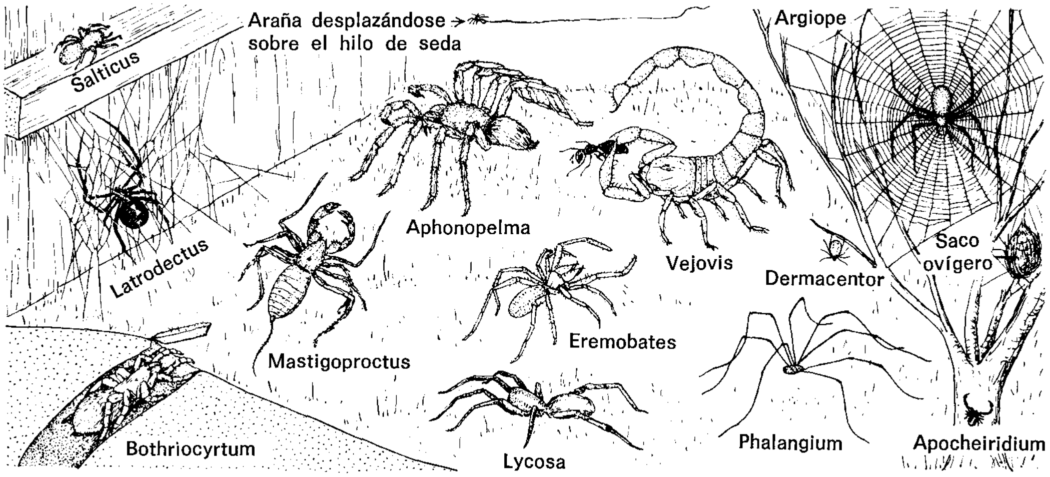

Araña desplazándose sobre el hilo de seda
Salticus
Argiope
Aphonopelma
Latrodectus
Vejovis
Saco ovígero
Dermacentor
Eremobates
Mastigoproctus
Bothriocyrtum
Lycosa
Phalangium
Apocheiridium

Fig. 23-3 Clase ARÁCNIDOS. Algunos miembros comunes en sus hábitats característicos; no a escala. Orden ARAÑAS: *Salticus*, araña saltadora; *Latrodectus*, la viuda negra; *Bothriocyrtum*; *Dugesiella (Aphonopelma)*, tarántula americana; *Lycosa*, araña-lobo; *Argiope*, con cápsula ovígera. Orden ESCORPIÓNIDOS: *Vejovis*, escorpión. Orden PEDIPALPOS: *Mastigoproctus*, escorpión con flagelo. Orden SOLPÚGIDOS: *Eremobates*. Orden PSEUDOESCORPIÓNIDOS: *Apocheiridium*, falso escorpión. Orden FALÁNGIDOS: *Phalangium*, opilión. Orden ACARINOS: *Dermacentor*, garrapata.

hombre e incluso la muerte. Algunos ácaros perjudican a las plantas, y otros ácaros y las garrapatas son parásitos del hombre y de los animales, produciendo enfermedades e incluso la muerte. Varias clases de garrapatas son los huéspedes intermediarios de protozoos y virus que producen determinadas enfermedades (tabla 23-1).

23-7 Características [1]

1 Cuerpo usualmente formado por un cefalotórax (prosoma) y un abdomen (copistoma) distintos (excepto los ACARINOS); típicamente con seis pares de apéndices articulados: quelíceros, pedipalpos y cuatro pares de patas, todos en el cefalotórax; sin antenas o mandíbulas.
2 Piezas bucales y tubo digestivo especialmente adaptados para chupar; algunos con glándulas venenosas.
3 Respiración por sacos pulmonares, tráqueas o sacos branquiales.
4 Excreción por tubos de Malpighi pares, por glándulas coxales o por ambos.
5 Sistema nervioso con ganglios dorsales (cerebro) y cordón nervioso ventral formado por ganglios pares o concentrado anteriormente; ojos de ordinario simples y pares; pelos o cerdas táctiles en el cuerpo.

---

[1] Véase ARTRÓPODOS, tabla 23-1.

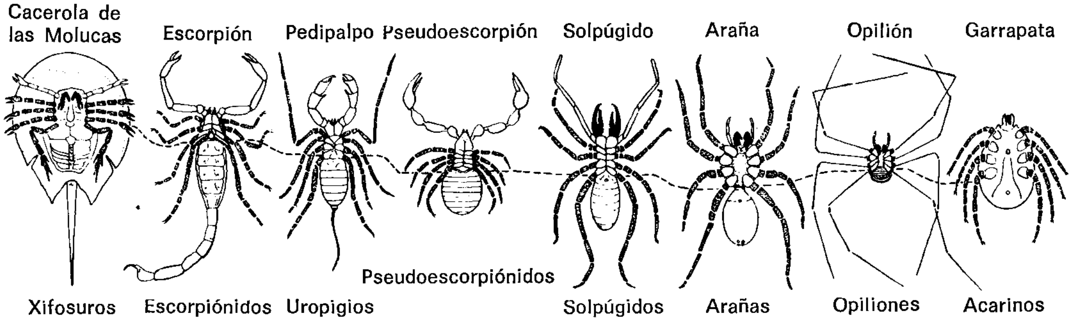

Cacerola de las Molucas
Escorpión
Pedipalpo
Pseudoescorpión
Solpúgido
Araña
Opilión
Garrapata
Pseudoescorpiónidos
Xifosuros
Escorpiónidos
Uropigios
Solpúgidos
Arañas
Opiliones
Acarinos

Fig. 23-4 Subtipo QUELICERADOS. Representantes de los ocho grupos vistos ventralmente (no a escala), mostrando la forma general, la división entre el cefalotórax y el abdomen (línea de trazos), los quelíceros (negros), los pedipalpos (línea de contorno) y las patas (punteadas), con sus articulaciones. (Compárese con la figura 23-1.)

6 Generalmente los sexos separados; una (o dos) aberturas sexuales hacia adelante del abdomen; fecundación de ordinario interna; en su mayor parte ovíparos; desarrollo directo o con fases larvarias.
7 Generalmente terrestres y solitarios; de vida libre y depredadores, o parásitos.

Los QUELICERADOS son de antiguo origen, ya que algunas formas ancestrales se desarrollaron en el Cámbrico. La falta de antenas y de mandíbulas son caracteres distintivos. Los TRILOBITES del Paleozoico diferían por tener los apéndices birrámeos y un par de antenas. Entre los MANDIBULADOS, los CRUSTÁCEOS tienen apéndices birrámeos y generalmente dos pares de antenas, los INSECTOS tienen alas (faltan en algunos) y tres pares de patas, y las clases restantes son alargadas, con un par o dos de patas articuladas en cada segmento. Ningún otro pequeño grupo de artrópodos puede confundirse con los QUELICERADOS.

23-8 Tamaño

Las cacerolas de las Molucas *(Limulus)* alcanzan hasta 500 milímetros de longitud. La mayoría de las arañas tienen menos de 25 milímetros de longitud, constituyendo los extremos *Microlinypheus,* que tiene menos de 1 mm, y *Theraphosa leblondi,* que alcanza 90 mm de longitud. El menor escorpión *(Microbuthus pusillus)* tiene 13 mm de longitud, y el ciempiés mayor *(Scolopendra gigantea)* 312 mm. Los SOLPÚGIDOS están comprendidos entre 8 y 70 mm de longitud, siendo el mayor de ellos *Galeodes caspius.* Los menores ácaros tienen menos de 0,5 mm de longitud y la mayor garrapata *(Amblyomma)* solamente tiene 30 mm de longitud.

Clase Arácnidos (arañas y afines)

Los arácnidos (Gr. *arachne,* araña) comprenden las arañas, escorpiones, pseudoescorpiones, pedipalpos, solpúgidos, garrapatas, ácaros y unos pocos grupos no bien definidos. En general son terrestres, con dos pares de piezas bucales (quelíceros y pedipalpos) y cuatro pares de patas, en lo que difieren de las demás clases de quelicerados, MEROSTOMAS, EURIPTÉRIDOS y PICNOGÓNIDOS.

23-9 Rasgos generales y evolución

Los arácnidos son con mucho el grupo mayor de los quelicerados y también el más afortunado. Exceptuando a unos pocos, son animales terrestres, pero se cree que se desarrollaron a partir de formas acuáticas similares a los euriptéridos. El registro fósil comprende escorpiones acuáticos que se remontan al Silúrico. La transición a un modo de vida terrestre en los arácnidos es probable que tuviera lugar tempranamente en la historia geológica, y puede que haya sido uno de los primeros tipos en habitar la tierra seca. A consecuencia de esta transición a la vida terrestre, ocurrieron ciertos cambios en la anatomía y en la fisiología del grupo. Uno de estos cambios se encuentra en el sistema reproductor, en el que, para evitar la pérdida de agua, la fecundación de los óvulos es interna, y los huevos son depositados en galerías húmedas, conservados por la hembra (viviparidad) o protegidos por una cubierta externa. Del mismo modo, tampoco son posibles las formas larvarias que nadan libremente, y las fases larvarias tienen lugar en el huevo, para lo que se necesitan grandes cantidades de vitelo, o son parásitas de otros animales. Otras adaptaciones incluyen el desarrollo de un exoesqueleto más impermeable para reducir la pérdida de agua y la conversión de los sacos branquiales en sacos pulmonares o en un sistema traqueal.

El cuerpo de los arácnidos está formado por dos partes: un **cefalotórax** anterior o **prosoma** y un **abdomen** posterior u **opistoma.** Sólo el cefalotórax tiene apéndices (6 pares). El par más anterior son los **quelíceros,** semejantes a garras, empleados en la alimentación. El segundo par son los **pedipalpos,** que pueden presentar diversas modificaciones y tener diferentes usos. Los cuatro pares restantes son las patas andadoras. La mayor parte de los arácnidos son depredadores, se alimentan de otros artrópodos, a los que capturan y sujetan con los quelíceros y/o los pedipalpos. Muchos poseen glándulas de veneno asociadas con los quelíceros u otras partes del cuerpo, que son empleadas para inmovilizar a la presa mientras se secretan enzimas sobre ella a fin de que comience el proceso de la digestión y la reduzca a un líquido semidigerido. Los arácnidos carecen de mandíbulas e ingieren sólo substancia líquida o pequeñas partículas. El sistema digestivo está modificado para tratar el alimento líquido, y la digestión se completa internamente.

El principal desecho metabólico que se produce en los arácnidos es la guanina, eliminada a través de las glándulas coxales, que son unos sacos de paredes finas que comunican con las coxas de los apéndices, o de los tubos de Malpighi, que son unos tubos delgados que absorben el material de los hemoceles y lo descargan posteriormente en el intestino.

El sistema nervioso está concentrado, con un gran cerebro dorsal. Este gran cerebro está en correlación con los modelos de comportamiento, a menudo complejos, que se observan en los arácnidos, incluidos la construcción del nido y la tela, el comportamiento de cortejo y el cuidado de las crías. Los órganos de los sentidos comprenden los pelos sensoriales, los ojos y las hendiduras sensoriales. Los ojos de los arácnidos son ocelos simples que comprenden una córnea y una retina combinadas. Los ojos pueden ser directos, con las células sensibles a la luz frente a la fuente de luz, o indirectos, con las células sensoriales frente a la membrana de detrás del ojo. Los pelos sensoriales son abundantes y proporcionan al animal información sobre los objetos que lo rodean, la gravedad, el movimiento del aire, los caracteres de la superficie, etc. Las hendiduras tienen como función el detectar las vibraciones del sonido y la propriocepción.

La respiración de los arácnidos es mediante tráqueas, sacos pulmonares o una combinación de ambos. Los sacos pulmonares son más primitivos y consisten en una invaginación plegada de la pared abdominal que forma una serie de láminas separadas por fajas. El intercambio de gases tiene lugar a través de las láminas. Las tráqueas son semejantes a las de los insectos (pár. 25-8), como el sistema circulatorio.

Todos los arácnidos son dioicos, a menudo con dimorfismo sexual. Los espermatozoides están agrupados formando espermatóforos que son transferidos a la hembra después de un cortejo más o menos elaborado. En muchos arácnidos también se da el cuidado parental de las crías.

23-10 Orden araneidos, las arañas

Se conocen más de 30 000 especies de arañas. Viven en variados hábitats, desde el nivel del mar hasta las más altas montañas, desde la costa marina y los pantanos de agua dulce hasta los desiertos más secos, entre las rocas, sobre o debajo de terreno arenoso o de otra clase, en bosques, matorrales, hierbas, y junto a las casas. La descripción siguiente puede adaptarse a cualquier especie común.

23-11 Rasgos externos [1]

El cuerpo está formado por un **cefalotórax** diferenciado y un **abdomen,** ambos redondeados, insegmentados normalmente y unidos por una «cintura» delgada o **pedúnculo.** El cefalotórax suele poseer ocho **ojos** simples situados anteriormente, y en la superficie ventral hay seis pares de apéndices. Cada uno de los dos **quelíceros** tiene un segmento basal y una garra terminal, semejante a una uña, con un conducto, cerca del extremo, que comunica con una glándula venenosa situada dentro del cefalotórax. El par de **pedipalpos** son cortos, con seis artejos y semejantes a patas, con bases ensanchadas que forman las «maxilas» usadas para chafar y masticar el alimento; en los machos maduros el extremo se convierte en un recipiente especializado para la transferencia de los espermatozoides. Hay cuatro pares de **patas andadoras,** formadas cada una por siete artejos (coxa, trocánter, fémur, patela, tibia, metatarso y tarso), que terminan en dos o tres uñas dentadas; en algunas arañas el extremo está provisto de un cojinete de «pelos» (escópula) mediante el cual el animal puede adherirse a una pared o superficie semejante. Todas las partes externas están cubiertas por una cutícula provista de numerosas cerdas y pelos, algunos de naturaleza sensorial.

Las aberturas externas son las siguientes: 1) la pequeña **boca,** situada entre las maxilas; todas las demás son ventrales y están situadas en el abdomen, y son 2) la **abertura genital,** situada anteriormente en la línea ventral media y, en las hembras, cubierta por una placa (epigino); 3) las entradas, en forma de hendidura, a los dos o cuatro **sacos pulmonares** u órganos respiratorios, situados a cada lado del epigino; 4) un **espiráculo** delante del ano que comunica con una corta tráquea; 5) los dos o tres pares de **hileras,** obtusamente cónicas, a veces unidas, cada una con numerosos tubos finos por los cuales sale la seda para tejer y para otros objetos, secretada por glándulas situadas dentro del abdomen, y 6) el **ano,** terminal.

23-12 Estructura interna (fig. 23-5)

El **sistema digestivo** comprende: 1) la boca; 2) un esófago largo y estrecho que comunica con 3) un

---

[1] Los detalles estructurales pueden examinarse con minuciosidad en una araña viva encerrada dentro de una cápsula de Petri, examinándola con un microscopio binocular.

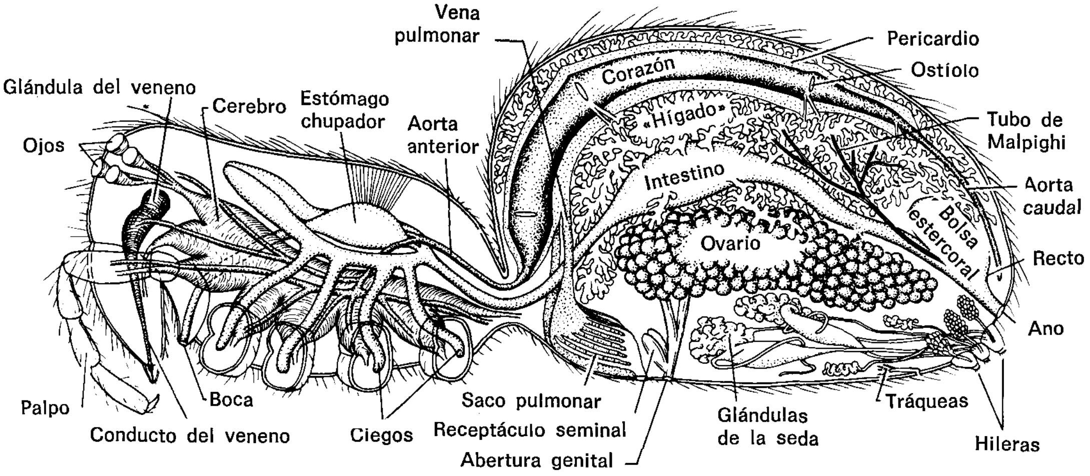


Fig. 23-5 Clase ARÁCNIDOS. Estructura de una araña vista con el lado izquierdo del cuerpo levantado. *(Modificado de Leuckart.)*

estómago chupador accionado por músculos que se extienden desde su superficie dorsal hasta el cefalotórax; 4) el estómago principal, en el cefalotórax, con cinco pares de ciegos, o bolsas, uno dorsal y uno hacia cada pata; 5) el intestino recto dentro del abdomen, en el cual desembocan conductos de 6) la glándula digestiva multirramificada («hígado») y que continúa por 7) el recto, donde desemboca 8) una ancha bolsa estercoral justamente delante del 9) ano.

El **sistema circulatorio** se parece algo al de los insectos; el corazón es un tubo alargado y estrecho, muscular y contráctil, situado dorsalmente en el abdomen, con tres pares de aberturas u ostíolos y rodeado por un pericardio tubular. Del corazón sale una aorta caudal hacia atrás, y una aorta anterior envía arterias pares al estómago, patas, ojos y glándulas del veneno. La sangre, que es incolora, contiene corpúsculos ameboides y hemocianina disuelta como pigmento respiratorio. El corazón impele la sangre a través de las aortas y hacia los senos que existen entre los tejidos; de aquí pasa a los sacos pulmonares para oxigenarse y vuelve por las «venas pulmonares» a la cavidad pericárdica, entrando de nuevo en el corazón por los ostíolos.

La **respiración** se verifica principalmente por los **sacos pulmonares,** peculiares de los arácnidos; cada uno consiste en quince a veinte láminas horizontales foliáceas que contienen finos vasos sanguíneos. El aire que entra por la hendidura externa del abdomen circula entre las láminas, donde tiene lugar el intercambio entre el O_2 y el CO_2. Las **tráqueas,** si existen, son parecidas a las de los insectos, pero sólo se hallan en el abdomen. La **excreción** la realizan los **tubos de Malpighi,** pares, que comunican posteriormente con el intestino, y un par o dos de **glándulas coxales** situadas en el suelo del cefalotórax, que descargan sus productos entre las patas. Estas glándulas se consideran homólogas de las glándulas verdes que se hallan en los crustáceos.

El **sistema nervioso** es concentrado y está formado por un ganglio bilobulado situado sobre el esófago, el cual comunica mediante dos gruesos conectivos con una gran masa ganglionar ventral, de donde irradian nervios a todos los órganos. En el abdomen de las arañas jóvenes existen ganglios pares, pero no en los adultos. Los **ojos** son simples, con un cristalino quitinoso, una capa epitelial, bastones ópticos y células retinianas; la visión es mejor en ciertas arañas que en otras. Los pedipalpos y muchos pelos externos son evidentemente sensibles al tacto. La respuesta al sonido no es segura, aunque algunas arañas disponen de mecanismos productores de sonido. El sentido del olfato parece bien desarrollado y es posible que resida en diminutos «órganos liriformes» situados sobre el cuerpo y apéndices.

Los sexos están separados y frecuentemente son desiguales en tamaño y en otros rasgos, y las hembras son mayores. Los **machos** tienen dos testículos debajo del intestino, reunidos por conductos eferentes arrollados a una vesícula seminal única que

---

conduce a l
dos ovarios s
oviducto que
receptáculos
cación con l

23-13 Histo

Las arañas sc
y depredado
insectos. Las
vagabundean
presas *(Lyc*
Otras arañas
gen a las pre
rápida picad
«comen» (ch
ña las tiene
parcialmente
el intestino. I
das de seda, p
muertas. El v
tebrados, y el
ma) puede m
hay alimento
nudo, pero e
durante varia
especies los i
madamente, p
vivido hasta 2
enemigos de
miembros de
ROS y DÍPTER
externos de la
rasitoides solit
cas (ACROCÉR
ternos de las
La seda de
de glándulas
muchos tubos
ras, y que se
entrar en cor
para muchos
ras dejan una
zan. Las arañ
cierta altura,
y, colgadas de
por el viento;
de telarañas y
voladoras se
telarañas más
serie de hilos

conduce a la abertura genital. En la **hembra,** los dos ovarios son grandes y huecos, cada uno con un oviducto que comunica con la vagina, única; dos receptáculos seminales laterales están en comunicación con la vagina.

23-13 Historia natural

Las arañas son de vida libre, comúnmente solitarias y depredadoras, se alimentan principalmente de insectos. Las arañas cazadoras están al acecho o vagabundean en busca de alimento, derriban a sus presas *(Lycosa)* o saltan sobre ellas *(Salticus).* Otras arañas atrapan a las presas en sus redes. Cogen a las presas pequeñas, las matan mediante una rápida picadura de las uñas venenosas y se las «comen» (chupándolas); de hecho, mientras la araña las tiene agarradas, las presas son ya digeridas parcialmente por enzimas vertidos al exterior por el intestino. Las presas grandes pueden ser rodeadas de seda, primero, o afirmadas a la tela, y luego muertas. El veneno mata rápidamente a los invertebrados, y el de algunas arañas grandes *(Eurypelma)* puede matar a pequeños vertebrados. Cuando hay alimento disponible, las arañas comen a menudo, pero en cautividad algunas pueden ayunar durante varias semanas. En la mayor parte de las especies los individuos sólo viven un año aproximadamente, pero algunas grandes «tarántulas» han vivido hasta 25 años en cautividad. Los principales enemigos de las arañas son las aves, lagartos y miembros de dos órdenes de insectos (HIMENÓPTEROS y DÍPTEROS). Algunas avispas son parasitoides externos de las arañas, mientras que otras son parasitoides solitarios del huevo. Una familia de moscas (ACROCÉRIDOS) son parasitoides solitarios internos de las arañas inmaduras.

La seda de las arañas es una secreción proteica de glándulas abdominales especiales, que pasa por muchos tubos microscópicos, situados en las hileras, y que se solidifica y forma un filamento al entrar en contacto con el aire (fig. 23-6); sirve para muchos objetos. La arañas terrestres cazadoras dejan una «línea de rastro» cuando se desplazan. Las arañas jóvenes se dispersan subiendo a cierta altura, desde donde hilan un largo filamento y, colgadas del extremo del mismo, son arrastradas por el viento; a veces los árboles están cubiertos de telarañas y un gran número de pequeñas arañas voladoras se ven desde los barcos, en el mar. Las telarañas más primitivas son poco más que una serie de hilos que irradian del escondrijo de una araña *(Segestria).* Algunas *(Amaurobius)* añaden una tela de seda fina, «cardada» mediante una lámina (cribelo) situada delante de las hileras, y otras forman una red sobre una armazón definida *(Tegenaria).* Algunas telas son redes irregulares de seda *(Latrodectus). Argiope, Epeira* y *Miranda* construyen una armazón rectangular, plana, en la cual los filamentos radiales están netamente espaciados y luego añaden una espiral de seda que tiene unas gotitas pegajosas para la captura de la presa. Las telas se renuevan o reparan a intervalos frecuentes. Las trampas, cobijos y nidos para invernar o aparearse, y los capullos de los huevos, están tejidos con varias clases de seda, según las especies.

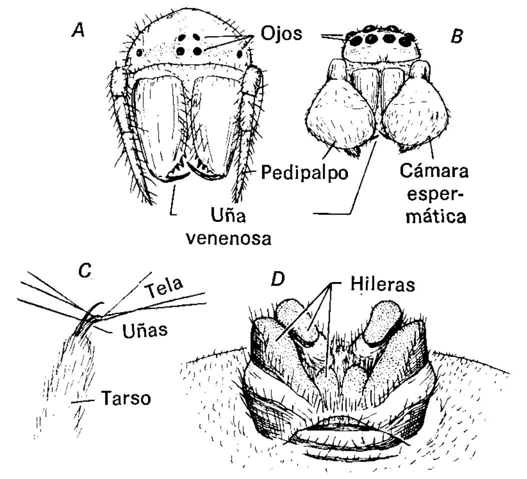


Fig. 23-6 Detalles estructurales de las arañas. *A.* Vista frontal de la cabeza. *B.* Pedipalpos del macho, aumentados. *C.* Extremo de la pata, con uñas ganchudas que se fijan en la tela. *D.* Hileras del abdomen. *A, D.* Araña migalomorfa. *B, C.* Viuda negra.

23-14 Reproducción

Los machos, cuando alcanzan la madurez, tejen una pequeña tela en la cual depositan una gotita de líquido que contiene espermatozoides y que luego recogen en las cavidades de sus pedipalpos (figura 23-6). Entonces buscan una hembra y pueden realizar una danza nupcial antes de transferir los espermatozoides insertando sus pedipalpos en la abertura genital de ella. La hembra puede matar y comerse al macho después del apareamiento, pero ello no ocurre siempre. Luego hila un capullo en forma de cojinete en el cual pone los huevos. Las hembras de algunas especies fijan el capullo en la tela o cerca de ella, y otras lo llevan consigo; las hembras de *Lycosa* transportan a la prole sobre su abdomen durante algunos días, después del nacimiento. *Latrodectus mactans,* la viuda negra, por ejemplo, pone de 25 a 900 huevos en un capullo y fabrica de uno a nueve capullos por estación. Sus huevos eclosionan en diez a catorce días y los jóvenes permanecen en el saco durante dos a seis semanas, saliendo después de la primera muda. Los machos experimentan unas cinco mudas antes de alcanzar la madurez sexual y las hembras siete u ocho. En las sucesivas mudas las arañas aumentan de tamaño y cambian de forma, proporciones y coloración.

23-15 Otros arácnidos (figs. 23-3, 23-4 y 23-7)

Los escorpiones (ESCORPIÓNIDOS) son alargados, con pedipalpos grandes terminados en pinzas, pequeños quelíceros y un largo abdomen formado por doce segmentos y terminado en un aguijón venenoso, puntiagudo. El prosoma es corto y está cubierto por un caparazón que posee un par de ojos en el medio de su superficie dorsal. Otros ojos pequeños se encuentran a lo largo del borde anterior del caparazón. Las cuatro patas andadoras unidas al prosoma terminan en dos pares de uñas. El segundo segmento abdominal lleva un par de estructuras pectinadas denominadas **peines,** únicas de los escorpiones y con función probablemente sensorial. Los escorpiones abundan sobre todo en las zonas tropicales y subtropicales; se esconden debajo de las piedras o en orificios poco profundos durante el día y, durante la noche, corren activamente para capturar insectos, arañas y escorpiones, que emplean como alimento. Cogen la presa con los pedipalpos y la despedazan lentamente con los quelíceros; a los animales grandes los paralizan previamente picándoles con el aguijón. El apareamiento va precedido de una danza de cortejo, durante la cual el macho fija un espermatóforo al suelo y luego pone a la hembra sobre él para que reciba los espermatozoides expulsados. La hembra produce descendencia viva, que ha madurado durante unos días en el abdomen.

Los PEDIPALPOS se parecen algo a los escorpiones, pero poseen un largo flagelo abdominal y carecen de veneno. Poseen grandes glándulas en el abdomen que desembocan cerca del ano. Estas glándulas producen una secreción compuesta principalmente por ácido acético (84 por ciento) y ácido caprílico (15 por ciento). Cuando son molestados, el animal dispara el líquido sobre sus atacantes, y puede producir quemaduras de ácido en el hombre. El olor es muy semejante al del vinagre. Los grandes pedipalpos poseen pinzas y las primeras patas son táctiles. Viven en los países cálidos, son nocturnos y depredadores de insectos. Los pseudoescorpiones parecen diminutos escorpiones, pero carecen de aguijón y de peines y poseen tráqueas. Los pedipalpos son semejantes a los de los escorpiones, pero carecen de glándulas de veneno. La seda de las glándulas próximas a los quelíceros la hilan para fabricar nidos en que alojarse durante

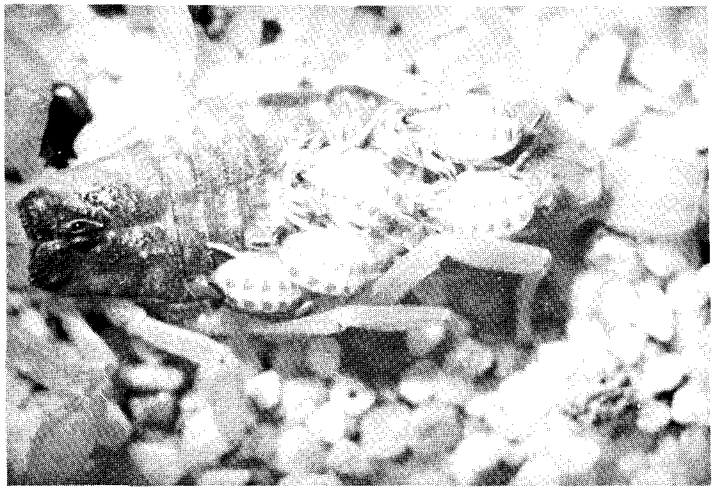


Fig. 23-7 Escorpión hembra con las crías. *(Cortesía de la California Academy of Sciences.)*

la muda y l
dras, el mus
nos en los
consiste en
dantes —37.
debido a su
nen forma d
en dos porc
patas. Se ca
agrandados,
pecto impre
neno y de
regiones cál
cuerpos ma
el prosoma
te largas, co
cen de vene
de mal olor
regiones tem
arácnidos.

Los ácar
son pequeñ
tórax y el
insegmentad
cies, y el gr
das partes.
hombre o de
los más imp
to de vista
nos de tama
ta difícil ge
vez los cara
la falta de s
división visi
la presencia
membranoso
placas dura
y estrecha,
contiene las
colocadas la
Los sexos e
las especies
que se alim
ninfa de oc
Con una nu
das se pasa

Los ácar
(20 000) e i
los alimento
dulces y en
les y planta
animales o

s; se esconden
›s poco profun-
›che, corren ac-
arañas y escor-
). Cogen la pre-
ızan lentamente
grandes los pa-
ı el aguijón. El
ι danza de cor-
ı un espermató-
ıembra sobre él
des expulsados.
'iva, que ha ma-
domen.
› a los escorpio-
abdominal y ca-
glándulas en el
ano. Estas glán-
puesta principal-
ciento) y ácido
son molestados,
'e sus atacantes,
ácido en el hom-
del vinagre. Los
; y las primeras
ıíses cálidos, son
:tos. Los pseudo-
scorpiones, pero
poseen tráqueas.
los de los escor-
ɜ de veneno. La
los quelíceros la
alojarse durante

la muda y la hibernación. Viven debajo de las piedras, el musgo, y la corteza de los árboles, y algunos en los libros o en los muebles; su alimento consiste en pequeños insectos. A veces son abundantes —3750 por área—, pero se ven raramente debido a su pequeño tamaño. Los SOLPÚGIDOS tienen forma de araña, pero el prosoma está dividido en dos porciones y los pedipalpos se asemejan a patas. Se caracterizan por tener los quelíceros muy agrandados, en forma de pinzas, que les dan un aspecto impresionante. No obstante, carecen de veneno y de glándulas de la seda. Habitan en las regiones cálidas y secas. Los OPILIONES tienen cuerpos macizos y ovoides, sin constricción entre el prosoma y el opistoma, y patas extremadamente largas, con las cuales corren rápidamente. Carecen de veneno pero tienen glándulas productoras de mal olor para protegerse. Son comunes en las regiones templadas y su alimento consiste en otros arácnidos.

Los ácaros y las garrapatas (orden ACARINOS) son pequeños o microscópicos, con la cabeza, el tórax y el abdomen completamente fusionados e insegmentados. Se conocen más de 25 000 especies, y el grupo se encuentra prácticamente en todas partes. Muchos son parásitos, a menudo del hombre o de sus ganados y cultivos, por lo que son los más importantes de los arácnidos desde el punto de vista humano. La mayoría tiene 1 mm o menos de tamaño. El grupo es tan variado que resulta difícil generalizar acerca de cualquier rasgo. Tal vez los caracteres más extendidos y notables sean la falta de segmentos en el cuerpo y la de cualquier división visible entre el prosoma y el opistoma, y la presencia de un cono bucal. El tegumento es membranoso o coriáceo, algunas veces provisto de placas duras o escudos. Una región anterior larga y estrecha, a menudo articulada con el cuerpo, contiene las piezas bucales. Las ocho patas están colocadas lateralmente y, a menudo, llevan cerdas. Los sexos están separados. En la mayor parte de las especies nace del **huevo** una **larva** de seis patas que se alimenta y muda, transformándose en una **ninfa** de ocho patas que carece de abertura genital. Con una nueva alimentación y a menudo tres mudas se pasa a la fase sexual, adulta.

Los ácaros (fig. 23-8) abundan como especies (20 000) e individuos en el suelo, y el humus, en los alimentos almacenados, en las aguas saladas o dulces y en las plantas, y como parásitos de animales y plantas. Algunos se alimentan de substancias animales o vegetales en descomposición, otros chupan los jugos de las plantas y otros viven de la piel, sangre u otros tejidos de los vertebrados terrestres.

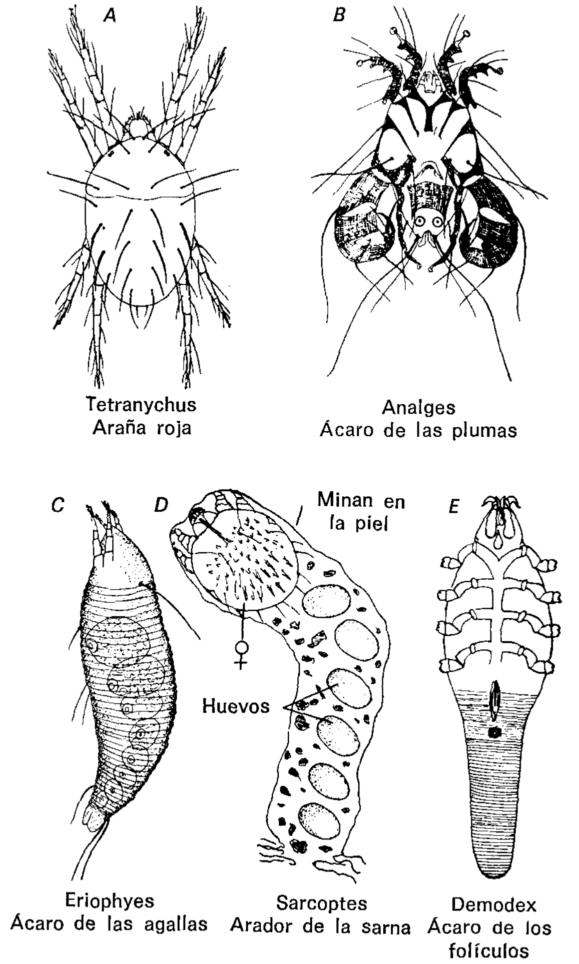


Fig. 23-8 Orden ACARINOS. Algunos ácaros representativos. Todos aumentados, no a la misma escala. *(Según Banks,* 1905.)

Las garrapatas (figs. 23-9 y 23-10) se alimentan de la sangre de los reptiles, aves y mamíferos. Cuando encuentran un huésped, las piezas bucales de la garrapata le perforan la piel y la faringe chupadora engulle sangre, que se conserva líquida por la acción de un anticoagulante salival; su estómago se dilata, y su cuerpo llega a agrandarse sobremanera (fig. 23-10). En primavera, las garrapatas hembras depositan sus huevos en algún escondrijo sobre el suelo y el nacimiento tiene lugar más o menos un mes después. Las larvas trepan a los arbustos en espera de hallar huéspedes apropiados, a los cuales se adhieren; entonces, después de ali-

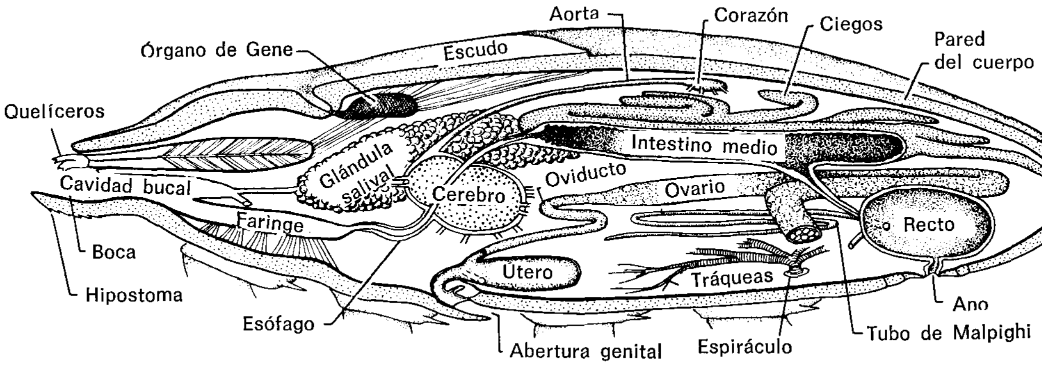

Aorta
Corazón
Ciegos
Pared del cuerpo
Órgano de Gene
Escudo
Quelíceros
Glándula salival
Intestino medio
Cavidad bucal
Cerebro
Oviducto
Ovario
Faringe
Recto
Boca
Útero
Tráqueas
Hipostoma
Ano
Esófago
Abertura genital
Espiráculo
Tubo de Malpighi

Fig. 23-9 Orden ACARINOS. Hembra de *Dermacentor andersoni,* **garrapata transmisora de la fiebre de las Montañas Rocosas;** estructura interna, vista desde el lado izquierdo. *(Según J. R. Douglas.)*

mentarse, se dejan caer y mudan. A su vez, las ninfas y luego los adultos hacen lo mismo. Las garrapatas pueden vivir durante largos períodos sin comer, algunas durante un año o más si no encuentran el huésped apropiado. La garrapata transmisora de la fiebre de las Montañas Rocosas requiere normalmente dos años para completar su ciclo biológico. Los adultos de las garrapatas blandas o argasinos se esconden durante el día y salen de noche para alimentarse brevemente, mientras que los ixodinos en todas las fases permanecen sobre sus huéspedes durante un cierto tiempo. En estos úl-

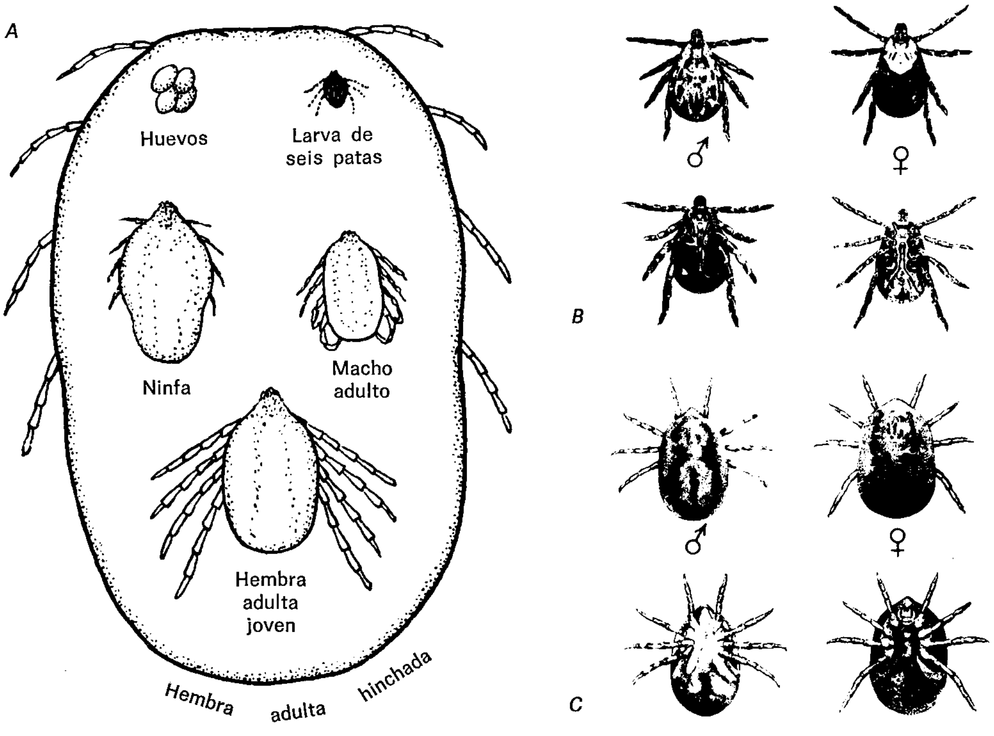

A
Huevos
Larva de seis patas
Ninfa
Macho adulto
Hembra adulta joven
Hembra adulta hinchada
B
♂
♀
C
♂
♀

Fig. 23-10 Orden ACARINOS. Garrapatas. *A.* Garrapata transmisora de la fiebre de Texas *(Boöphilus annulatus)* x 5. Fases jóvenes dentro del perfil de una hembra hinchada. *(Según U.S. Department of Agriculture.) B.* Garrapata transmisora de la fiebre de las Montañas Rocosas *(Dermacentor andersoni,* Familia IXÓDIDOS). *C.* Garrapata transmisora de la fiebre recurrente *(Ornithodoros hermsi,* Familia ARGÁSIDOS). En la línea de arriba, vistos dorsalmente; en la inferior, ventralmente. *(De W. B. Herms.)*

timos los n
lo que cub
es menor y
bras.

23-16 Rela

La picadur
siva para e
americanas
una avispa.
ñas pardas
meridionale
producen n
ces, otras
Las hembr
grosas. *L. r*
el sur del
islas Hawa
de rocas, y
Las hembr
con una m
en forma d
rios son un
el abdomen
tratamiento
antiveneno,
sio para al
Algunos
neurotóxico
tan tóxico c
las especies
sonas anual
de muertes,
sudoeste de
peligrosos.
del Sudoest
do al homb
pero pasaje
Entre los
plantas la
duce ampol
les frutales;
tes y frutos
plantas agrí
glyphus ech
en las raíce
terias y hor
scabiei) pen
especies afi
en los perr
tes commun

timos los machos son menores y poseen un escutelo que cubre toda la superficie dorsal; el escutelo es menor y está situado anteriormente en las hembras.

23-16 Relaciones con el hombre

La picadura de la mayoría de las arañas es inofensiva para el hombre. Incluso las grandes tarántulas americanas *(Dugesiella)* no producen más daño que una avispa. Las mordeduras de las pequeñas arañas pardas *Loxosceles,* de los Estados centrales y meridionales de Norteamérica y de Sudamérica, producen manchas pardas, úlceras, heridas y, a veces, otras consecuencias más graves o la muerte. Las hembras del género *Latrodectus* son muy peligrosas. *L. mactans* (la viuda negra) se halla desde el sur del Canadá hasta América del Sur y las islas Hawai; vive en los peñascos, en montones de rocas, y leña, en los jardines y en los edificios. Las hembras adultas son de color negro brillante, con una marca de color rojo debajo del abdomen en forma de reloj de arena. Los síntomas ordinarios son un dolor intenso, espasmos musculares en el abdomen y desasosiego. Pueden emplearse como tratamiento suero procedente de casos previos y antiveneno, con inyecciones de cloruro de magnesio para aliviar los espasmos musculares.

Algunos escorpiones tienen un poderoso veneno neurotóxico; el de *Androctonus,* del Sahara, es tan tóxico como el veneno de la cobra. En México las especies de *Centruroides* pican a miles de personas anualmente y son los causantes de cientos de muertes, especialmente entre los niños. Los del sudoeste de los Estados Unidos parecen ser menos peligrosos. Los escorpiones velludos *(Hadrurus)* del Sudoeste de los Estados Unidos pican a menudo al hombre, produciendo un dolor muy intenso pero pasajero.

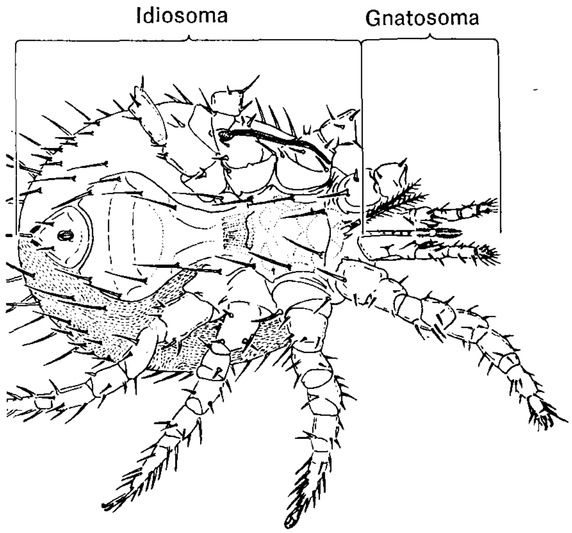


Fig. 23-11 Vista ventral de *Laelaps echidnina,* **la garrapata espinosa de la rata** *(Parasitiformes)* **mostrando las principales divisiones del cuerpo.** *(De McGraw-Hill Encyclopedia.)*

Entre los ácaros que chupan los jugos de las plantas la araña roja *(Tetranychus telarius)* produce ampollas y heridas en las hojas de los árboles frutales; el eriofíes *(Eriophyes)* daña a los brotes y frutos de los perales, manzanos, vid y otras plantas agrícolas; y el ácaro de los bulbos *(Rhizoglyphus echinopus)* hace galerías en los bulbos y en las raíces, por los cuales pueden penetrar bacterias y hongos. El arador de la sarna *(Sarcoptes scabiei)* penetra en la piel del hombre y la irrita; especies afines producen enfermedades parecidas en los perros, cerdos y otros mamíferos; *Psoroptes communis* produce serios daños al cordero, y el ácaro de las gallinas *(Dermanyssus gallinae)* produce un estado morboso en las gallinas. *Trombicula,* en su fase larvaria, ataca al hombre provocándole fuertes picazones. En Oriente transmite la enfermedad tsusugamushi.

Las garrapatas, cuando son numerosas, pueden producir anemia en el huésped y dejarle expuesto a contraer enfermedades o incluso pueden causar su muerte. Son especies comunes: *Argas persicus,* en las gallinas, la garrapata de las orejas, *Ornithodoros megnini,* y *Demacentor variabilis* y *D. occidentalis,* que se hallan tanto en los animales domésticos como salvajes y en el hombre. Las secreciones salivales inyectadas con la picadura de algunas garrapatas producen heridas graves que se curan lentamente; ciertas garrapatas son huéspedes intermediarios de diversos agentes de enfermedades. *D. andersoni* transmite las rickettsias determinantes de la fiebre de las Montañas Rocosas, enfermedad originaria de los roedores y mamíferos de mayor tamaño del árido Oeste americano (Montana hasta el Oregón oriental), que produce una elevada mortalidad en el hombre. Desde 1931 la fiebre de las Montañas Rocosas se ha extendido a varios Estados del Este, desde Illinois hasta Nueva Jersey y Carolina del Norte. Actualmente se fabrica una vacuna, obtenida de huevos de gallina incubados, para proteger a las personas expuestas a la mordedura de las garrapatas. La fiebre del ganado de Texas, existente en los Estados del Sur de los Estados Unidos, se debe a un esporozoo *(Babesia bigemina)* transmitido por una garrapata del ganado *(Boöphilus annulatus)*. En ambas enfermedades el agente infeccioso pasa de la garrapata hembra a sus huevos. La fiebre del ganado de Texas, fue la primera enfermedad en que se demostró que un artrópodo era el agente esencial para la transmisión del organismo patógeno de los huéspedes infectados a los sanos.

Clase Merostomas (cacerolas de las Molucas y euriptéridos)

Estos grandes quelicerados se caracterizan por tener los apéndices abdominales modificados en forma de branquias y por la presencia de una larga estructura terminal y puntiaguda, el telson. Se distinguen dos clases diferentes: los †EURIPTÉRIDOS, extinguidos, y los XIFOSUROS, vivientes, representados por las cacerolas de las Molucas.

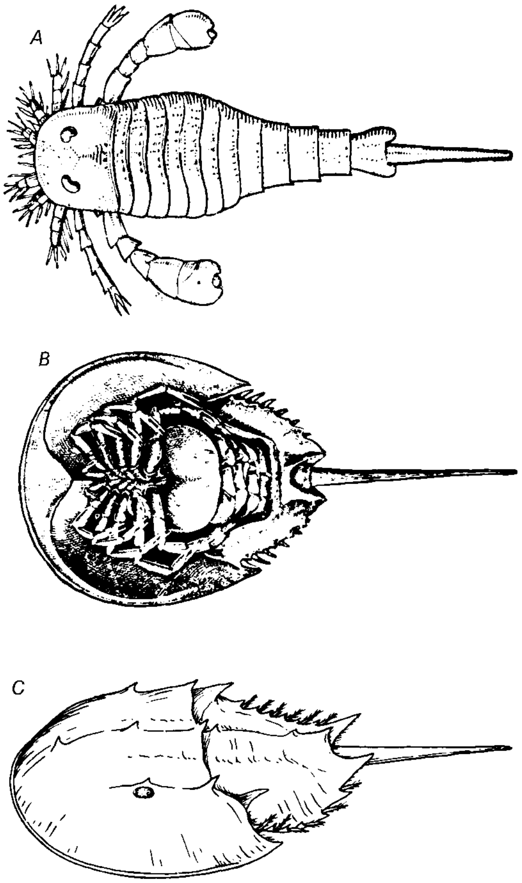


Fig. 23-12 Clase MEROSTOMAS. *A.* Euriptérido extinguido (†*Eurypterus*, Subclase † EURIPTÉRIDOS), visto dorsalmente. *B, C.* Cacerola de las Molucas viviente *(Limulus polyphemus*, Subclase XIFOSUROS). *B.* Visto ventralmente; *C.* Visto laterodorsalmente; longitud hasta 45 cm.

23-17 Cacerolas de las Molucas

La subclase XIFOSUROS comprende muchas formas fósiles y cinco especies vivientes de cacerolas de las Molucas (denominadas también cangrejos bayoneta). Una de éstas *(Limulus polyphemus*, figura 23-12) habita en las aguas poco profundas y tranquilas de la costa del Atlántico, desde Nueva Escocia a Yucatán. El caparazón tiene forma de herradura, es convexo, de color pardo oscuro, y es insegmentado. El escudo abdominal es hexagonal, ancho, con espinas laterales móviles pares y un telson posterior articulado, que tiene forma de bayoneta. Además de los seis pares de apéndices en el cefalotórax, como en los otros arácnidos, el abdomen lleva seis pares de apéndices anchos que se articulan en la región media. En la superficie posterior de los últimos cinco pares hay unos sacos branquiales que contienen, cada uno, de 150 a 200 hojas con vasos sanguíneos para la respiración. Un par de glándulas coxales cuatrilobuladas, existentes en el cefalotórax, sirven para la excreción. El anillo nervioso que rodea la boca se comunica con un cordón nervioso ventral con ganglios. Sobre el caparazón hay dos ojos compuestos, laterales, y dos ojos simples, medios.

Las cacerolas de las Molucas excavan en la arena hundiendo en ella su caparazón y presionando con el telson y los apéndices. Pueden andar sobre el fondo, pueden nadar moviendo las láminas abdominales y pueden saltar valiéndose del telson. Están en actividad durante la noche y se alimentan de gusanos nereidos, de algas y de moluscos blandos que cogen mediante los quelíceros, con ayuda de las pinzas de otros apéndices, y los mastican con la base de las patas *(gnatobases)*, que sirven de mandíbulas. A principios de verano, penetran en las áreas arenosas intermareales, en las que los machos, que son menores, montan a las hembras y éstas depositan grupos de huevos grandes, fecundados exteriormente, en depresiones someras excavadas por la hembra. Los huevos son abandonados por los adultos después de la puesta. La larva, al nacer, se parece a un trilobites porque posee un abdomen segmentado, sin apéndices ni telson, pero estos caracteres desaparecen con la

primera de las
Los XIFOSURO
Limulus del T

23-18 Euripté

La subclase †
un grupo dom
Por su forma
eran los mayo
gunos alcanzab
ble que se ase
Molucas en la
falotórax era
segmentado y
nía el aspecto
o se arrastraba
salobres, alime
peces.

Clase

23-19 Arañas

Éste es un peq
podos *marinos*
semejante al c
controversias c
ca por la pres
racteres no en

Fig.

a de una larga
l telson. Se dis-
†EURIPTÉRIDOS,
entes, represen-
cas.

muchas formas
de cacerolas de
n cangrejos ba-
lyphemus, figu-
co profundas y
o, desde Nueva
tiene forma de
rdo oscuro, y es
l es hexagonal,
iles pares y un
ne forma de ba-
de apéndices en
arácnidos, el ab-
s anchos que se
a superficie pos-
hay unos sacos
o, de 150 a 200
respiración. Un
ladas, existentes
xcreción. El ani-
e comunica con
nglios. Sobre el
, laterales, y dos

cavan en la are-
n y presionando
den andar sobre
as láminas abdo-
e del telson. Es-
y se alimentan
moluscos blan-
eros, con ayuda
los mastican con
, que sirven de
no, penetran en
en las que los
n a las hembras
vos grandes, fe-
esiones someras
vos son abando-
e la puesta. La
trilobites porque
sin apéndices ni
aparecen con la

---

primera de las numerosas mudas que experimenta. Los XIFOSUROS datan del Ordoviciense, y el género *Limulus* del Triásico.

23-18 Euriptéridos

La subclase †EURIPTÉRIDOS (fig. 23-12), constituyó un grupo dominante en los mares del Paleozoico. Por su forma se parecían algo a los escorpiones y eran los mayores artrópodos que han existido; algunos alcanzaban hasta 3 m de longitud. Es probable que se asemejaran mucho a las cacerolas de las Molucas en la morfología del cuerpo, pero el cefalotórax era más pequeño, el abdomen mayor y segmentado y el cuarto par de patas andadoras tenía el aspecto de paletas. Probablemente nadaban o se arrastraban por el fondo de las aguas saladas o salobres, alimentándose de gusanos y de pequeños peces.

Clase Picnogónidos (arañas de mar)

23-19 Arañas de mar (figs. 23-13 y 23-14)

Éste es un pequeño grupo (600 especies) de artrópodos marinos con un aspecto bastante aberrante, semejante al de una araña. Han habido grandes controversias con respecto a su posición taxonómica por la presencia en ellos de una mezcla de caracteres no encontrada en ningún otro grupo de artrópodos. Se incluyen entre los quelicerados porque poseen quelíceros, pero no se observa en ningún otro grupo la existencia de un prosoma segmentado, patas ovígeras especiales, segmentos adicionales en las patas, múltiples gonóporos y, a menudo, patas y somitos suplementarios. El cuerpo es pequeño, con 4 (raramente 5 o 6) pares de patas, la boca en el extremo de una probóscide redondeada y chupadora, y, típicamente, la cabeza, soldada al primer segmento del tronco, lleva cuatro pares de apéndices. El primer par son quelíceros; el segundo par son palpos sensoriales; el tercero, de origen ventral, son ovígeros para transportar los huevos en los machos (empleados para asearse por las grandes especies de las profundidades); el cuarto, en los segmentos del tronco, son las patas anda-

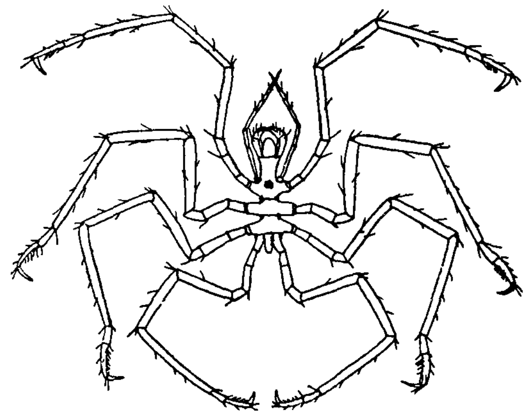


Fig. 23-13 Una araña de mar *(Nymphon,* Clase PICNOGÓNIDOS).

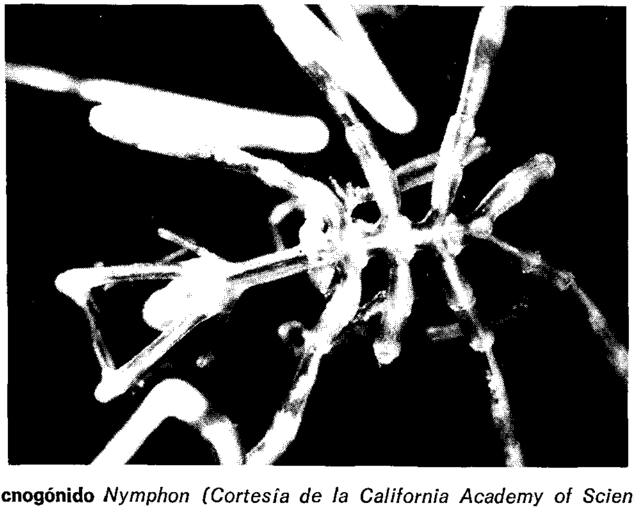


Fig. 23-14 El picnogónido *Nymphon (Cortesía de la California Academy of Sciences.)*

doras. La cabeza tiene una protuberancia con cuatro ojos. Carece, internamente, de sistemas respiratorio y excretor, y el sistema circulatorio es simple. El sistema digestivo se extiende hasta las bases de las patas, como las gónadas. El sistema nervioso es como el de los crustáceos. Su tamaño (con las patas extendidas) es de 3 a 500 mm. Las arañas de mar se hallan desde la costa hasta profundidades de 3650 m y su máxima abundancia corresponde a las aguas polares. Se alimentan de las partes blandas de los cnidarios y esponjas. Los sexos están separados. Los machos llevan los huevos consigo durante las primeras fases de desarrollo. Los picnogónidos tienen una fase larvaria de vida libre, la **protoninfa,** que, entre los artrópodos, sólo se encuentra en los CRUSTÁCEOS. Al igual que la larva nauplius de los crustáceos, esta larva posee tres pares de apéndices, pero no son homólogos en las dos larvas.

Subtipo Mandibulados

Esta es, con mucho, la más amplia subdivisión de los artrópodos; comprende los CRUSTÁCEOS (capítulo 24) y los INSECTOS (cap. 25), junto con los ciempiés, los milpiés y formas afines. Todos son parecidos en el hecho de tener el primer par de maxilas en forma de mandíbulas, las cuales presentan modificaciones diversas. Los cuatro grupos menores descritos a continuación se parecen porque tienen el tronco alargado y formado por segmentos similares portadores de patas. Este rasgo ha sido utilizado para incluirlos en una clase única, MIRIÁPODOS (MYRIAPODA), no reconocida en la actualidad por la mayoría de los zoólogos, pero que, no obstante, indica su estrecho parentesco.

Clase Quilópodos (ciempiés)

23-20 Estructura y costumbres

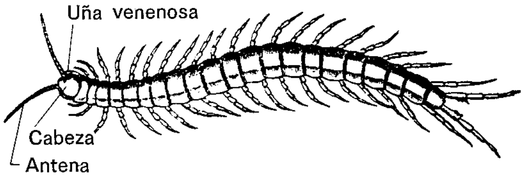


Fig. 23-15 Un ciempiés (Clase QUILÓPODOS).

Los ciempiés (fig. 23-15) son de forma alargada, segmentados y aplanados dorsoventralmente. La cabeza lleva un par de antenas largas con doce o más artejos, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas. En distintas especies el cuerpo posee de 15 a 181 somitos. El primer somito del tronco lleva un par de uñas venenosas formadas por cuatro artejos, y en cada uno de los demás somitos, excepto los dos últimos, hay un par de pequeñas patas andadoras con siete artejos. El tubo digestivo es recto, con 2 o 3 pares de glándulas salivales junto a la boca y dos largos tubos de Malpighi, situados porteriormente, para la excreción. El corazón se extiende a lo largo de todo el cuerpo, rodeado por un pericardio, con un par de ostíolos y de arterias laterales en cada somito. En algunos somitos hay espiráculos, que se unen a un sistema fusionado de tubos traqueales que sirven para la respiración. Los sexos están separados y cada uno de ellos posee una gónada dorsal y glándulas accesorias pares que comunican con la abertura genital ventral próxima al extremo posterior.

Los ciempiés se encuentran en todas las regiones templadas y tropicales; durante el día se esconden debajo de las piedras o de los troncos de los árboles y por la noche merodean en busca de otros artrópodos; las especies grandes pueden capturar pequeños vertebrados. Matan rápidamente a las presas mediante el veneno que les inyectan con la uña venenosa, y luego las mastican con las mandíbulas. Algunos ciempiés ponen huevos y otros son vivíparos. Los individuos jóvenes se parecen a los adultos y poseen el mismo número de somitos o un número menor. Algunas especies tropicales tienen de 15 a 25 cm de longitud y sus picaduras son dolorosas para el hombre. Los pequeños y ágiles ciempiés domésticos *(Scutigera)* tienen quince pares de largas patas, extremadamente frágiles. Comen insectos y son inofensivos para el hombre.

Clase Diplópodos (milpiés)

23-21 Estructura y costumbres

Los milpiés tienen el cuerpo cilíndrico, formado por numerosos somitos, y en la pared del cuerpo se depositan sales calcáreas (fig. 23-16). Muchos son de coloraciones brillantes. En la cabeza tienen dos grupos compactos de numerosos ojos simples y un par de cortas antenas y un par de mandíbulas. Una estructura en forma de placa *(gnatoquilario)* puede representar las maxilas fusionadas. El tórax es corto, formado por cuatro somitos independientes, y todos ellos, excepto el primero, llevan un

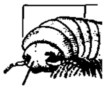


Fig. 23-16 U
(De Haupt.)

par de patas
de 100 somi
espiráculos,
pares de pat
latorio, dige
de los ciem
radas, consis
munican con
patas. Tiene
ducto que se
poseen uno
en el séptim
los huevos s
o el humus,
regurgitado
dos sólo tie
y durante e
(hasta diez),
somito anal.

Los milpié
debajo de la
en putrefacc
con el cuerp
con las ante
series de onc
tan de subst
comen mate
se arrollan
lesta; las fc
espiral. Los
«glándulas
que contien
enemigos.

23-22 Otros

Comúnment
PAURÓPODOS
milpiés perc
tronco y 9 c
húmedo o e
cree que se
(fig. 23-17) c
tigerella), qu

gas con doce o
y dos pares de
uerpo posee de
nito del tronco
rmadas por cua-
demás somitos,
ar de pequeñas
El tubo diges-
glándulas sali-
tubos de Mal-
ra la excreción.
todo el cuerpo,
par de ostíolos
ito. En algunos
en a un sistema
sirven para la
dos y cada uno
glándulas acce-
a abertura geni-
terior.
todas las regio-
te el día se es-
los troncos de
an en busca de
des pueden cap-
rápidamente a
les inyectan con
an con las man-
evos y otros son
se parecen a los
o de somitos o
s tropicales tie-
s picaduras son
queños y ágiles
en quince pares
frágiles. Comen
hombre.

dos (milpiés)

ndrico, formado
ared del cuerpo
23-16). Muchos
la cabeza tienen
os ojos simples
de mandíbulas.
(gnatoquilario)
nadas. El tórax
tos independien-
nero, llevan un

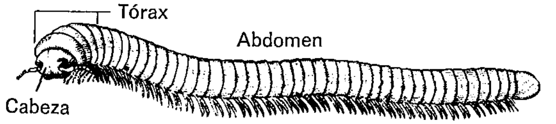


Fig. 23-16 Un milpiés *(Spirobolus,* clase DIPLÓPODOS. *(De Haupt.)*

par de patas. El largo abdomen consta de 9 a más de 100 somitos dobles, cada uno con dos pares de espiráculos, ostíolos y ganglios nerviosos, y con dos pares de patas de siete artejos. Los sistemas circulatorio, digestivo y excretor son parecidos a los de los ciempiés. Las tráqueas, numerosas y separadas, consisten en unas bolsas en penacho que comunican con unos espiráculos que hay frente a las patas. Tienen una sola gónada ventral, con un conducto que se abre en el tercer somito. Los machos poseen unos apéndices modificados (gonópodos) en el séptimo somito. La fecundación es interna y los huevos son depositados en grupos en el suelo o el humus, dentro de una cubierta de alimento regurgitado o un nido. Los individuos recién nacidos sólo tienen siete somitos y tres pares de patas y durante el crecimiento, en las mudas sucesivas (hasta diez), se van añadiendo otros delante del somito anal.

Los milpiés viven en lugares húmedos y oscuros, debajo de las piedras o debajo o dentro de troncos en putrefacción, y evitan la luz. Andan lentamente, con el cuerpo extendido, y van tanteando el camino con las antenas. Las numerosas patas se mueven en series de ondas de detrás hacia adelante. Se alimentan de substancias vegetales muertas, pero también comen materia orgánica. Algunos (ONISCOMORFOS) se arrollan y forman una bola cuando se les molesta; las formas de cuerpo largo se arrollan en espiral. Los miembros de algunos órdenes poseen «glándulas malolientes» que esparcen un líquido que contiene cianuro y yodo para repeler a los enemigos.

23-22 Otros Mandibulados

Comúnmente se reconocen otras dos clases. Los PAURÓPODOS son seres diminutos parecidos a los milpiés pero con sólo 11 o 12 segmentos en el tronco y 9 o 10 pares de patas. Viven en el suelo húmedo o entre las hojas en descomposición y se cree que se alimentan de hongos. Los SÍNFILOS (fig. 23-17) comprenden los ciempiés de jardín *(Scutigerella),* que tienen el cuerpo pequeño, alargado y de color pálido, con un par de antenas, un par de apéndices posteriores inarticulados y doce pares de patas articuladas que terminan con dobles uñas. La abertura sexual está sobre el tercer somito del cuerpo. Viven de substancias vegetales que encuentran en el suelo, y ocasionalmente perjudican las cosechas y las plantas de invernadero. Los sínfilos se parecen a los primitivos insectos ápteros (DIPLUROS) en la estructura de la cabeza, en los sacos eversibles y en los estilos de los somitos abdominales; por ello se les considera como posibles antepasados de los insectos.

Clasificación

Tipo Artrópodos (Arthropoda)

Animales con patas articuladas. Cuerpo con cabeza, tórax y abdomen formados por somitos iguales o desiguales, fusionados de maneras diversas y, típicamente, todos con un par de apéndices articulados; exoesqueleto quitinoso que se muda entero a intervalos; tubo digestivo completo, constituido por intestino anterior, medio y posterior; celoma reducido, cavidad del cuerpo en forma de hemocele; sistema circulatorio lagunar, corazón dorsal; respiración por branquias, tráqueas, sacos pulmonares o por la superficie del cuerpo; excreción por tubos de Malpighi o glándulas coxales (los nefridios son raros); cerebro dorsal, cordón nervioso ventral y un par de ganglios en cada somito o concentrados en la región anterior del cuerpo; con ojos simples y compuestos, antenas, pelos sensitivos (y estatocistos); sexos generalmente separados, gónadas pares, fecundación interna; de ordinario la segmentación es superficial; comúnmente con fases larvarias y metamorfosis; algunos partenogenéticos; terrestres o acuáticos; de vida libre, sedentarios, comensales o parásitos; más de 1 millón de especies vivientes.

Subtipo A. †Trilobites (Trilobita).

Cuerpo de 10 a 675 mm de longitud, dividido en tres lóbulos por dos surcos longitudinales; cabeza

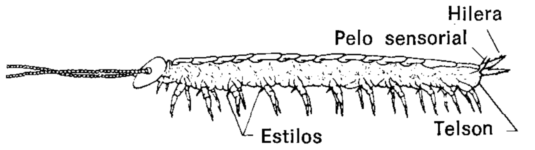


Fig. 23-17 El ciempiés de jardín *(Scutigerella,* clase SÍNFILOS), hasta 6 mm de longitud. *(Según Michelbacher.)*

diferenciada; abdomen formado por 2 a 29 somitos y una placa caudal soldada; todos los somitos, excepto el último, con apéndices birrámeos bordeados por quetas; desarrollo con fases larvarias; marinos; Cámbrico a Pérmico; más de 4000 especies. †*Triarthrus.*

Subtipo B. Quelicerados (Chelicerata).

Cuerpo formado típicamente por dos partes (excepto en los ACARINOS); cefalotórax insegmentado (excepto los SOLPÚGIDOS), con 2 quelíceros provistos de pinzas o uñas, 2 pedipalpos diversamente modificados y 4 pares de patas; sin antenas o verdaderas mandíbulas; abdomen formado por 6 a 14 somitos o indiviso y sin apéndices locomotores (excepto los MEROSTOMAS); respiración por branquias, sacos pulmonares o tráqueas; excreción por tubos de Malpighi o glándulas coxales; sexos de ordinario separados, los machos a menudo menores; abertura genital en la parte anterior del abdomen; generalmente ovíparos; algunos con fases larvarias; la mayoría son depredadores; en su mayor parte terrestres, algunos de agua dulce o salada.

Clase 1. Merostomas (Merostomata).

Cefalotórax con ojos compuestos laterales y ampliamente unido con el abdomen, que posee 5 o 6 pares de apéndices que llevan branquias descubiertas y telson terminal en forma de bayoneta; acuáticos.

Subclase 1. Xifosuros (Xiphosura). Cacerolas de las Molucas. El cefalotórax es un caparazón arqueado en forma de herradura; abdomen ancho e insegmentado; quelíceros con 3 artejos, pedipalpos y patas con 6 artejos; marinos, en aguas poco profundas: Ordoviciense a Reciente. *Limulus polyphemus,* Nueva Escocia a Yucatán: *Tachypleus,* Japón a Malasia y la India.

Subclase 2. †Euriptéridos (Eurypterida) o **Gigantostráceos (Gigantostraca).** Caparazón no ensanchado; abdomen de 12 somitos, estrechado hacia atrás; Ordoviciense a Pérmico. †*Eurypterus,* †*Pterygotus.*

Clase 2. Picnogónidos (Pycnogonida) o Pantópodos (Pantopoda).

Arañas de mar. En su mayor parte diminutos o pequeños; cuerpo corto, delgado, formado por un somito cefálico y tres o cuatro en el tronco, abdomen vestigial; 4 ojos; boca chupadora, en una larga probóscide; generalmente 4 pares de apéndices cefálicos; un par constituye las patas ovígeras (portadoras de huevos), 10 artejos; 4 (5 o 6) pares de largas y delgadas patas andadoras, de 8 o 9 artejos; sexos generalmente separados, el macho transporta los huevos; desarrollo directo o una larva de 3 patas, con metamorfosis; marinos, sobre los hidroides, anémonas y algas, o debajo de las piedras, desde las líneas de marea hasta más de 3650 m; Devónico, Reciente; 500 especies. *Pycnogonum*; *Nymphon*; *Colossendeis,* envergadura hasta 60 cm; *Achelia.*

Clase 3. Arácnidos (Arachnida).

Abdomen sin apéndices locomotores; ojos simples; la cutícula a menudo con pelos sensitivos o escamas; pedipalpos ordinariamente sensitivos, modificados en los machos para transferir los espermatozoides a la hembra en las arañas; sin branquias; en su mayor parte ovíparos; sin metamorfosis (excepto los ACARINOS); principalmente terrestres.

Orden 1. Escorpiónidos (Scorpionida). Escorpiones. Cuerpo alargado; cefalotórax (prosoma) compacto, anchamente unido al abdomen; quelíceros con 3 artejos, pequeños; pedipalpos grandes, con 6 artejos y robustas pinzas; abdomen largo, formado por 12 somitos anuliformes, el segundo con un par de peines táctiles; los últimos 6 somitos (metasoma) estrechos, con un agudo aguijón venenoso en el extremo; 4 pares de sacos pulmonares; vivíparos; nocturnos, en las regiones cálidas; Silúrico a Reciente; 800 especies. *Hadrurus hirsutus,* escorpión velludo y *Vejovis spinigerus,* ambos hasta 100 mm de longitud, Texas a California; *V. boreus,* pequeño, Nebraska a Nevada; *Centruroides,* varias especies con veneno tóxico en el sudoeste de los Estados Unidos.

Orden 2. Uropigios (Uropygi) o *Pedipalpos (Pedipalpi).* Escorpiones con flagelo. Cefalotórax estrechamente unido al abdomen, plano, de 12 somitos; abdomen con un flagelo terminal en forma de látigo; glándulas odoríferas; 8 ojos; quelíceros pequeños, biarticulados, quelados; pedipalpos fuertes, de 6 artejos, tarso de la primera pata en forma de una larga antena pluriarticulada; nocturnos; Carbonífero a Reciente; 130 especies. *Mastigoproctus giganteus,* hasta 130 mm de longitud, Florida a Arizona.

Orden 3. A
látigo; sin gl
una tarántula)
y California.

Orden 4. F
minuto; quelí
pos parecidos
men oval, de
gada de quin
piedras. *Prok*
California.

Orden 5.
neida). Cefalo
dos por una
ños, de 2 art
la garra termi
semejantes a
pedipalpo for
masticar; pat
4 sacos pulm
abdomen, hil
seda; ovíparo
principalment
61 familias,
miembros con

Suborden 1
lomorfos (
tales, 2 par
CTENÍCID
chylomerus
Bothriocyrt
en el suelo,
bisagra, hec
TERAFÓSI
Dos uñas t
ven hasta
ma), taránt
gitud. Arka
suelo o sol
no peligros
américa.

Suborden 2
neomorfos
les, 1 par
TERÍDIDO
tas sin espi
tela irregul
tales; *Ther*
tela plana,

ıra, en una lar-
ıs de apéndices
s ovígeras (por-
ı o 6) pares de
ɛ 8 o 9 artejos;
ıcho transporta
ına larva de 3
obre los hidroi-
de las piedras,
ás de 3650 m;
Pycnogonum;
ra hasta 60 cm;

ı; ojos simples;
nsitivos o esca-
ɛnsitivos, modi-
rir los esperma-
sin branquias;
etamorfosis (ex-
ıte terrestres.

nida). Escorpio-
(prosoma) com-
nen; quelíceros
os grandes, con
ımen largo, for-
el segundo con
ımos 6 somitos
lo aguijón vene-
ɔs pulmonares;
es cálidas; Silú-
drurus hirsutus,
ırus, ambos has-
ılifornia; *V. bo-*
ı; *Centruroides,*
n el sudoeste de

Pedipalpos (Pe-
Cefalotórax es-
no, de 12 somi-
nal en forma de
ɔjos; quelíceros
pedipalpos fuer-
a pata en forma
da; nocturnos;
es. *Mastigoproc-*
ɔngitud, Florida

Orden 3. Amblipigios (Amblypygi). Abdomen sin látigo; sin glándulas odoríferas. *Tarantula* (no es una tarántula), 20 mm de longitud, Florida, Texas y California.

Orden 4. Palpígrados (Palpigrada). Tamaño diminuto; quelíceros robustos de 3 artejos, pedipalpos parecidos a patas andadoras; sin ojos; abdomen oval, de once somitos, con una «cola» delgada de quince segmentos; viven debajo de las piedras. *Prokoenenia,* 2,5 mm de longitud, Texas, California.

Orden 5. Arañas (Araneae) o *Araneidos (Araneida).* Cefalotórax y abdomen insegmentados, unidos por una estrecha «cintura»; quelíceros pequeños, de 2 artejos, con un conducto del veneno en la garra terminal; pedipalpos cortos, de 6 artejos, semejantes a patas; la articulación basal de cada pedipalpo forma una «maxila» ensanchada para masticar; patas de 7 artejos; 8 ojos o sin ellos; 2 a 4 sacos pulmonares, algunos con tráqueas; en el abdomen, hileras en forma de tubérculo segregan seda; ovíparos, huevos de ordinario en capullos; principalmente terrestre; Carbonífero a Reciente; 61 familias, 32 000 especies. Algunas familias y miembros comunes son (fig. 23-3):

Suborden 1. Ortognatos (Orthognatha) o *Migalomorfos (Mygalomorphae).* Quelíceros horizontales, 2 pares de sacos pulmonares.

Ctenícidos (Ctenizidae). 3 uñas tarsales. *Pachylomerus* (sudeste de los Estados Unidos) y *Bothriocyrtum* (California), anidan en agujeros en el suelo, cerrados por una puerta provista de bisagra, hecha con tierra y seda.

Terafósidos (Theraphosidae). Tarántulas. Dos uñas tarsales; hasta 10 cm de tamaño; viven hasta veinte años. *Dugesiella (Aphonopelma),* tarántula americana, hasta 48 mm de longitud. Arkansas y Texas hasta California; en el suelo o sobre árboles; picadura dolorosa pero no peligrosa para el hombre; *Eurypelma,* Sudamérica.

Suborden 2. Labidognatos (Labidognatha) o *Araneomorfos (Araneomorphae).* Quelíceros verticales, 1 par de sacos pulmonares.

Terídidos (Theridiidae). 3 uñas tarsales; patas sin espinas. *Latrodectus mactans,* viuda negra, tela irregular, picaduras peligrosas y a veces mortales; *Theridion tepidariorum,* araña doméstica, tela plana, en los rincones.

Agelénidos (Agelenidae). 3 uñas tarsales; patas con espinas; ojos casi de igual tamaño. *Agelenopsis (Agelena) naevia,* tela plana con embudo en un lado, en la hierba y en las casas; *Tegenaria agilis,* araña doméstica, telas en los rincones.

Licósidos (Lycosidae). Arañas cazadoras. 3 uñas tarsales; patas con espinas; ojos de tamaño desigual: *Lycosa,* araña-lobo, hasta 25 mm de longitud; activas en el suelo, cazan presas o construyen torrecillas para observar las presas; las hembras llevan un capullo de huevos y la prole.

Argiópidos (Argiopidae). 3 uñas tarsales; telas formando dibujos geométricos. *Miranda aurantia,* araña de jardín, telas de hasta 60 cm de diámetro, con banda en zigzag, en las hierbas y arbustos; *Epeira marmorea,* con nido de hojas al lado de la tela, en donde la araña se asienta manteniendo un filamento para hilar.

Tomísidos (Thomisidae). 2 uñas tarsales; el par de ojos frontales no mayor que los otros; cuerpo corto, ancho, aspecto y porte de cangrejo, sin tela. *Misumena,* de color brillante o blanco, vive en las flores cuyos colores mimetiza; *Philodromus,* moteada; *Xysticus,* debajo de la corteza o las hojas.

Saltícidos (Salticidae). Arañas saltadoras. 2 uñas tarsales; el par de ojos frontales mucho mayor que los otros; corren y saltan en todas direcciones, sin tela. *Salticus scenicus,* en las vallas y casas; *Phidippus,* sobre las plantas, nido en forma de saco, entre las hojas.

Orden 6. Solpúgidos (Solpugida) o *Solífugos (Solifugae).* Cefalotórax de 6 somitos, del primero al tercero forman la «cabeza»; 4 o 6 ojos; quelíceros hinchados, biarticulados, con quelas y unidos al caparazón; pedipalpos en forma de patas, de 6 artejos; primeras patas táctiles, no locomotoras; sin «cintura»; abdomen de 10 somitos; sin órganos para hilar; en regiones cálidas y secas; Carbonífero a Reciente; 800 especies. *Eremobates,* sudoeste de los Estados Unidos; *Ammotreca; Galeodes,* tarántula de Egipto.

Orden 7. Pseudoescorpiónidos (Pseudoscorpionida) o *Quelonétidos (Chelonethida).* Falsos escorpiones. Longitud 1 a 7,5 mm; cefalotórax insegmentado, anchamente unido al abdomen, de once somitos; sin aguijón; 2 ojos, 4 o ninguno; quelíceros biarticulados, con una sérrula en forma de peine que manipula la seda para la construcción de nidos, secretada por dos glándulas del cefalotórax; pedipalpos grandes, de 6 artejos, quelados; debajo del musgo o de las piedras, en los árboles o junto a los edificios; Terciario a Reciente; 1000 especies. *Garypus,* costa de California, hasta 7,5 mm de longitud, junto a los edificios.

Orden 8. Ricinúleos (Ricinulei) o *Podogonos (Podogona).* Pequeños; una capucha móvil en el cefalotórax sobre los pequeños quelíceros; sin ojos; abdomen de 6 somitos, el primero y el segundo forman una «cintura»; tropicales; Carbonífero a Reciente. *Cryptocellus,* se conocen pocos ejemplares.

Orden 9. Opiliones (Opiliones) o *Falángidos (Phalangida).* Cuerpo corto, ovoideo, cefalotórax anchamente unido al abdomen, que está débilmente segmentado; quelíceros de 3 artejos, alargados; pedipalpos de 6 artejos, sin quelas; patas de 7 artejos, muy largas y delicadas, tarsos con muchos artejos, en el cefalotórax tienen glándulas que secretan una substancia maloliente; sin sacos pulmonares ni glándulas de la seda; sexos muy parecidos; en el campo, el bosque y las casas; Carbonífero a Reciente; 3200 especies. *Phalangium, Liobunum.*

Orden 10. Acarinos (Acarina) o *Ácaros (Acari).* Ácaros y garrapatas. Pequeños a microscópicos; cuerpo compacto, ovoide, cefalotórax y abdomen fusionados; sin segmentación; quelíceros y pedipalpos de distintas formas; patas anchamente separadas, de 6 a 7 artejos; respiran por tráqueas o por la superficie del cuerpo; con fases larvarias y ninfales; de vida libre o parásitos; en todo el mundo; Devónico a Reciente; 60 familias, 20 000 especies (figs. 23-8 a 23-10).

Suborden 1. Onicopálpidos (Onychopalpida), Notostigmados (Notostigmata) o *Tetrastigmados (Tetrastigmata).* 2 o 4 pares de estigmas laterales; pedipalpos con uñas reducidas; labro con un órgano parecido a una rádula; de vida libre, depredadores. *Neocarus,* Texas.

Suborden 2. Mesostigmados (Mesostigmata). Un par de estigmas con un tubo alargado, lateral respecto a las patas; de vida libre, depredadores o comensales. *Parasitus,* en los insectos; *Laelaps,* en los roedores; *Spinturnix,* en los murciélagos; *Halarachne,* en los bronquios de las focas; *Pneumonyssus,* en los pulmones de los monos del Viejo Mundo; *Ornithonyssus bacoti,* común en las ratas *(Rattus); Dermanyssus gallinae,* ácaro de las gallinas, ataca a las gallinas y a los que las crían; *Allodermanyssus sanguineus,* en el ratón doméstico *(Mus),* transmite la *Rickettsia akari,* causa de la viruela rickettsial en el hombre.

Suborden 3. Ixódidos (Ixodides) o *Metastigmados (Metastigmata).* Garrapatas. Un par de estigmas, con una placa estigmática, posterior o lateral respecto a las patas.

ARGASINOS. Sin escudo dorsal. *Argas persicus,* la garrapata de las gallinas, de 8 a 10 mm, en las gallinas, codornices, palomos; *Ornithodoros megnini,* en las orejas de los caballos, el ganado, los corderos y el hombre; *O. turicata,* 6 a 7 mm, sobre los cerdos, las vacas y el hombre; *O. moubata,* transmite la fiebre africana de las garrapatas; *O. hermsi,* en los roedores salvajes, transmite *Spirochaeta recurrentis,* causa de la fiebre recurrente en el hombre.

IXODINOS. Con escudo dorsal (fig. 23-10). *Ixodes ricinus,* de 3 a 10 mm, en varios mamíferos; *Dermacentor variabilis* y *D. occidentalis,* garrapata del perro, hasta 15 mm de longitud, en los animales domésticos y en el hombre; común en el bosque y en los matorrales; *D. andersoni,* en los animales domésticos, salvajes y el hombre, esta y otras especies transmiten *Dermacentroxenus rickettsi,* que produce la fiebre de las Montañas Rocosas en el hombre; *Boöphilus (Margaropus) annulatus,* en las vacas, transmite *Babesia bigemina* (POTOZOOS), que produce la fiebre de Texas en el ganado vacuno (tabla 25-1).

Suborden 4. Trombidiformes (Trombidiformes) o *Prostigmados (Prostigmata).* Un par de estigmas sobre o cerca de la boca o sin ellos; quelíceros usualmente modificados para perforar; los palpos son órganos prensiles o sensoriales.

ARAÑAS ROJAS. *Tetranychus,* 0,4 mm, rojos o amarillos, chupan las hojas de las plantas produciéndoles lesiones puntiformes; las hembras hilan una tela de seda.

CHIGGERS. *Trombicula alfreddugesi (irritans),* las larvas pinchan e irritan la piel. Las especies orientales transmiten una enfermedad rickettsiana grave, la enfermedad de tsusugamushi.

ÁCAROS ACUÁTICOS. Longitud 0,5 a 8 mm, de color, en las aguas dulces o saladas, hasta 1100 metros de profundidad en el mar. *Hydrachna, Halacarus.*

ÁCAROS DE LAS AGALLAS. Cuerpo alargado, 4 patas, anteriores; chupan los jugos de las plantas, estimulando la formación de agallas de ex-

tremo abie
y frutos d
ÁCAROS
dos, con 8
rum, 0,4 m
dulas sebá
domésticos.

Suborden 5
tigmados (
tostigmata).
abren en v
dificados p
na, cutícul
de los árb
ción; *Acar*
phus echin
bos y raíce
plumas, en
ÁCAROS
con ventos
arador de
sitan los h
en el homb
Psoroptes,
dokoptes, e

Subtipo C. M
Antenados (A

Cuerpo de do
tes (cabeza, tó
uno o dos pa
uno o más pa
patas andado
queas; excre
glándulas ant
dos; ovíparos
ses larvarias;
dulces o salad

Clase 1. Crus

(Véase cap. 2

Clase 2. Insec
Hexápodos (H

(Véase cap. 25

Clase 3. Quil

Ciempiés. Cue
mente; cabeza

ıeus, en el ratón
Rickettsia akari,
ın el hombre.

s) o *Metastigma-*
. Un par de es-
ca, posterior o la-

l. *Argas persicus,*
8 a 10 mm, en
os; *Ornithodoros*
ballos, el ganado,
ricata, 6 a 7 mm,
hombre; *O. mou-*
ia de las garrapa-
es salvajes, trans-
ausa de la fiebre

(fig. 23-10). *Ixo-*
varios mamíferos;
ccidentalis, garra-
e longitud, en los
ombre; común en
D. andersoni, en
ajes y el hombre,
n *Dermacentroxe-*
iebre de las Mon-
Boöphilus (Mar-
us, transmite *Babe-*
produce la fiebre
(tabla 25-1).

(Trombidiformes)
Un par de estig-
o sin ellos; quelí-
para perforar; los
sensoriales.
0,4 mm, rojos o
e las plantas pro-
nes; las hembras

ddugesi (irritans),
la piel. Las espe-
enfermedad ric-
de tsusugamushi.
l 0,5 a 8 mm, de
aladas, hasta 1100
mar. *Hydrachna,*

uerpo alargado, 4
jugos de las plan-
de agallas de ex-

tremo abierto. *Eriophyes,* daña las yemas, hojas y frutos de los árboles y arbustos.

ÁCAROS DE LOS FOLÍCULOS. Alargados, anillados, con 8 patas de 3 artejos. *Demodex folliculorum,* 0,4 mm, en los folículos pilosos y las glándulas sebáceas del hombre y de los mamíferos domésticos.

Suborden 5. Sarcoptiformes (Sarcoptiformes), Astigmados (Astigmata) o *Criptostigmados (Cryptostigmata).* Sin estigmas o con tráqueas que se abren en varias partes del cuerpo; quelíceros modificados para masticar; palpos simples. *Galumna,* cutícula dura, en los musgos o en la corteza de los árboles, comen materias en descomposición; *Acarus siro,* ácaro del queso; *Rhizoglyphus echinopus,* ácaros de los bulbos, en los bulbos y raíces; *Analgopsis megninia,* ácaro de las plumas, en las plumas de las aves, no es dañino.

ÁCAROS DE LA SARNA. Cuerpo ovoideo, 8 patas, con ventosas, uñas o quetas. *Sarcoptes scabiei,* arador de la sarna, las hembras minan y depositan los huevos en la piel, produciendo picor en el hombre y sarna en los animales domésticos; *Psoroptes,* en los animales domésticos; *Knemidokoptes,* en los pollos.

Subtipo C. Mandibulados (Mandibulata) o Antenados (Antennata).

Cuerpo de dos partes (cabeza y tronco) o tres partes (cabeza, tórax con patas andadoras y abdomen); uno o dos pares de antenas un par de mandíbulas, uno o más pares de maxilas y tres o más pares de patas andadoras; respiración por branquias o tráqueas; excreción mediante tubos de Malpighi o glándulas antenarias; sexos de ordinario separados; ovíparos u ovovivíparos; usualmente con fases larvarias; terrestres o acuáticos, en las aguas dulces o saladas.

Clase 1. Crustáceos (Crustacea).

(Véase cap. 24)

Clase 2. Insectos (Insecta) o Hexápodos (Hexapoda).

(Véase cap. 25)

Clase 3. Quilópodos (Chilopoda).

Ciempiés. Cuerpo alargado, aplanado dorsoventralmente; cabeza con un par de antenas articuladas; un par de mandíbulas y dos pares de maxilas; cuerpo formado por 15 a 181 somitos, cada uno con un par de patas; primer par de apéndices del cuerpo con 4 artejos, en forma de gancho, con un conducto del veneno que se abre en la uña terminal; abertura sexual en posición ventral media en el penúltimo somito; respiración por tráqueas; excreción mediante tubos de Malpighi, desarrollo directo; terrestres; nocturnos; Terciario a Reciente; 3000 especies (fig. 23-15).

Orden 1. Escutigeromorfos (Scutigeromorpha). Patas largas, quince pares; espiráculos en posición dorsal media. *Cermatia (Scutigera) forceps,* ciempiés doméstico, hasta 25 mm de longitud, en los edificios, de movimientos rápidos, come insectos.

Orden 2. Litobiomorfos (Lithobiomorpha). Patas cortas, quince pares; espiráculos laterales; comprenden los ciempiés más pequeños, desde 3 mm de longitud. *Lithobius,* hasta 30 mm.

Orden 3. Escolopendromorfos (Scolopendromorpha). 21 a 23 pares de patas; algunas especies hasta 265 mm de longitud. *Scolopendra,* hasta 250 mm de longitud, 21 pares de patas, ampliamente distribuidos.

Orden 4. Geofilomorfos (Geophilomorpha). 31 a 181 pares de patas. *Geophilus,* 31 a 93 pares de patas, cuerpo delgado.

Clase 4. Diplópodos (Diplopoda).

Milpiés. Cuerpo largo, de ordinario cilíndrico; cabeza con un par de antenas cortas de 7 segmentos, un par de mandíbulas y un par de maxilas (generalmente fusionadas formando un gnatoquilario); tórax de 4 somitos, el primero sin patas, del segundo al cuarto con un par de patas cada uno; abdomen de 9 a más de 100 segmentos (somitos dobles) poco espaciados, cada uno con dos pares de patas; abertura sexual en el tercer somito, en la región ventral media; respiración por tráqueas; excreción por 2 o 4 tubos de Malpighi; desarrollo directo; terrestres, en lugares húmedos; Silúrico a Reciente; 7500 especies (fig. 23-16).

Subclase 1. Pselafognatos (Pselaphognatha). 13 somitos en el cuerpo; dorso y lados con grandes moños de quetas aserradas; tegumento blando; 2 maxilas parecidas a patas; sin glándulas malolientes;

en todo el mundo. *Polyxenus,* 2,5 a 3 mm de longitud.

Subclase 2. Quilignatos (Chilignatha). Cuerpo con el tegumento endurecido; quetas simples; con glándulas malolientes o sin ellas.

Orden 1. Glomeridésmidos (Glomeridesmida) o *Limacomorfos (Limacomorpha)* 22 somitos en el cuerpo; gonópodos de los machos (órganos en pinza) formando una par o dos de patas sobre el último somito; cuerpo incapaz de arrollarse formando una bola. Trópicos del Viejo y del Nuevo Mundo. *Glomeridesmus,* 10 mm.

Orden 2. Oniscomorfos (Oniscomorpha). 14 a 16 somitos en el cuerpo; los gonópodos de los machos en número de uno o dos pares en el último somito; el cuerpo puede arrollarse formando una bola apretada. Viejo Mundo. *Glomeris,* 10 a 15 mm.

Orden 3. Polidésmidos (Polydesmida). 19 a 22 somitos en el cuerpo; en los machos, 1 o 2 gonópodos en el séptimo somito; sin glándulas para hilar; glándulas repelentes; sin ojos. *Polydesmus,* aplanados, hasta 28 mm, Texas.

Orden 4. Cordéumidos (Chordeumida) o *Nematomorfos (Nematomorpha).* 26 a 60 somitos en el cuerpo; en los machos, uno o dos pares de gonópodos en el séptimo somito; extremo del cuerpo con dos o tres pares de glándulas para hilar y cerdas; con ojos. *Striaria,* 30 somitos en el cuerpo.

Orden 5. Juliformios (Juliformia) o *Opistospermóforos (Opisthospermophora).* 40 somitos o más en el cuerpo; en los machos, uno o dos pares de gonópodos en el séptimo somito; sin glándulas para hilar. *Julus virgatus,* 12 mm de longitud, 30 a 35 somitos en el cuerpo; *Narceus (Spirobolus),* hasta 100 mm de longitud y hasta cien pares de patas (50 somitos), Norteamérica, China.

Orden 6. Colobognatos (Colobognatha). 30 a 60 somitos en el cuerpo; los gonópodos de los machos son el segundo par de patas del séptimo somito y primer par en el octavo somito; cabeza cónica. *Platydesmus,* estados del sudeste y California.

Clase 5. Paurópodos (Pauropoda).

Longitud 0,5-1,8 mm; se parecen a los milpiés pero tienen antenas trirrámeas; sin ojos; cuerpo cilíndrico, de 11 (12) somitos, con 6 placas dorsales y 9 (10) pares de patas; abertura sexual ventral media en el tercer somito; 4 instars larvarios; en los lugares oscuros y húmedos, debajo de troncos u hojas y en el suelo; unas 360 especies. *Pauropus huxleyi,* estados del este de los Estados Unidos y Europa; otros en California.

Clase 6. Sínfilos (Symphyla).

Ciempiés de jardín. Hasta 6 mm de longitud; blancos; sin ojos; con antenas, mandíbulas y 2 pares de maxilas; adultos con 12 pares de patas; abertura sexual en la región media ventral, entre el cuarto par de patas; terrestres, en los lugares húmedos con humus. *Scutigerella immaculata* (figura 23-17), ciempiés de jardín, a menudo perjudica las semillas y los brotes tiernos de la remolacha azucarera, el espárrago y otras plantas agrícolas.

Bibliografía

Baker, E. W., y **G. W. Wharton.** 1952. An introduction to acarology. Nueva York, The Macmillan Co. XIII + 465 pp., 377 figs.

Cloudsley-Thompson, J. L. 1958. Spiders, scorpions, centipedes and mites. Nueva York, Pergamon Press. XIV + 228 pp., 40 figs., 17 láms. *Historia natural y ecología.*

Comstock, J. H., y **W. J. Gertsch.** 1940. The spider book. 2.ª ed. Garden City, N.Y., Doubleday & Co., Inc. XI + 729 pp., 766 + figs. *Se describen también otros ARÁCNIDOS.*

Edney, E. B. 1957. The water relations of terrestrial arthropods. Nueva York, Cambridge University Press. 109 pp., ilus. *Entrada y salida de agua a través de la cutícula y por la excreción, y regulación osmótica.*

Evans, G. Owen, J. G. Sheals y **D. Macfarlane.** 1961. The terrestrial Acari of the British Isles. Vol. 1, Introduction and biology. Londres, British Museum (Natural History). V + 219 pp., 216 figs. *Incluye una clasificación general.*

Fabre, J. H. 1919. The life of the spider. Nueva York, Dodd, Mead & Co., Inc. 404 pp., ilus.

Gertsch, W. J. 1949. American spiders. Princeton, N.J., D. Van Nostrand Co., Inc. XIII + 285 pp., 32 láms., algunas en color.

Grassé, P.-P. 1949. Traité de zoologie. París, Masson et Cie. Vol. 4, Onychophores, Tardigrades, Arthropodes, Trilobitomorphes, Chelicerates. Pp. 1-979, 719 figs.

Hedgpeth, J. W. 1954. On the phylogeny of the Pycnogonida. *Acta Zoologica,* vol. 35, pp. 19-213, 9 figs.

Helfer, H., y **E. Schlottke.** 1935. Pantopoda. *En* Bronn,

Klassen und
Akademische
KG. Vol. 5, pt

Herms, W. B. 1
por M. T. Ja
XI + 616 pp.,

Kaston, B. J., y
ders. Dubuqu
VI + 220 pp.,

King, P. E. 197
tin's Press, I

Kükenthal, W., y
gie. Berlín, W
ARACHNOIDE
PLOPODA, C
1800 figuras.

Levi, H. W., y **L.**
their kin. Nue
en color.

Petrunkevitch,

xual ventral me-
arvarios; en los
o de troncos u
pecies. *Pauropus*
stados Unidos y

e longitud; blan-
íbulas y 2 pares
de patas; aber-
ventral, entre el
n los lugares hú-
nmaculata (figu-
nenudo perjudica
de la remolacha
ntas agrícolas.

Bibliografía

2. An introduction
lacmillan Co. XIII

piders, scorpions,
, Pergamon Press.
. *Historia natural*

1940. The spider
Doubleday & Co.,
lescriben también

ons of terrestrial
pridge University
ida de agua a tra-
ción, y regulación

Macfarlane. 1961.
h Isles. Vol. 1, In-
British Museum
216 figs. *Incluye*

pider. Nueva York,
ilus.
rs. Princeton, N.J.,
285 pp., 32 láms.,

jie. París, Masson
ırdigrades, Arthro-
ərates. Pp. 1-979,

ogeny of the Pyc-
pp. 19-213, 9 figs.
ıtopoda. *En* Bronn,

Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, KG. Vol. 5, pt. 4, libro 2, pp. 1-314, 223 figs.

Herms, W. B. 1961. Medical entomology. 5.ª Ed. rev. por M. T. James. Nueva York, The Macmillan Co. XI + 616 pp., 185 figs.

Kaston, B. J., y **E. Kaston.** 1953. How to know the spiders. Dubuque, Iowa, W. C. Brown Co. Editores. VI + 220 pp., 552 figs.

King, P. E. 1973. Pycnogonids, Nueva York, St. Martin's Press, Inc. 144 pp., 40 figs.

Kükenthal, W., y otros. 1926- . Handbuch der Zoologie. Berlín, Walter de Gruyter & Co. Vol. 3, pt. 2, ARACHNOIDEA, ONYCHOPHORA; vol. 4, pt. 1, DIPLOPODA, CHILOPODA, etc. Unas 1400 páginas, 1800 figuras.

Levi, H. W., y **L. R. Levi.** 1969. A guide to spiders and their kin. Nueva York, Golden Press. 160 pp., ilus. en color.

Petrunkevitch, A. 1933. The natural classification of spiders based on a study of their internal anatomy. *Connecticut Academy of Sciences Transactions,* vol. 31, pp. 299-389.

———. 1939. Catalogue of American spiders. *Idem,* vol. 33, pp. 133-338.

Pratt, H. S. 1935. Manual of the common invertebrate animals exclusive of insects. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. ARACHNOIDEA, etc., pp. 468-555, figs. 639-739.

Savory, T. H. 1964. Arachnida. Nueva York, Academic Press, Inc. XII + 291 pp., ilus.

Sharov, A. G. 1966. Basic arthropodan stock, with special reference to insects. Nueva York, Pergamon Press. XII + 271 pp., 89 figs. *Presenta un enfoque diverso de la filogenia y de la clasificación.*

Verhoeff, K. W. 1934. Symphyla and Pauropoda. *En* Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.G. Vol. 5, pt. 2, libro 3, pp. 1-200, 136 figuras.

24

Clase Crustáceos

Los CRUSTÁCEOS (Lat. *crusta,* concha dura) comprenden las pulgas de agua, los percebes, cangrejos, gambas, etc. La mayor parte de ellos son marinos, pero muchos viven en aguas dulces o salobres, y unos pocos, como las cochinillas de humedad, viven en tierra, en lugares húmedos. La mayor parte son de vida libre y algunas especies gregarias se hallan en grandes «bandadas». Los percebes son sedentarios o parásitos y otros crustáceos son comensales o parásitos de varios animales acuáticos, desde los hidroideos hasta las ballenas. Algunas especies parásitas están tan modificadas que sólo se reconoce que son crustáceos por sus formas larvarias. A pesar de estar incluidos junto con los insectos y los miriápodos en la clase MANDIBULADOS, la mayoría de los zoólogos coinciden en que los crustáceos son totalmente diferentes de estos dos grupos y también en que probablemente se originaron independientemente. Por tanto, los MANDIBULADOS, más que un taxón representante de un conjunto natural, es un taxón de conveniencia.

Los CRUSTÁCEOS constituyen la clase dominante de artrópodos acuáticos. Aunque contienen un número pequeño de especies en comparación con los insectos, presentan una morfología más variada y ocupan hábitats más diversos. Son también un grupo antiguo, con fósiles que se remontan hasta el Cámbrico, y conservan muchas formas vivientes primitivas. La gran diversidad de formas, la presencia de muchos grupos primitivos y la gran radiación adaptativa se refleja en la taxonomía superior del grupo, que es más compleja.

24-1 Características

1 Cabeza constituida por cinco somitos fusionados con dos pares de antenas, un par de mandíbulas laterales masticadoras y dos pares de maxilas; tórax formado por 2 a 60 somitos, distintos o fusionados de diversas maneras; somitos abdominales de ordinario distintos, con telson en el extremo; frecuentemente con un caparazón sobre la cabeza y parte del tórax, que forma una coraza dorsal o dos valvas laterales; apéndices modificados de distintas maneras, algunos de ordinario birrámeos.

2 Respiración por branquias (raramente por la superficie del cuerpo); pseudotráqueas en los pleópodos de algunos isópodos terrestres.

3 Excreción por uno o dos pares de glándulas antenales o maxilares; sin tubos de Malpighi.

4 Sexos separados (excepto en los CIRRÍPEDOS y algunos otros
bra a menu
tenogénesis
BRANQUIÓPO
larvarias.

24-2 Rasgos

Aunque los c
variado, se di
dibulados por
po suele est
formas primiti
mentos (hasta
tienen menos,
Los crustáceos
especializados,
serie lineal d
más avanzado
en grupos o
tagmas: cabez
nes pueden q
grupos de cru
muchos crustá
cicos y cefálic
lotórax único.
mentos que fo
uniforme en t
tos: el anteri
mandíbulas, y
destinados a l
nominan **maxi**
variados en c
éste tiende a
taxonómico.
seen ocho seg

Los apéndic
y están compu
endopodito int
ambos a un **p**
tos apéndices
tura del alime
que sólo se
formas tales
los modernos
están especiali
ferentes funcio
plo, algunas e
lizadas para
otras para ca
otras para la l
podos). Adem

gunos otros); aberturas sexuales pares; la hembra a menudo lleva los huevos consigo; con partenogénesis en los Cladóceros y en algunos Branquiópodos; en general con una o más fases larvarias.

24-2 Rasgos generales y evolución

Aunque los crustáceos constituyen un grupo muy variado, se distinguen fácilmente de los otros mandibulados por sus dos pares de antenas. El cuerpo suele estar conspicuamente segmentado; las formas primitivas tienen un mayor número de segmentos (hasta 60), mientras que las más avanzadas tienen menos, normalmente 19 (Malacostráceos). Los crustáceos primitivos tienen los segmentos poco especializados, y el cuerpo está formado por una serie lineal de unidades similares. Los crustáceos más avanzados tienen los segmentos diferenciados en grupos o **tagmas.** Generalmente presentan tres tagmas: cabeza, tórax y abdomen, pero estas regiones pueden quedar disimuladas en los diferentes grupos de crustáceos debido a la fusión. Así, en muchos crustáceos avanzados, los segmentos torácicos y cefálicos están soldados formando un **cefalotórax** único. En lo referente al número de segmentos que forman cada tagma, la cabeza es el más uniforme en toda la clase. Consta de cinco segmentos: el anterior lleva las **antenas,** el tercero, las **mandíbulas,** y los dos últimos son unos apéndices destinados a la manipulación del alimento y se denominan **maxilas.** El tórax y el abdomen son más variados en cuanto al número de segmentos, pero éste tiende a ser constante dentro de cada grupo taxonómico. Así, todos los Malacostráceos poseen ocho segmentos en el tórax.

Los apéndices del tronco suelen ser **birrámeos** y están compuestos por dos ramas articuladas: un **endopodito** interno y un **exopodito** externo, unidos ambos a un **protopodito** basal. Primitivamente, estos apéndices servían para la locomoción, la captura del alimento y la respiración, una situación que sólo se observa actualmente en unas pocas formas tales como *Artemia.* La mayor parte de los modernos crustáceos tienen extremidades que están especializadas de diverso modo para las diferentes funciones. En el cangrejo de río, por ejemplo, algunas extremidades torácicas están especializadas para manipular el alimento (maxilípedos), otras para capturarlo y sujetarlo (quelípedos) y otras para la locomoción (patas andadoras, pereiópodos). Además, muchos crustáceos han abandonado, parcial o totalmente, la condición birrámea, de modo que una sola rama, el endopodito o el exopodito, es la única unidad funcional.

En contraste con los quelicerados y los insectos, los crustáceos presentan la cutícula endurecida y reforzada por la deposición de carbonato cálcico.

El sistema circulatorio es parecido al de los quelicerados, siendo las branquias el medio normal por el que obtienen el oxígeno este grupo de animales fundamentalmente acuáticos. Las branquias suelen ser aplanadas, con finas proyecciones que se extienden desde la pared del cuerpo o desde la base de las extremidades. En las formas superiores están limitadas a menudo a ciertas extremidades, en tanto que pueden faltar en los crustáceos muy pequeños.

El sistema excretor consta de glándulas en los segmentos de las antenas o de las maxilas. La estructura de estas glándulas es semejante a la de las glándulas coxales de los quelicerados. El principal producto excretado es el amoníaco.

Como ya se indicó para los artrópodos en general, el sistema nervioso tiende a estar centralizado, y estos animales poseen una gran cantidad de órganos sensoriales tales como ojos, estatocistos, propioceptores, quimiorreceptores y quetas receptoras. A diferencia de los quelicerados, los ojos son grandes y están bien desarrollados. Presentan ojos simples y compuestos, pero estos últimos son los que se encuentran en la mayor parte de las especies. Se han hallado pruebas que indican visión del color. Parece que las funciones quimiosensoriales están localizadas en las antenas.

Con algunas excepciones, los crustáceos tienden a ser dioicos, y es normal que la fecundación sea interna, al igual que el espermatozoide carezca del flagelo locomotor. A menudo incuban los huevos; la larva resultante es una **larva nauplius** que nada libremente (pár. 24-21). En la mayoría de los crustáceos, la larva nauplius da origen a una o más fases larvarias antes de convertirse en adulto. Se puede llegar a la forma adulta tras fases larvarias sucesivas y graduales o, súbitamente, tras la metamorfosis de una fase larvaria.

Se conocen crustáceos desde el Cámbrico, pero no está claro el origen del grupo y su relación filogenética con otros mandibulados. Se cree que los crustáceos antiguos eran pequeños animales pelágicos que poseían un cuerpo formado por una serie lineal de segmentos semejantes con un par de apéndices birrámeos cuyas funciones eran la captura del alimento, la locomoción y la respiración.

De entre los crustáceos vivientes tan sólo los ANOSTRÁCEOS presentan unas condiciones semejantes. Las tendencias evolutivas principales de los crustáceos han sido, por tanto, el aumento de la tagmatización, la fusión de los segmentos, la especialización de las extremidades y, con algunas excepciones, un modo de vida béntico.

Subclase Malacostráceos (cangrejos de mar y de río, langostas, etc.)

Los crustáceos se dividen, por razones de conveniencia, en dos grupos: un grupo heterogéneo formado por taxones superiores, en general de pequeño tamaño, que se denomina colectivamente *entomostráceos*, y la subclase MALACOSTRÁCEOS, que comprende todos los crustáceos más grandes y conocidos. Más de los dos tercios de los crustáceos están incluidos en los MALACOSTRÁCEOS, razón por la cual es conveniente utilizar un miembro de esta subclase para exponer la anatomía y la fisiología de los crustáceos.

24-3 El cangrejo de río

Este animal *(Cambarus, Astacus)* resulta apropiado como introducción a los CRUSTÁCEOS (fig. 24-1). Alcanza 15 cm de longitud y tiene apéndices diferenciados, que le sirven para distintas funciones. En las aguas dulces de los ríos, lagunas y lagos se hallan en gran parte del globo cangrejos de río. La langosta *(Homarus americanus)* de agua salada, que se halla en la costa del Atlántico, es mucho mayor, pero se parece al cangrejo de río en su organización.

24-4 Rasgos externos

El cuerpo está completamente cubierto por un exoesqueleto quitinoso y endurecido, excepto en las articulaciones, donde es delgado y blando para permitir los movimientos. El cuerpo está formado por un **cefalotórax** anterior, rígido (cabeza + tórax) y un **abdomen** posterior articulado. Está formado por **somitos** (5 en la cabeza, 8 en el tórax y 6 en el abdomen), cada uno de ellos provisto de un par de **apéndices** articulados, en situación ventral. Los elementos esqueléticos de un somito, como los del abdomen, comprenden una placa dorsal transversa, **tergito** (o **terguito**), y una barra transversa, ventral, o **esternito**, unidos entre sí, lateralmente, por los **pleuritos**. Los somitos del cefalotórax están cubiertos por un **caparazón** continuo que protege la superficie dorsal y que se extiende sobre las superficies laterales formando el **braquiosteguito**. En él existe un surco transverso, el **surco cervical**, que marca la separación entre la cabeza y el tórax, y en el extremo anterior hay un **rostro** puntiagudo, medio.

Debajo del rostro, a cada lado, hay un **ojo compuesto**, pedunculado y móvil. La **boca** se halla entre las mandíbulas y el **ano** se abre ventralmente en el ancho **telson** (que no es un somito), en el extremo del abdomen. Las **branquias** se hallan debajo del braquiosteguito, a ambos lados del caparazón. Las **aberturas sexuales femeninas**, que son pares, se hallan en la base del tercer par de patas andadoras del tórax y las **masculinas** en el quinto par.

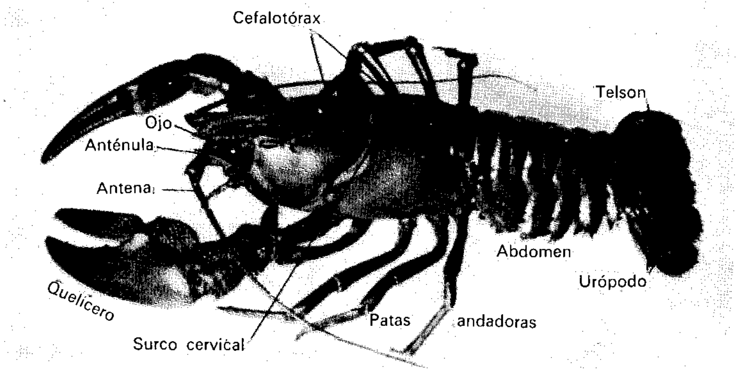


Fig. 24-1 **Clase CRUSTÁCEOS: Rasgos externos del cangrejo de río.**

TABLA 24-1
APÉNDICES DEL

	Somito * del ap
Cabeza	I Anténula
	II Antena
	III Mandíbula
	IV 1.ª maxila
	V 2.ª maxila
Tórax	VI 1.er maxilí
	VII 2.º maxilí
	VIII 3.er maxilí
	IX 1.ª pata «
	X 2.ª pata «
	XI 3.ª pata «
	XII 4.ª pata «
	XIII 5.ª pata «
Abdomen	XIV 1.er pleópo
	XV 2.º pleópo
	XVI 3.er pleópo
	XVII 4.º pleópo
	XVIII 5.º pleópo
	XIX Urópodo

* Algunos autore
6 somitos en l

e río en su or-

:to por un exo-
:epto en las ar-
ando para per-
:á formado por
eza + tórax) y
tá formado por
ıx y 6 en el ab-
de un par de
entral. Los ele-
como los **del**
lorsal transver-
transversa, ven-
teralmente, por
ıtórax están cu-
que protege **la**
sobre las super-
ısteguito. En él
o cervical, que
a y el tórax, y
tro puntiagudo,

ay un **ojo com-**
ıca se halla en-
:e ventralmente
somito), en **el**
uias se hallan
ıs lados del ca-
eninas, que son
er par de patas
as en el quinto

TABLA 24-1
APÉNDICES DEL CANGREJO DE RÍO

	Somito * y nombre del apéndice	Número y estructura de las partes			Función
		Protopodito	Endopodito	Exopodito	
Cabeza	I Anténula	3, estatocisto en la base dorsal	Corta rama articulada	Corta rama articulada	Equilibrio, tacto, gusto
	II Antena	2, poro excretor en la base ventral	Rama larga de muchos artejos	Delgada hoja puntiaguda	Tacto, gusto
	III Mandíbula	2, fuerte mandíbula + base del palpo	2 partes distales del palpo	0	Morder el alimento
	IV 1.ª maxila	2, láminas medias delgadas	1, pequeño, inarticulado	0	Manipular el alimento
	V 2.ª maxila	2, láminas bilobuladas	1, el estrecho exopodito y el epipodito forman el escafognatito para llevar agua a las branquias.		
Tórax	VI 1.er maxilípedo	2, láminas medias anchas + epipodito	2, pequeños, alargados	2, alargados, diminutos	Tacto, gusto, manipulación del alimento
	VII 2.º maxilípedo	2, cortos, con branquia	5, cortos, macizos	2, alargados	
	VIII 3.er maxilípedo	2, con branquia	5, mayores	2, alargados	
	IX 1.ª pata «andadora»	2, con branquia	5, robustos, potente pinza en el extremo	0	Pinza para la defensa y el ataque
	X 2.ª pata «andadora»	2, con branquia	5, alargados, pequeña pinza	0	Andar, coger
	XI 3.ª pata «andadora»	2, con branquia; abertura sexual en ♀	5, pinza alargada y pequeña	0	
	XII 4.ª pata «andadora»	2, con branquia	5, alargados, sin pinza	0	Andar
	XIII 5.ª pata «andadora»	2, sin branquia; abertura sexual en ♂	5, alargados, sin pinza	0	
Abdomen	XIV 1.er pleópodo	En ♀, reducidos o sin			
		En ♂, protopodito + endopodito fusionados, tubulares			Transferir espermatozoides del ♂ a la ♀
	XV 2.º pleópodo	En ♂, dos artejos	Arrollado, cónico	Filamentoso	
		En ♀, como en XVI			
	XVI 3.er pleópodo	2, cortos	Filamento articulado	Filamento articulado	Circulación del agua en ambos sexos; lleva los huevos y jóvenes en la ♀
	XVII 4.º pleópodo	2, cortos	Filamento articulado	Filamento articulado	
	XVIII 5.º pleópodo	2, cortos	Filamento articulado		
	XIX Urópodo	1, corto y ancho	1, lámina oval plana	1, lámina oval plana, articulada	Natación; protección de los huevos en la ♀

---

* Algunos autores consideran que delante del somito con la anténula hay un somito sin apéndices, con lo que habría 6 somitos en la cabeza y 20 en total.

24-5 Apéndices pares
(tabla 24-1, figs. 24-1 y 24-2)

A diferencia de las sencillas y macizas quetas de la lombriz de tierra, el cangrejo de río tiene un par de apéndices articulados en cada somito; éstos poseen grupos de músculos antagónicos para el movimiento. Las articulaciones de los apéndices torácicos no están todas en el mismo plano, por lo que estos miembros pueden moverse en varias direcciones. Los apéndices de los distintos somitos están constituidos por artejos que difieren en número, estructura y función.

Las cortas **anténulas** y las largas **antenas** son órganos sensitivos móviles que tantean y reciben estímulos del ambiente. Las gruesas **mandíbulas** estrujan la comida, que es manipulada por las **maxilas** y los **maxilípedos.** Las grandes **quelas** (pinzas) sirven para la defensa y para el ataque y las demás **patas andadoras** *(pereiópodos)* se emplean para la locomoción, la manipulación del alimento y la limpieza del cuerpo. Los **pleópodos** abdominales contribuyen a la respiración y llevan los huevos de las hembras; los anchos **urópodos,** junto con el telson, forman una ancha paleta terminal para nadar y proteger los huevos.

24-6 Músculos

En el cangrejo de río y otros artrópodos los músculos son complejos y todos se hallan dentro del exoesqueleto, en lugar de formar parte de la pared del cuerpo como en los anélidos o de ser exteriores al esqueleto, como en los vertebrados. Muchos músculos se disponen por parejas antagónicas: un **flexor** que lleva una parte hacia el cuerpo o hacia su punto de articulación y un **extensor** que la extiende. Los mayores músculos son los flexores que curvan el abdomen hacia adelante, debajo del cuerpo, cuando el cangrejo de río nada hacia atrás.

24-7 Sistema digestivo (fig. 24-3)

Comprende: 1) la **boca,** que se abre encima de las mandíbulas; 2) un corto **esófago** tubular; 3) el gran **estómago,** de paredes delgadas, situado en el tórax, que está dividido en una **cámara cardíaca** anterior, hinchada, y una **cámara pilórica** menor, detrás; 4) un **intestino medio,** corto; 5) el **intestino,** tubular y alargado, que está situado dorsalmente en el abdomen, hasta 6) el **ano,** y 7) dos grandes **glándulas digestivas** (hepatopáncreas o «hígado») debajo del estómago. Cada glándula es trilobulada y contiene muchos túbulos. Se lleva el alimento a la boca mediante las quelas del segundo y tercer par de patas, las partes blandas son cortadas y trituradas por las mandíbulas, y luego, después de pasar por el esófago, van a la cámara cardíaca. Salientes, dentro de ésta, están los **dientes,** fuertemente calcificados, uno medio y dos laterales movidos por músculos insertos fuera del estómago, que forman el **molinillo** gástrico que tritura más el alimento. La entrada de la cámara pilórica

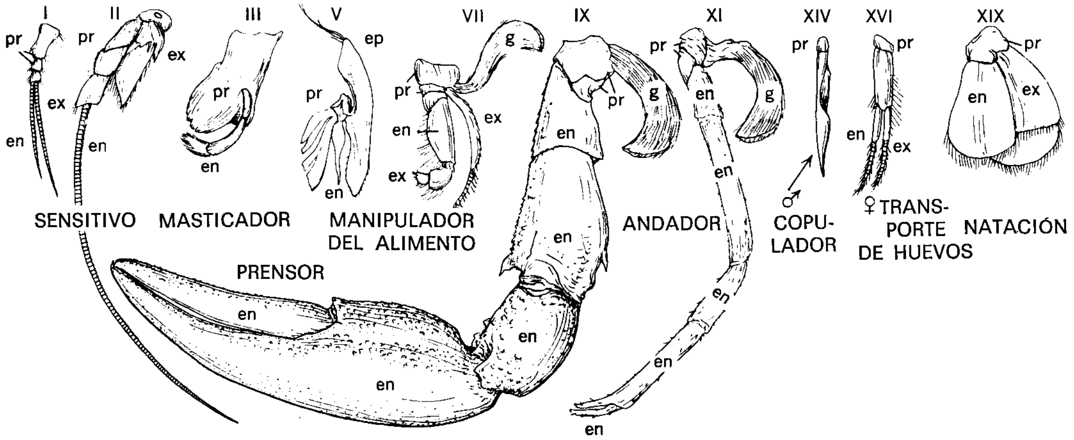


Fig. 24-2 Apéndices representativos del cangrejo de río (lado derecho, vista ventroposterior) mostrando la diferenciación estructural para las distintas funciones. *pr,* protopodito; *en,* endopodito; *ex,* exopodito: *ep,* epipodito; *b,* branquia.

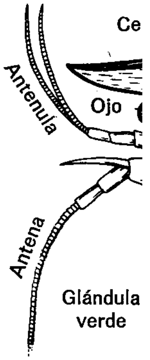


Fig.

posee numerc
sólo permiten
hepatopáncrea
na glucógeno,
intestino medi
partículas dur
molinillo gást
se transforma
expulsadas po
el intestino m
capa de quiti
continúa con

TABLA 24-2
PRINCIPALES AR

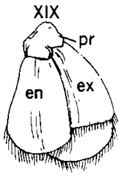
Arteria
Oftálmica (1) (Aorta anterio
Antenal (2)
Hepática (2)
Abdominal dorsa (Aorta posterio
Esternal (1)
Ventral torácica
Ventral abdomina

* Véase tabla 2

o de ser exterio-
ebrados. Muchos
antagónicas: un
l cuerpo o hacia
ensor que la ex-
los flexores que
debajo del cuer-
ı hacia atrás.

3)

abre encima de
go tubular; 3) el
adas, situado en
una **cámara car-**
cámara pilórica
edio, corto; 5) el
está situado dor-
ı el **ano,** y 7) dos
ıtopáncreas o «hí-
a glándula es tri-
ulos. Se lleva el
quelas del segun-
s blandas son cor-
ulas, y luego, des-
ı a la cámara car-
están los **dientes,**
dio y dos latera-
fuera del estóma-
strico que tritura
a cámara pilórica



;-
E NATACIÓN
/OS

osterior)
endopo-

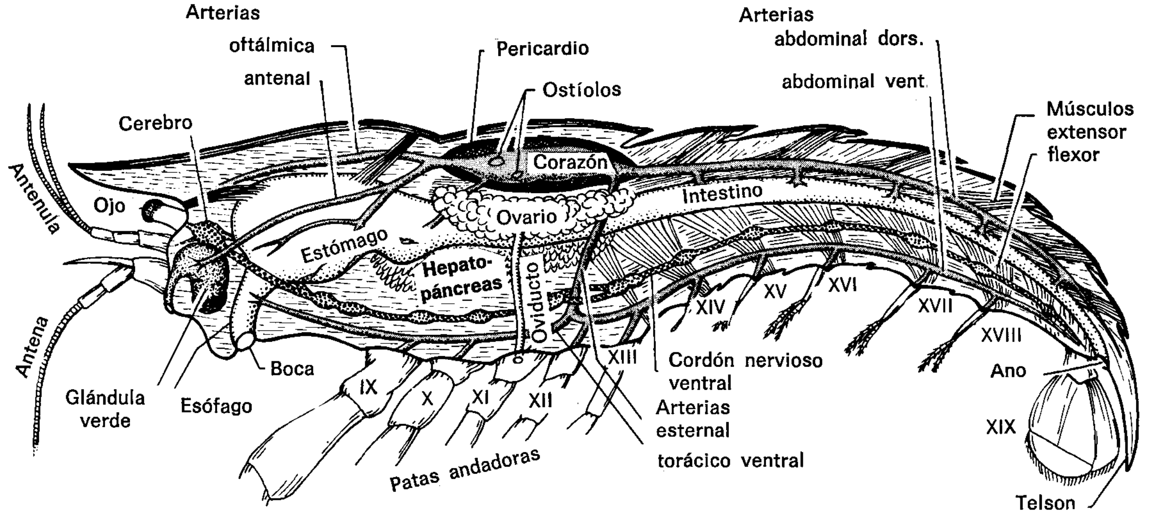

Arterias
oftálmica
antenal
Pericardio
Ostíolos
Arterias
abdominal dors.
abdominal vent.
Músculos
extensor
flexor
Cerebro
Corazón
Antenula
Ojo
Intestino
Ovario
Estómago
Hepato-
páncreas
Oviducto
XIV
XV
XVI
XVII
XVIII
Antena
Boca
XIII
Cordón nervioso
ventral
Arterias
esternal
torácico ventral
Ano
Glándula
verde
Esófago
IX
X
XI
XII
XIX
Patas andadoras
Telson

Fig. 24-3 Cangrejo de río; organización interna de una hembra. IX-XIX, somitos.

posee numerosas quetas parecidas a pelos que sólo permiten el paso de las partículas finas. El hepatopáncreas secreta enzimas digestivos, almacena glucógeno, grasa y calcio, y, juntamente con el intestino medio, absorbe el alimento digerido. Las partículas duras son expulsadas por la boca o el molinillo gástrico, y los materiales no digeridos se transforman en heces en el intestino, para ser expulsadas por el ano. El tubo digestivo, excepto el intestino medio, está tapizado por una delicada capa de quitina, que en la boca y en el ano se continúa con la cutícula externa; en cada muda se cambia todo este revestimiento. Antes de la muda se forman dos gastrolitos calcáreos en las paredes de la cámara cardíaca; se cree que almacenan cal ($CaCO_3$), obtenida del exoesqueleto viejo, la cual será luego depositada en la nueva cubierta.

24-8 Sistema circulatorio

El corto **corazón** muscular es de forma irregular y se halla suspendido en un gran **seno pericárdico** dorsal medio, situado en el tórax, mediante seis

TABLA 24-2
PRINCIPALES ARTERIAS DEL CANGREJO DE RÍO

Arteria	Origen	Dirección de la sangre	Región irrigada
Oftálmica (1) (Aorta anterior)	Corazón	Anterior a la cabeza	Ojos, anténulas, cerebro
Antenal (2)	Corazón	Anteroventral	Antenas, glándulas verdes, músculos anteriores, estómago
Hepática (2)	Corazón	Ventral	«Hígado», estómago pilórico, intestino medio
Abdominal dorsal (1) (Aorta posterior)	Corazón	Posterior, parte superior del abdomen	Intestino, telson, músculos abdominales
Esternal (1)	Base de la aorta posterior	Ventral (pasa por el cordón nervioso)	Arterias ventral torácica y ventral abdominal, gónadas
Ventral torácica (1)	Arteria esternal	Anterior, suelo del tórax	Boca, esófago, apéndices III-XI *
Ventral abdominal (1)	Arteria esternal	Posterior, suelo del abdomen	Músculos abdominales, apéndices XII-XIX *

* Véase tabla 24-1.

ligamentos que se insertan en las paredes del seno. La sangre del seno entra en el corazón por tres pares de **válvulas** (ostíolos) y es impelida, por contracción del corazón, a seis arterias que la distribuyen a todas las partes del cuerpo (tabla 24-2). Las arterias contienen válvulas que impiden el retroceso de la sangre. De las arterias más finas la sangre fluye a los espacios abiertos, o **senos,** situados entre los órganos del cuerpo, de donde se recoge en un gran **seno esternal,** que se encuentra en el suelo del tórax, y pasa a los conductos aferentes que conducen a las branquias. Allí tiene lugar el intercambio CO_2-O_2 de la respiración y la sangre vuelve por los conductos eferentes a los **senos branquiocárdicos,** que conducen por el lado interno de la pared torácica al seno pericárdico. Este **sistema lagunar** o **abierto,** que distribuye la sangre por los tejidos y que carece de venas, es característico de los artrópodos y contrasta con el sistema cerrado de los anélidos y vertebrados. El **plasma sanguíneo,** casi incoloro, tiene un pigmento respiratorio disuelto (hemocianina) que transporta el oxígeno a los tejidos; en el plasma hay **corpúsculos ameboides** libres.

24-9 Sistema respiratorio

Las **branquias** (figs. 24-4 y 24-5) son delicadas expansiones plumiformes de la pared del cuerpo, que contienen conductos sanguíneos y se hallan situadas a cada lado del tórax en una **cámara branquial.** Ésta está cubierta por una porción lateral *(branquiosteguito)* del caparazón, pero se abre ventralmente y en los dos extremos. Un saliente en forma de paleta *(ecafognatito),* de la segunda maxila, se mueve hacia atrás y adelante en un conducto existente a cada lado del caparazón para hacer pasar agua, que contiene oxígeno disuelto, por los filamentos branquiales. Las branquias están dispuestas en series longitudinales, y las **podobranquias** están insertas en los coxopoditos de los apéndices VII-XII y la doble serie de **artrobranquias** (anterior VII-XII, posterior VIII-XII) a las membranas que unen estos apéndices al tórax. En total hay diecisiete a cada lado. En el género *Pacifastacus* hay una **pleurobranquia** en el tórax, derivada de la pared del cuerpo, sobre el apéndice XIII.

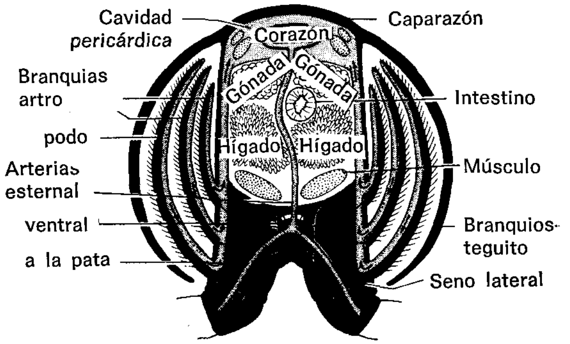


Fig. 24-4 Cangrejo de río. Sección transversal del cuerpo al nivel del corazón; las flechas indican el curso de la corriente sanguínea. Oscuro, sangre no oxigenada; claro, sangre oxigenada.

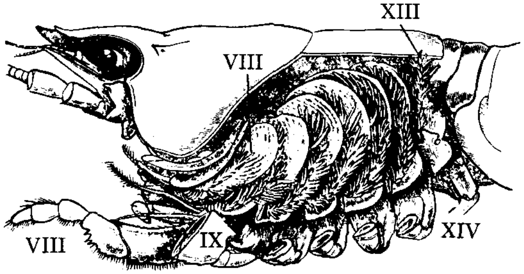


Fig. 24-5 Cangrejo de río. Las branquias (podobranquias) al descubierto por haberse levantado el branquiosteguito. *(Según Huxley.)*

24-10 Sistema excretor

Dos grandes **glándulas verdes** (glándulas antenales) en posición ventral en la cabeza y delante del esófago, *sirven para eliminar las substancias de desecho de la sangre y de los líquidos del cuerpo.* Estas glándulas constan de una región glandular, una «vejiga» dilatada de paredes delgadas y un conducto que se abre ventralmente en el segmento basal de la antena. Las cavidades de los órganos excretores y genitales son los únicos restos del celoma existentes en los artrópodos; los espacios existentes dentro del cuerpo constituyen el **hemocele,** que no es comparable al gran celoma de los anélidos.

24-11 Sistema nervioso

En el cangrejo de río, este sistema tiene una semejanza general al de la lombriz de tierra, pero es relativamente mayor (fig. 24-6). Los **ganglios supraesofágicos** («cerebro»), situados en la cabeza, envían nervios a los ojos, anténulas y antenas, y un

uias (podobranquias)
el branquiosteguito.

un conducto exis-
para hacer pasar
ıelto, por los fila-
ıias están dispues-
las **podobranquias**
s de los apéndices
robranquias (ante-
I) a las membra-
tórax. En total hay
énero *Pacifastacus*
tórax, derivada de
éndice XIII.

lándulas antenales)
y delante del esó-
ıbstancias de dese-
s del cuerpo. Estas
ón glandular, una
elgadas y un con-
en el segmento ba-
de los órganos ex-
icos restos del ce-
; los espacios exis-
uyen el **hemocele,**
celoma de los ané-

na tiene una seme-
tierra, pero es re-
os **ganglios supra-**
en la cabeza, en-
as y antenas, y un

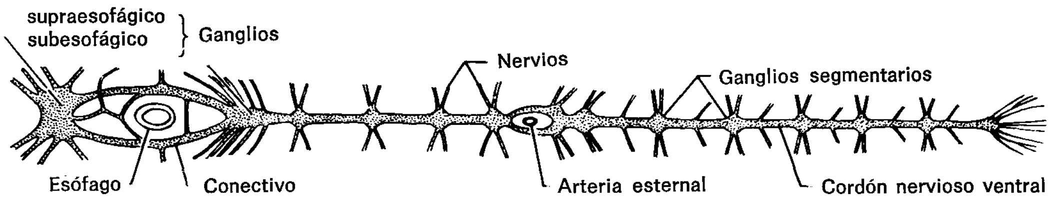


Fig. 24-6 Cangrejo de río. El sistema nervioso visto dorsalmente.

par de **conectivos circumesofágicos** los unen con los **ganglios subesofágicos,** situados detrás de la boca, en el extremo anterior del doble **cordón nervioso ventral.** Los ganglios subesofágicos, fusionados, del adulto, corresponden a seis (o cinco) pares de ganglios separados en el embrión; los nervios emitidos por ellos se van a los apéndices bucales, esófago, glándulas verdes y músculos anteriores. A lo largo del cordón nervioso, cada somito, desde el VIII al XIX, posee un par de ganglios fusionados que envían nervios a los apéndices, músculos y otros órganos. Fibras nerviosas gigantes surgen de los cuerpos celulares del cerebro y contribuyen al reflejo de huida rápida del cangrejo.

24-12 Órganos de los sentidos

El cangrejo de río, al igual que la mayoría de los crustáceos superiores, tiene un grupo de órganos sensoriales muy desarrollados. Permiten al cangrejo de río explorar su ambiente continuamente para encontrar abrigo, alimento y pareja, así como evitar el ambiente desfavorable y los enemigos. Gran parte del cuerpo es sensible al **tacto,** especialmente las quelas, quelípedos, piezas bucales, parte inferior del abdomen y borde del telson. En estas regiones hay numerosos **pelos táctiles,** que son delicadas proyecciones cuticulares de aspecto de pluma, con fibras que comunican con los nervios sensitivos que se encuentran bajo la cutícula. El **sentido químico** (gusto+olfato) reside en los pelos de las anténulas, extremos de las antenas, piezas bucales y extremos de las quelas. Si se deposita jugo de carne, mediante una fina pipeta, sobre cualquiera de estas partes, el animal hace vibrar sus piezas bucales, se excita y se dirige hacia el estímulo. La carne situada en las proximidades de un cangrejo de río es descubierta por éste cuando los jugos que se difunden de la misma a través de agua alcanzan los órganos sensitivos. El sentido del **equilibrio** u orientación a la gravedad consiste en un pequeño saco tapizado de quitina, el **estatocisto,** que se abre dorsalmente debajo de los finos pelos del segmento basal de cada anténula. Contiene una cresta con numerosos **pelos sensoriales** finos, dirigidos hacia arriba, a los cuales se adhieren los granos de arena mediante el mucus y sirven de **estatolitos.** La acción de la gravedad sobre los estatolitos produce estímulos a través de los pelos, los cuales están unidos a un nervio «auditivo» que va al cerebro. Cuando el cuerpo se inclina o se invierte, se altera la dirección de la fuerza de la gravedad sobre los estatolitos y el cerebro recibe un estímulo diferente, el cual determina el enderezamiento del animal. Con la muda, el revestimiento del estatolito y los granos de arena se pierden, pero pronto se adquieren nuevos granos del fondo. Se puede demostrar su función colocando en agua filtrada que no contenga partículas extrañas un cangrejo de río que acabe de mudar, de manera que no pueda adquirir nuevos granos del fondo. Se puede demostrar su función colocando en agua filtrada que no contenga partículas extrañas un cangrejo de río que acabe de mudar, de manera que no pueda adquirir nuevos estatolitos; su equilibrio quedará perturbado. Si se colocan limaduras de hierro en el agua, algunas entrarán en los estatocitos; si entonces se coloca un imán encima o en un lado del cangrejo, éste reaccionará volviendo su superficie ventral hacia el imán.

Los **ojos compuestos** (fig. 24-7) poseen una superficie externa, redondeada, cubierta por una cutícula transparente, la **córnea,** la cual está dividida en unas 2500 **facetas** microscópicas, cuadradas. La faceta es el extremo externo de una unidad visual de forma cónica, el **omatidio.** Cada uno de éstos consiste en: 1) la faceta de la córnea o **cristalino;** 2) dos **células corneógenas,** que secretan el cristalino; 3) un **cono cristalino** formado por cuatro células cónicas; 4) **células pigmentarias distales** alrededor del cono; 5) una larga **retínula** cónica formada por ocho células que, en la zona central donde se encuentran, forman un **rabdoma; 6) células pigmentarias basales,** alrededor de la retínula, y 7) una **célula del tapete** entre las bases internas de

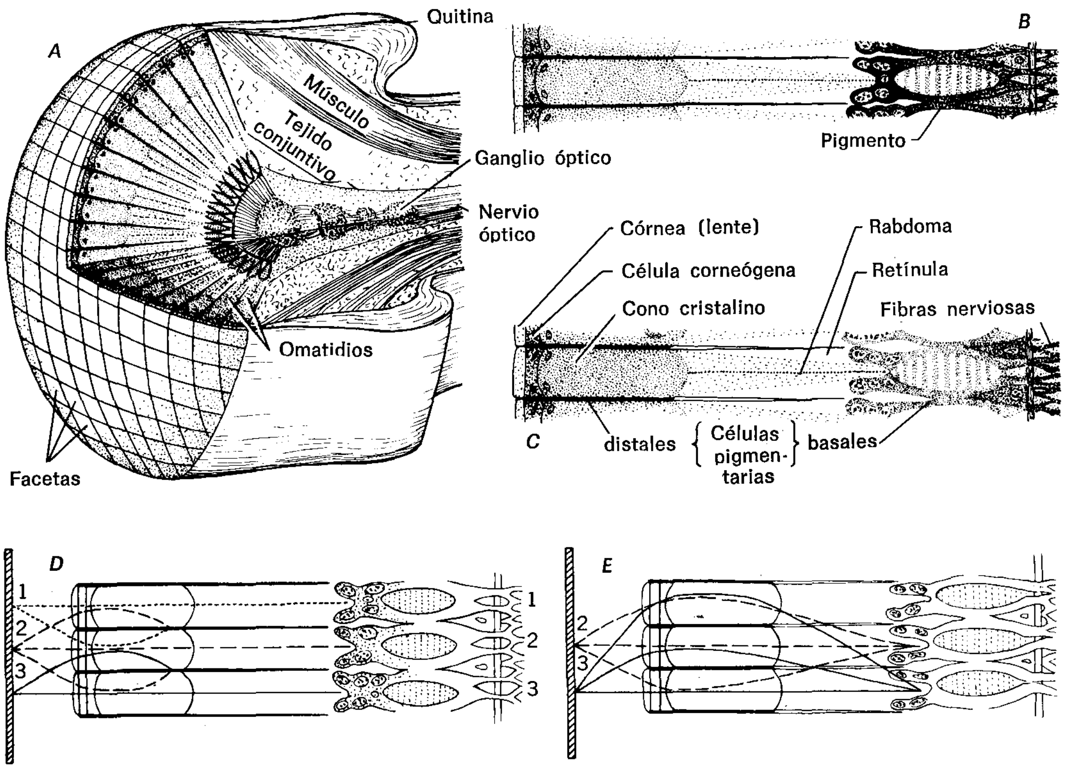


Fig. 24-7 **Cangrejo de río. El ojo compuesto, esquemático.** *A.* Ojo entero, en sección, para mostrar su estructura general. *B.* Un omatidio a la luz, pigmento extendido. *C.* Omatidio en la oscuridad, pigmento contraído. *D.* Imagen por aposición formada por imágenes separadas en las retínulas, procedentes de los puntos 1, 2, 3 del objeto. *E.* Imagen por superposición; cada retínula recibe rayos oblicuos y directos de más de un punto. *(Adaptado en parte de Imms, Textbook of entomology, E. P. Dutton & Co., Inc.)*

las células retinulares. Los extremos internos de las células retinulares penetran en la **membrana basal,** sobre la que descansan todos los omatidios, y cada uno de ellos se comunica con el **nervio óptico** mediante una **fibra nerviosa** que atraviesa los cuatro **ganglios ópticos**; el nervio óptico llega al *cerebro.*

El ojo forma imágenes de dos maneras (figura 24-7*D* y *E*). Con luz fuerte el pigmento se extiende y aísla cada omatidio de los adyacentes. La luz de cualquier área pequeña de un objeto, que pase axialmente a través de un cristalino, alcanzará la retínula sensible a la luz y estimulará sus fibras nerviosas, pero los rayos que entran formando un ángulo son refractados por el pigmento y absorbidos. El ojo forma de cualquier objeto una **imagen en mosaico** o **por aposición,** pues la luz de las distintas partes del objeto se registra en omatidios diferentes. Cualquier pequeño cambio de posición del objeto estimulará a nuevos omatidios; por ello el ojo compuesto es especialmente eficiente para registrar los movimientos. Cuando la luz es débil, el pigmento retrocede hacia las partes distales y basales de los omatidios, entonces los rayos luminosos pasan a los omatidios adyacentes y en la retínula se forma una **imagen por superposición** o continua, la cual, probablemente, es menos clara que la imagen por aposición, pero produce un estímulo relativamente más intenso respecto a la cantidad de luz recibida.

24-13 Sistema reproductor

En el cangrejo de río los sexos están separados y la hembra tiene el abdomen relativamente más ancho que el macho. Los dos primeros pares de apéndices del abdomen del macho son tubulares, para transferir los espermatozoides. Las gónadas son huecas y trilobuladas en los dos sexos. En el **macho** los dos **testículos,** blandos y blancos, están fusiona-

dos y situado
lado hay un
que se extien
base de la q
los dos **ovari**
y localizació
huevos se de
cie interna, y
to que se ab

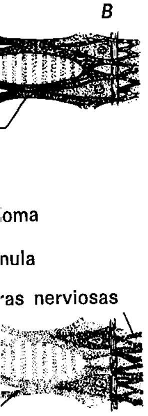
24-14 Distri

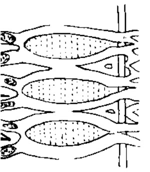
Varios génerc
ces de Euras
rica del Nor
Sudamérica
en África ni
Unidos hay
6 géneros co
Misisipí haci
barus diogen
Onconectes
del Norte y
Pacífico. *Pro*
Golfo, se ha
nia.

Las especie
de ellas exca
a 90 cm, rec
meneas de b
permanentem
durante los
en lugares h
quía. Las es
bajo de las
charcas, lago
rápidas. Una
das a las ag

24-15 Histo

El cangrejo
condiéndose
tas o en gal
posible de s
que le rodea
su escondite
las antenas
mientos resp
dices, para
Coge toda cl





para mos-
en la oscu-
en las retí-
da retínula
extbook of

os. Cuando la luz es
acia las partes dista-
, entonces los rayos
s adyacentes y en la
por superposición o
nte, es menos clara
pero produce un es-
so respecto a la can-

s están separados y
lativamente más an-
neros pares de apén-
son tubulares, para
Las gónadas son hue-
sexos. En el **macho**
ancos, están fusiona-

dos y situados debajo del seno pericárdico. A cada lado hay un **vaso deferente** alargado y arrollado, que se extiende ventralmente y desemboca en la base de la quinta pata andadora. En la **hembra** los dos **ovarios** pueden compararse, por su forma y localización, con los testículos del macho. Los huevos se desarrollan en folículos, en la superficie interna, y son expulsados mediante un **oviducto** que se abre cerca de la tercera pata andadora.

24-14 Distribución y ecología

Varios géneros y especies habitan en las aguas dulces de Eurasia, Australia, Nueva Zelanda, América del Norte desde Canadá a Guatemala, y la Sudamérica meridional. No se encuentra ninguno en África ni en la región oriental. En los Estados Unidos hay 6 especies de la costa del Pacífico y 6 géneros con unas 175 especies desde el valle del Misisipí hacia el Este. Son especies comunes *Cambarus diogenes* y *bartoni* en los Estados orientales, *Onconectes virilis* y otros en los Estados centrales del Norte y *Pacifastacus leniusculus* en la costa del Pacífico. *Procambarus clarkii,* de los Estados del Golfo, se ha aclimatado en gran parte de California.

Las especies se segregan ecológicamente. Muchas de ellas excavan galerías a una profundidad de 30 a 90 cm, rectas o ramificadas, coronadas por chimeneas de barro debajo del agua. Algunos viven permanentemente dentro de galerías, otros salen durante los períodos de lluvia, y algunos excavan en lugares húmedos sólo durante períodos de sequía. Las especies que no excavan se cobijan debajo de las rocas o de los detritos del fondo en charcas, lagos o acequias, o en corrientes, lentas o rápidas. Unas pocas especies ciegas están confinadas a las aguas subterráneas, y viven en cuevas.

24-15 Historia natural

El cangrejo de río habita solitario en el fondo, escondiéndose de día debajo de las piedras, en grietas o en galerías, donde mantiene la mayor parte posible de su cuerpo en contacto con los objetos que le rodean. El animal se sitúa en la entrada de su escondite con las quelas extendidas, moviendo las antenas mientras los pleópodos realizan movimientos respiratorios; a veces mueve otros apéndices, para recibir estímulos o detectar alimento. Coge toda clase de alimento que pase a su alcance y sale para coger el que ve cerca, volviendo luego a su guarida. Resiste los ataques mediante sus potentes quelas y trata de evitar que se le saque de su refugio; si éste se abre o levanta, el animal se precipita en busca de otro nuevo. El cangrejo de río puede andar hacia adelante, de lado, oblicuamente o hacia atrás, con el cuarto par de patas soportando gran parte del peso del cuerpo. Extendiendo el abdomen, los urópodos y el telson y flexionándolos entonces rápidamente debajo del cuerpo, la resistencia ofrecida a estas partes anchas por el agua permite al animal nadar o moverse hacia atrás, y una repetición rápida de esta acción permite, a menudo, que escape al peligro. Los cangrejos de río se ven más fácilmente cuando comen activamente, en primavera o a principios de verano; con el tiempo frío se retiran en galerías u otros escondrijos seguros, debajo del agua. Durante los períodos de sequía, las galerías son retiros para los peces y otros animales acuáticos que luego salen para volver a ocupar las lagunas transitorias.

Su alimento consiste en larvas de insectos, gusanos, crustáceos, pequeños caracoles, peces y renacuajos, además de substancia animal muerta. Las especies minadoras se alimentan en gran parte de tallos y raíces de plantas, y otras especies también consumen materiales semejantes. Los enemigos de los cangrejos de río, además del hombre, son ciertos peces, las grandes salamandras, tortugas y serpientes de agua, garzas, martines pescadores, y otras aves, y algunos mamíferos acuáticos.

24-16 Muda

Puesto que el exoesqueleto es rígido, es necesaria la muda a intervalos para que el cuerpo pueda aumentar de tamaño. Los jóvenes mudan aproximadamente cada dos semanas y los adultos suelen hacerlo dos veces al año, a finales de la primavera y en verano. Existen muchas pruebas experimentales que demuestran que la hormona del órgano X inhibe la muda pero que su acción se suspende periódicamente; entonces la hormona del órgano Y induce la muda (pár. 8-2).

El proceso completo tiene cuatro fases: 1) premuda (proecdisis), que incluye el adelgazamiento de la cutícula y el almacenamiento de cal en los gastrolitos o hepatopáncreas; 2) muda (ecdisis), desprendimiento del viejo esqueleto y dilatación del cuerpo por absorción de agua; 3) postmuda (metecdisis), deposición rápida de quitina y sales en la cutícula y 4) intermuda, período en el que se almacenan las reservas para la próxima muda y crece el tejido. Antes de la muda son digeridas las capas internas de cutícula, el calcio es reabsorbido y debajo del viejo exoesqueleto crece uno nuevo, blando, que se separa del anterior; los músculos y otras estructuras de los apéndices se reblandecen y reducen su masa. Entonces la vieja cutícula se abre dorsalmente, entre el caparazón y el abdomen, y el animal sale lentamente, dejando su antigua cubierta completa incluso en detalles tan mínimos como son el revestimiento del tubo digestivo, las facetas de los ojos y las quetas. En este momento tiene lugar una abundante entrada de agua en el tubo digestivo, lo cual hace que aumente el volumen del cuerpo y se estire la nueva cutícula. El animal se esconde de sus enemigos mientras la nueva cutícula se está endureciendo.

24-17 Regeneración

El cangrejo de río puede reemplazar las partes perdidas principalmente los apéndices y los ojos, pero en menor proporción que otros animales inferiores, como los cnidarios y las lombrices de tierra. Esta capacidad de **regeneración** es mayor en los animales jóvenes que en los viejos. Después de la pérdida o la extirpación de un apéndice, se forma el nuevo, parcialmente, en la nueva muda y su tamaño aumenta con las mudas sucesivas, hasta que se recupera completamente. Si se corta el extremo de un ojo puede seguir una regeneración normal, pero si se corta todo el ojo puede ser substituido por una especie de antena. Esta regeneración de una parte distinta de la perdida recibe el nombre de **heteromorfosis.**

24-18 Autotomía

Los cangrejos de río y otros crustáceos, particularmente los cangrejos de mar, poseen la facultad de la autoamputación, o **autotomía,** de las patas torácicas. Si se rompe o lastima gravemente un quelípedo o una pata andadora, los cinco segmentos terminales se desprenden y quedan en poder del enemigo. La fractura tiene lugar por un plano de rotura definido, marcado por una fina línea circular en el segmento basal del endopodito del quelípedo y en la tercera articulación en las otras patas. Este procedimiento sirve para evitar la pérdida innecesaria de sangre. Transversalmente en el interior del apéndice, en el lado proximal del plano de rotura, hay un diafragma transversal con una pequeña abertura por la cual pasan los nervios y arterias. La articulación está reforzada por las espinas externas, que se entrelazan, y la rotura se efectúa por la acción de un músculo especial, distal respecto al diafragma. Cuando se desprende la pata, la abertura se obtura rápidamente por un coágulo de sangre y un pequeño pliegue o válvula; luego se cierra pronto por crecimiento celular. Se inicia el crecimiento de una nueva pata en miniatura y en las mudas siguientes va creciendo hasta alcanzar el tamaño normal, con lo cual la substitución es completa.

24-19 Reproducción

Cambarus limosus (affinis) de los estados del Este de los EE. UU. se aparea en marzo. El macho coge e invierte a una hembra, se coloca encima de ella, agarra todas sus patas andadoras con sus dos quelas y flexiona su telson estrechamente sobre el extremo del abdomen de ella, de manera que la mantiene inmóvil (fig. 24-8). Con la ayuda de una de sus cinco patas andadoras presiona con el extremo de los dos pleópodos modificados de su somito XIV sobre el receptáculo espermático (annuli) existente entre los somitos XII y XIII en el tórax de la hembra. Entonces los espermatozoides pasan, en el mucus, hacia los receptáculos de la hembra; luego los animales se separan. Algunos días o semanas después, la hembra limpia cuidadosamente su abdomen y pleópodos, permanece patas arriba con el abdomen muy flexionado y emite por las glándulas de los pleópodos una secreción viscosa. Pron-

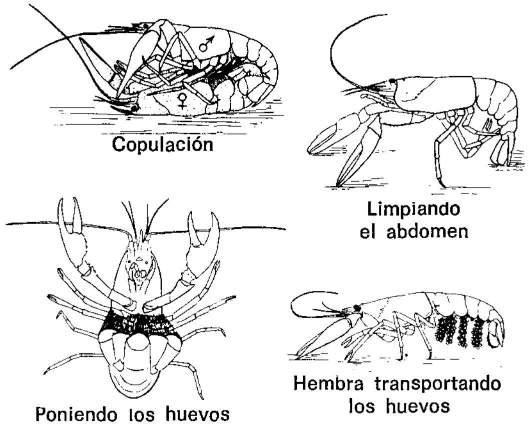


Fig. 24-8 Cangrejo de río. Actividades en la reproducción. (*Según Andrews,* 1904.)

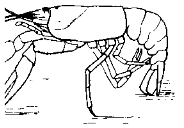
to expulsa de
(de 2 mm de
matozoides de
te la secreción
pronto vuelve
va a un escor
como racimos
tos de los ple
semanas para
cangrejos en n
longitud, tran
mudada dentr
rante los prir
mudas, aumen
una de ellas.
hasta la segur
ella durante a
dependizan. A
de longitud y
ma de los ac
siana, se apar
huevos a fines
en unos quin
el invierno y
tamaño (85 m
Europa, *Astac*

Espermatozoic
B

Fig.
ova
hen
telc
G.

ansversal con una
ısan los nervios y
orzada por las es-
ın, y la rotura se
ulo especial, distal
: desprende la pa-
nente por un coá-
pliegue o válvula;
miento celular. Se
va pata en minia-
'a creciendo hasta
lo cual la substi-

s estados del Este
zo. El macho coge
ca encima de ella,
; con sus dos que-
nente sobre el ex-
anera que la man-
ayuda de una de
na con el extremo
de su somito XIV
(annuli) existen-
en el tórax de la
ozoides pasan, en
le la hembra; lue-
ınos días o sema-
uidadosamente su
: patas arriba con
nite por las glán-
ción viscosa. Pron-



'a transportando
los huevos

; en la reproducción.

to expulsa de los oviductos los 200 a 400 huevos (de 2 mm de diámetro), fecundados por los espermatozoides de los receptáculos seminales, y, mediante la secreción, se fijan a sus pleópodos, la hembra pronto vuelve a adquirir su posición normal y se va a un escondrijo, llevando los huevos colgando como racimos y aireándolos mediante movimientos de los pleópodos. Son necesarias cinco o más semanas para la eclosión. Los recién nacidos son cangrejos en miniatura (fig. 24-9) de unos 4 mm de longitud, transparentes y adheridos a la cutícula mudada dentro del huevo antes de la eclosión. Durante los primeros meses tienen lugar frecuentes mudas, aumentando el tamaño del cangrejo en cada una de ellas. Permanecen adheridos a la hembra hasta la segunda fase, luego permanecen cerca de ella durante algunos días más y finalmente se independizan. A fines de otoño miden de 25 a 50 mm de longitud y han adquirido la coloración y la forma de los adultos. *Procambarus clarkii*, de Luisiana, se aparea a fines de primavera y pone los huevos a fines de verano, los cuales se desarrollan en unos quince días. Los jóvenes crecen durante el invierno y algunos alcanzan un considerable tamaño (85 mm) en febrero. En las aguas frías de Europa, *Astacus fluviatilus* produce huevos en octubre o noviembre, los cuales no se desarrollan hasta el junio próximo.

24-20 Otros malacostráceos

La subclase MALACOSTRÁCEOS constituye más de los dos tercios de todos los crustáceos e incluye todas las especies más grandes y mejor conocidas. La estructura de esta subclase es considerablemente más uniforme que la de los diversos grupos de entomostráceos. Por esta razón la anatomía ya descrita del cangrejo de río es apropiada para resumir estos animales. No obstante, se mencionarán otros malacostráceos para dar una idea de la diversidad de la subclase.

Los malacostráceos más primitivos son las especies del orden LEPTOSTRÁCEOS que son los únicos malacostráceos que poseen ocho segmentos abdominales en vez de seis. Son también los primeros malacostráceos que aparecen en el registro fósil del Silúrico.

Las galeras, del orden ESTOMATÓPODOS, son sorprendentes animales semejantes a mantis religiosas acuáticas (fig. 24-12). Tienen el tórax y la región cefálica pequeñas y el abdomen grande. Los segun-

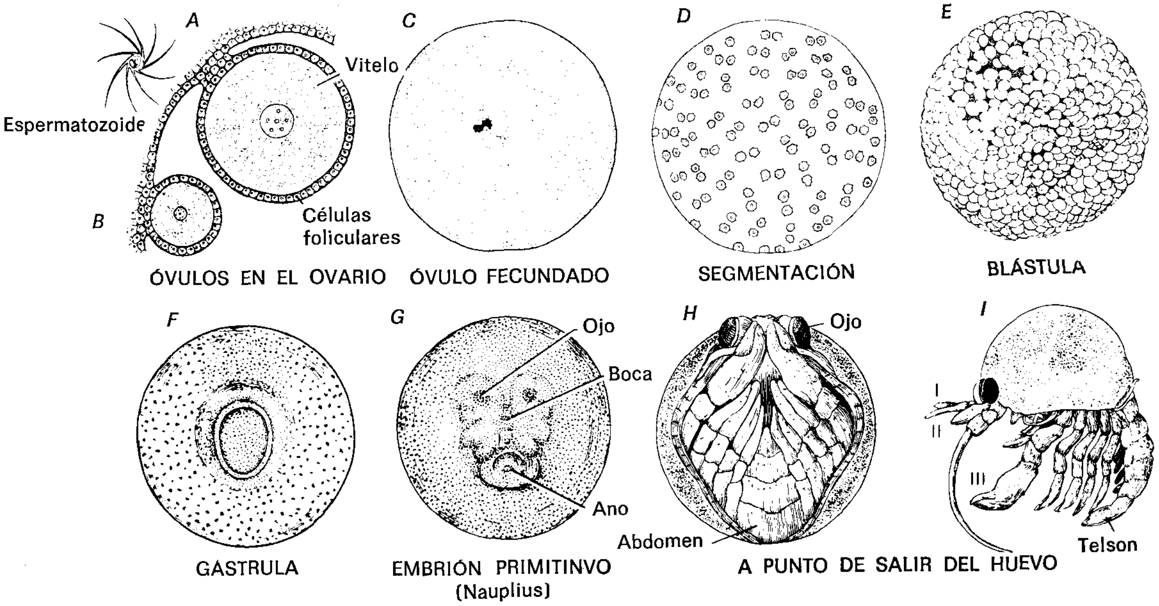


Fig. 24-9 Desarrollo del cangrejo de río; las figuras aumentadas diferentemente. *A, B.* Óvulos en el ovario, rodeados por células foliculares; al ser puestos quedan adheridos a los pleópodos de la hembra (fig. 25-9). *D, E.* La segmentación es superficial. *F.* La gástrula se forma por debajo del vitelo. *F-H.* Vista ventral. *I.* Joven sacado del huevo inmediatamente antes de nacer. *(A, B, de G. B. Howes, Atlas of Zootomy, The Macmillan Co.; C-E, según Zehnder,* 1934; *F-I, según Huxley.)*

dos apéndices torácicos están agrandados, con el último dedo provisto de espinas agudas o endurecido como la hoja de un cuchillo y plegado en un surco de segmento inmediato proximal del apéndice, muy semejante a la hoja de una navaja. Estos apéndices se emplean para capturar las presas mediante el cierre brusco de la hoja.

En los MALACOSTRÁCEOS dominan dos superórdenes: los PERACÁRIDOS y los EUCÁRIDOS. Ambos poseen más del 90 por ciento de las especies. Representan las dos líneas evolutivas principales dentro de esta subclase. Los PERACÁRIDOS se distinguen de los EUCÁRIDOS por los caracteres siguientes: 1) carecen de fases larvarias, las crías se asemejan a los adultos; 2) poseen una bolsa incubadora ventral en la que son transportados los huevos; 3) el caparazón, si existe, no está unido a todos los segmentos torácicos. Por otra parte, los EUCÁRIDOS tienen una serie de fases larvarias, carecen de bolsa incubadora ventral y el caparazón está unido a todos los segmentos torácicos. En los dos superórdenes pueden observarse las mismas tendencias evolutivas. Así, las formas primitivas son filtradoras, y las más avanzadas son omnívoras o depredadoras. La mayor parte de los peracáridos son organismos pequeños. Los miembros del orden ISÓPODOS tienen en general el cuerpo aplanado dorsoventralmente y viven en los substratos duros, en donde raspan o arrancan el alimento (figs. 24-10, 24-11 y 24-13). Un grupo es interesante porque se alimenta de madera excavándola y la destruye. Muchos isópodos son también parásitos y algunos son morfológicamente aberrantes. Los ANFÍPODOS comprenden las pulgas de mar, que se encuentran entre las algas en descomposición de las playas (figuras. 24-10, 24-11 y 24-13) y también formas curiosas como los ciámidos, que viven sobre las ballenas, y los caprélidos, que son muy semejantes a mantis religiosas en miniatura. En contraste con los isópodos, que también son terrestres, los anfípodos son casi exclusivamente acuáticos.

El orden dominante de los eucáridos es el de los

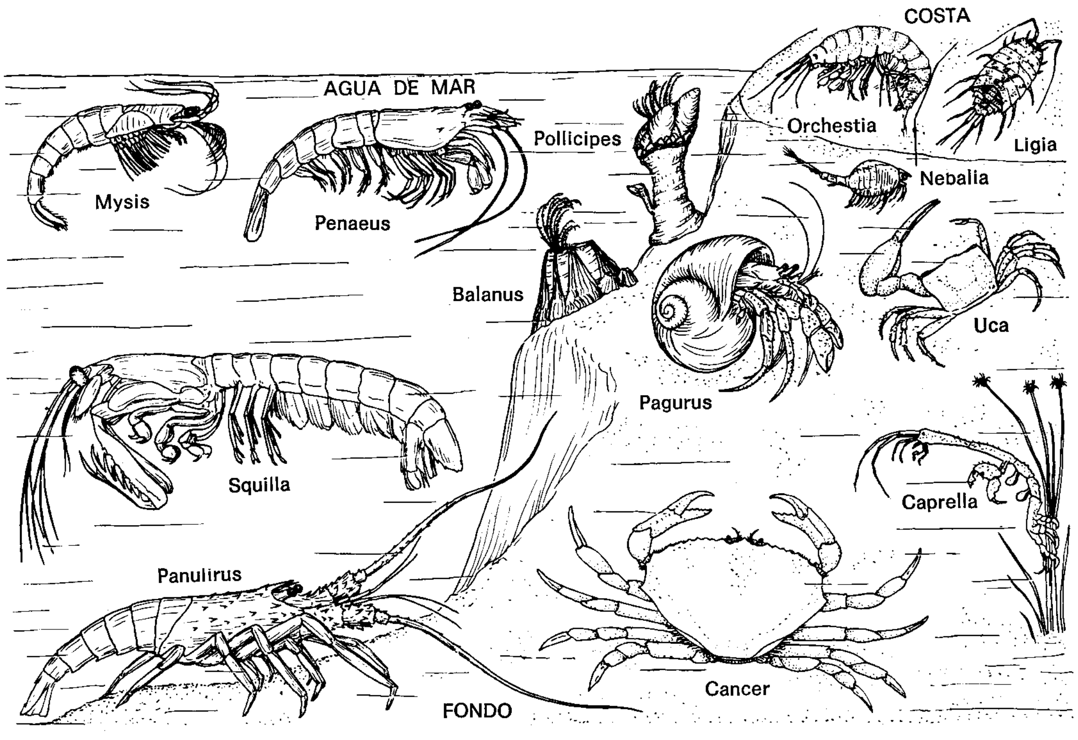


Fig. 24-10 Clase CRUSTÁCEOS. Algunas formas marinas en sus respectivos hábitats; generalmente reducidas, pero no a la misma escala. Subclase CIRRÍPEDOS, Orden TORÁCICOS: *Pollicipes; Balanus*, percebe. Subclase MALACOSTRÁCEOS, Orden LEPTOSTRÁCEOS: *Nebalia.* Orden MISIDÁCEOS: *Mysis.* Orden ISÓPODOS: *Ligia.* Orden ANFÍPODOS: *Orchestia*, pulga de mar; *Caprella.* Orden ESTOMATÓPODOS: *Squilla*, galera. Orden DECÁPODOS: *Penaeus*, gamba; *Panulirus*, langosta; *Pagurus*, cangrejo ermitaño; *Cancer*, cangrejo de mar comestible; *Uca*, cangrejo violinista.

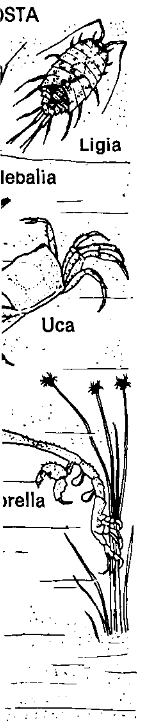
Fi
cl
O
Ec
O
O
y

DECÁPODOS,
río (fig. 24-1
tremadamen
los hábitats
presenta tan
tema nervio
de comporta
hábitat y su
deramente r
nes de come
como las es
también el «
sentan much
nación de lo
el cangrejo
y la emplea
sentan un
Los cangr
por organism
bes— y algu
adhieren a
crece sobre
cual vive ur
suelve, dejar
esponja, que

24-21 Larva

Como much
los cangrejo
a los adultos

mismas tendencias
imitivas son filtra-
n omnívoras o de-
los peracáridos son
bros del orden Isó-
po aplanado dorso-
bstratos duros, en
mento (figs. 24-10,
teresante porque se
y la destruye. Mu-
sitos y algunos son
s ANFÍPODOS com-
se encuentran entre
e las playas (figu-
ambién formas cu-
viven sobre las ba-
n muy semejantes
. En contraste con
terrestres, los an-
acuáticos.
cáridos es el de los



eralmente
es; Bala-
MISIDÁ-
Caprella.
langosta;

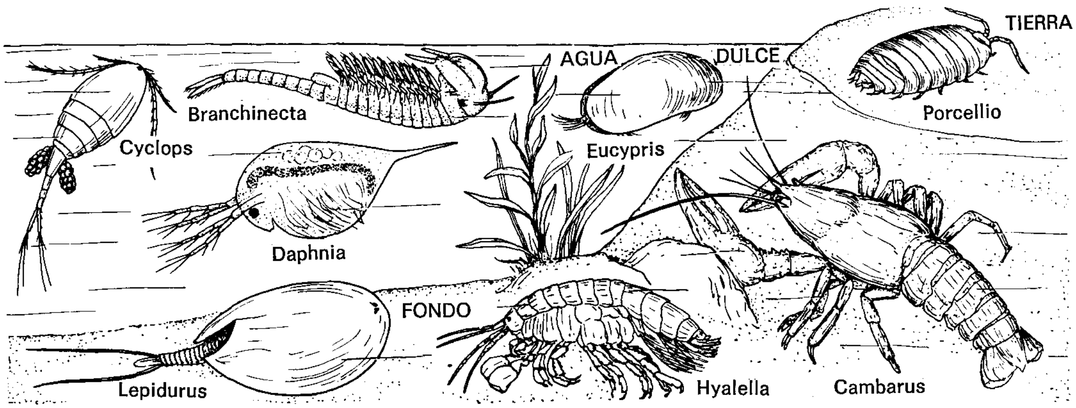


Fig. 24-11 Clase CRUSTÁCEOS. Algunas formas de agua dulce en sus hábitats característicos. Subclase BRANQUIÓPODOS, Orden ANOSTRÁCEOS: *Branchinecta;* Orden NOTOSTRÁCEOS: *Lepidurus.* Orden DIPLOSTRÁCEOS: *Daphnia,* pulga de agua. Subclase OSTRÁCODOS, Orden PODÓCOPOS: *Eucypris.* Subclase COPÉPODOS, Orden CICLOPOIDES: *Cyclops.* Subclase MALACOSTRÁCEOS, Orden ISÓPODOS: *Porcellio,* cochinilla de humedad (terrestre); Orden ANFÍPODOS: *Hyalella.* Orden DECÁPODOS: *Cambarus,* cangrejo de río. Algunos aumentados *(Daphnia, Eucypris, Cyclops)* y otros reducidos, pero no a la misma escala.

DECÁPODOS, entre los que se halla el cangrejo de río (fig. 24-14). Se trata de un grupo grande y extremadamente diverso que se encuentra en todos los hábitats. Al ser el grupo más evolucionado, presenta también una mayor concentración del sistema nervioso central y, en consecuencia, modelos de comportamiento. Muchas de las adaptaciones al hábitat y su supervivencia en general son verdaderamente notables e incluyen complejas relaciones de comensalismo con otros invertebrados tales como las esponjas, los cnidarios y los moluscos, y también el «comportamiento de limpieza» que presentan muchas especies y que consiste en la eliminación de los parásitos de los peces. Otros, como el cangrejo ermitaño, elige una concha de molusco y la emplea como refugio, mientras que otros presentan un complejo comportamiento reproductor.

Los cangrejos de mar pueden quedar cubiertos por organismos marinos —algas, esponjas o percebes— y algunos arrancan trozos de esponjas y los adhieren a su caparazón. Una esponja *(Suberites)* crece sobre la concha de un caracol, dentro de la cual vive una clase de cangrejo ermitaño, y la disuelve, dejando al cangrejo encajado dentro de la esponja, que lo protege.

24-21 Larvas de los malacostráceos

Como muchos otros invertebrados de agua dulce, los cangrejos de río al salir del huevo se parecen a los adultos excepto en algunos pequeños detalles. Muchos crustáceos marinos, no obstante, poseen varias fases larvarias, siendo las más jóvenes completamente distintas a los adultos. Estas pequeñas larvas sirven para la dispersión, especialmente de las formas sedentarias. Las primeras tres formas larvarias de la langosta poseen exopoditos en las

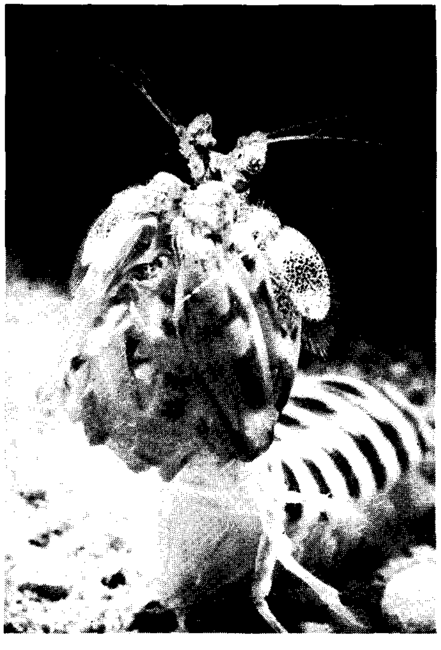


Fig. 24-12 El estomatópodo *Lysiosquilla. (Cortesía de R. Larson, U.S. National Museum.)*

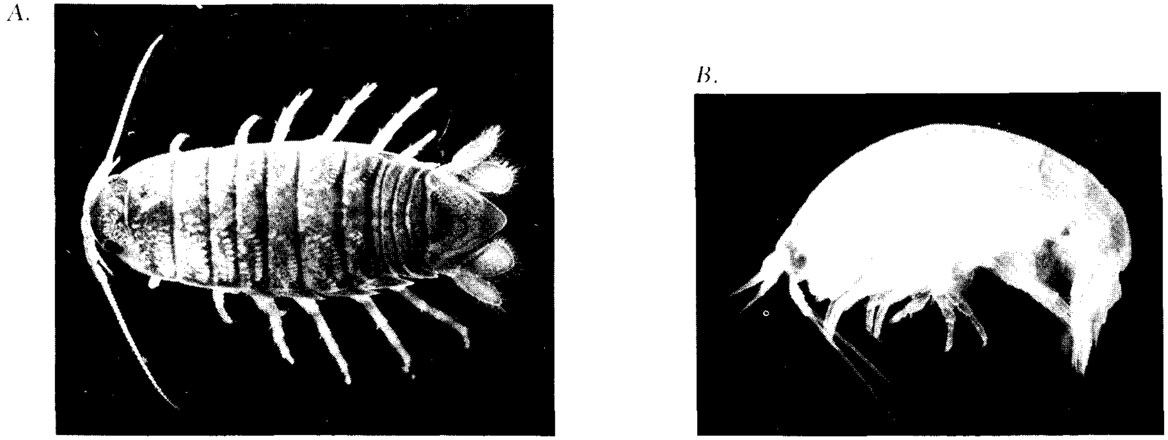


Fig. 24-13 *A.* **El isópodo** *Cirolana harfordi. B.* **El anfípodo** *Orchomene obtusa. (Cortesía de la California Academy of Sciences y G. McDonald.)*

patas torácicas, como en un mísido adulto, por lo que reciben el nombre de *larva mysis.*

Las gambas *(Penaeus)* inician el desarrollo como una diminuta **larva nauplius** (fig. 24-15) con el cuerpo insegmentado, un ojo medio simple y tres pares de apéndices (que serán luego anténulas, antenas y mandíbulas). Con la muda se pasan a las fases de **metanauplius** y de **protozoea,** esta última con siete pares de apéndices y una iniciación de somitos. Luego sigue la **zoea,** con un cefalotórax y un abdomen diferenciados, ocho pares de apéndices y seis más que se inician. Al mudar, ésta se transforma en la **mysis** (esquizópodo), que posee trece pares de apéndices en el cefalotórax, con expoditos los del tórax, que sirven para la natación. Una nueva muda origina el adulto, con diecinueve pares de apéndices. En los cangrejos de mar, la primera larva o **zoea** posee un caparazón en forma de yelmo con largas espinas dorsales anteriores y ojos sésiles; el tórax lleva dos pares de patas birrámeas, nadadoras (maxilípedos) y, el abdomen, largo y móvil, carece de pleópodos. En la próxima larva, o **megalopa,** el caparazón es ancho pero carece de espinas, los ojos son grandes y pedunculados, el tórax posee cinco pares de patas andadoras y el abdomen posee pleópodos funcionales (fig. 24-16). Estas dos formas, de pequeño tamaño, nadan en las aguas superficiales. Luego las megalopas descien-

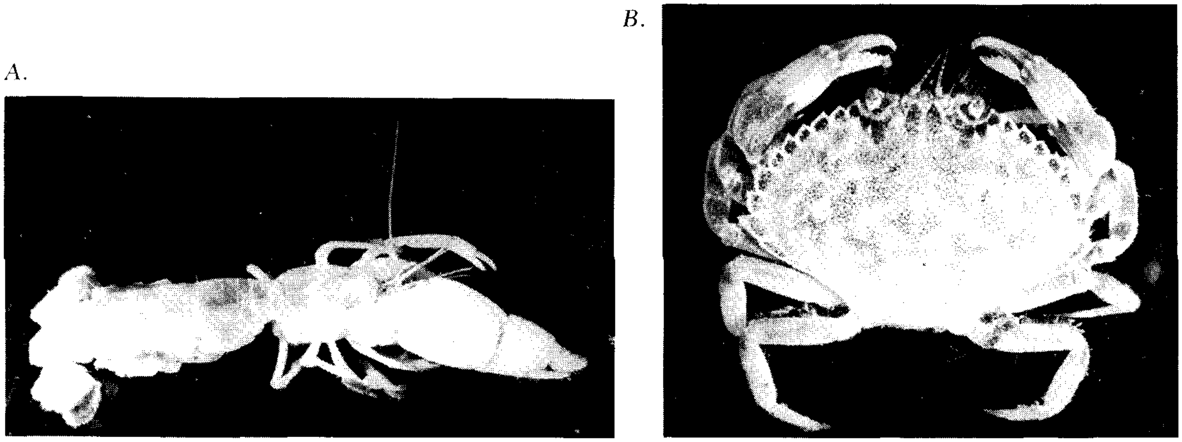


Fig. 24-14 DECÁPODOS. *A. Callianassa californiensis. B.* El cangrejo *Cancer gracilis. (Cortesía de G. McDonald.)*

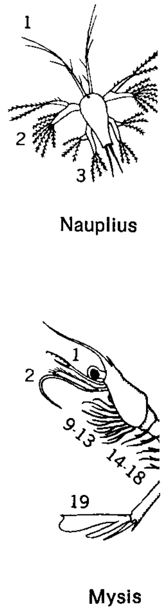
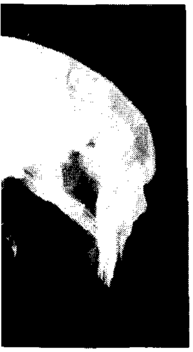


Fig. 24-15 Fases l
la sucesión de ca
apéndices (1-19). *(*

den al fondo y
con un caparazó
plegado debajo
función locomot

24-22 Crustáce

Las miles de es
sentan una gran
fología, color, h
y 24-11). Los cru
se denominan c
tomostraca) y co
xonómicamente
vivientes más pri
pecies de la su
tos de 1950 en el
animales, semeja
y todos los apé
rrámeos. Desgra
su biología. La
mada por crustá



ıia de la

a la natación. Una
m diecinueve pares
le mar, la primera
n en forma de yel-
nteriores y ojos sé-
le patas birrámeas,
abdomen, largo y
a próxima larva, o
ho pero carece de
edunculados, el tó-
andadoras y el ab-
les (fig. 24-16). Es-
año, nadan en las
negalopas descien-

rtesia de

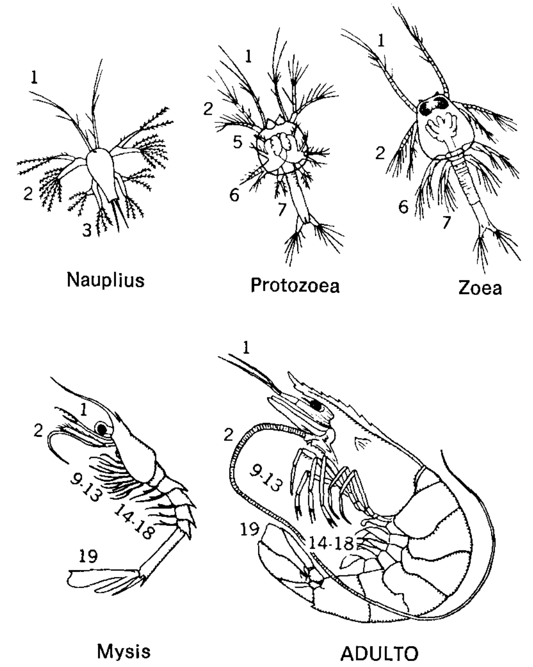


Fig. 24-15 Fases larvarias y adulto de *Penaeus*, mostrando la sucesión de cambios de la forma del cuerpo y de los apéndices (1-19). *(Según F. Müller y Huxley.)*

den al fondo y mudan, dando un cangrejo típico, con un caparazón todavía más ancho, el abdomen plegado debajo del caparazón y los pleópodos sin función locomotora.

Crustáceos inferiores

24-22 Crustáceos inferiores

Las miles de especies existentes de crustáceos presentan una gran variedad con respecto a la morfología, color, hábitat y modo de vida (figs. 24-10 y 24-11). Los crustáceos más pequeños y primitivos se denominan colectivamente *Entomostráceos (Entomostraca)* y comprenden una serie de grupos taxonómicamente diferentes. Tal vez los crustáceos vivientes más primitivos sean algunas diminutas especies de la subclase CEFALOCÁRIDOS, descubiertos de 1950 en el fango de Long Island Sond. Estos animales, semejantes a gambas, tienen las maxilas y todos los apéndices del tronco similares y trirrámeos. Desgraciadamente se sabe poco acerca de su biología. La subclase BRANQUIÓPODOS está formada por crustáceos de agua dulce sobre todo que viven en las lagunas y lagos o se encuentran en medios poco apropiados para la mayor parte de los otros organismos, tales como los lagos salinos o las lagunas saladas. Son un importante elemento del plancton de las aguas dulces, y las formas más comunes son pelágicas y emplean sus apéndices, birrámeos y foliáceos, para desplazarse, respirar y filtrar el alimento. Se considera que éste era el estado primitivo de toda la clase. En estas especies los machos son raros o faltan, y las generaciones sucesivas están formadas sólo por hembras que se reproducen por partenogénesis, tal como se observa en los rotíferos (pár. 19-22). Los huevos son muy resistentes a la desecación y a la temperatura y pueden eclosionar tras meses o años de mantenerse en condiciones de sequía y/o frío. En contraste con la mayor parte de los crustáceos, los branquiópodos presentan normalmente un desarrollo directo (en *Artemia* se produce una larva nauplius). Algunos branquiópodos como la pulga de agua (*Daphnia*) presentan también un curioso cambio en su morfología externa en las sucesivas generaciones durante las estaciones, fenómeno que se denomina **ciclomorfosis.**

La subclase OSTRÁCODOS comprende una gran cantidad de crustáceos en general pequeños que están completamente encerrados dentro de una concha bivalva quitinosa. Tienen el aspecto de pequeños moluscos bivalvos. La mayor parte de las especies se encuentran en el fondo de las aguas dulces o marinas, empleando sus grandes antenas para desplazarse sobre el substrato. Una de las características más llamativas del cuerpo de los ostrácodos es que está formado principalmente por los segmentos y apéndices de la cabeza, mientras que el tronco presenta un tamaño muy reducido, al igual que el número de segmentos.

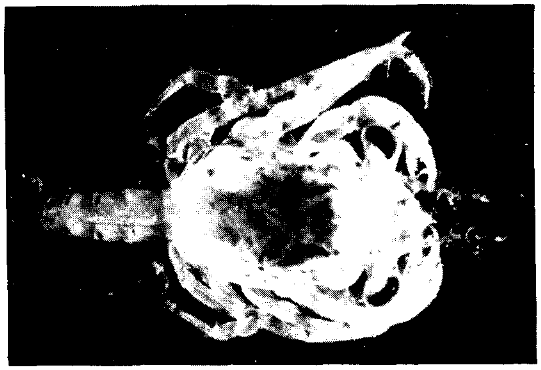


Fig. 24-16 Larva megalopa de un crustáceo decápodo. *(Por cortesía de G. McDonald.)*

La subclase COPÉPODOS tiene un mayor número de especies (7500) que cualquier otro grupo de entomostráceos y está ampliamente distribuida por las aguas dulces y saladas (fig. 24-17). Son enormemente abundantes como individuos y constituyen tal vez el grupo más importante en el plancton de los océanos. Desde el punto de vista ecológico tal vez sean los crustáceos más importantes, ya que son los principales herbívoros que se alimentan del fitoplancton, formando así la base de muchas cadenas alimentarias marinas. La mayoría de los copépodos de vida libre son muy pequeños y poseen un cuerpo corto formado por la cabeza más los 10 segmentos del tronco. Carecen de ojos compuestos, pero poseen un ojo simple, medio. Las primeras antenas son largas y conspicuas. Los copépodos comprenden también una gran cantidad de formas parásitas, la mayoría de las cuales son ectoparásitas de los peces (fig. 24-20), pero también pueden hallarse sobre o en el interior de algunos invertebrados. Los parásitos están a menudo tan modificados que sólo se pueden distinguir como copépodos por sus fases larvarias. Los copépodos son animales dioicos. De los huevos sale una larva nauplius que pasa por una serie de fases larvarias antes de llegar a adultos.

Las subclases BRANQUIUROS y MISTACOCÁRIDOS son grupos pequeños y pocos conocidos. Los BRANQUIUROS (fig. 24-20) son ectoparásitos especializados de los peces, y los MISTACOCÁRIDOS son diminutos animales de vida libre que se encuentran entre los granos de arena de las playas.

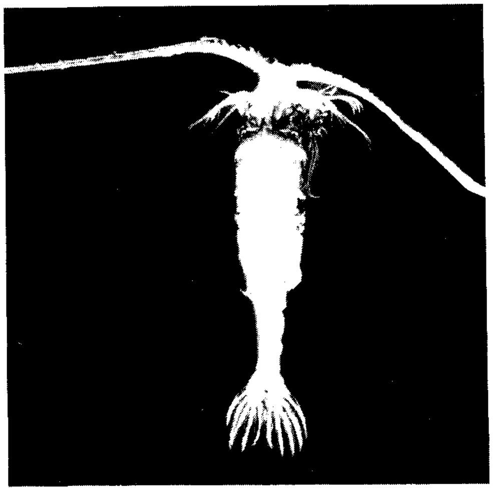


Fig. 24-17 El copépodo *Gaussia princeps. (Cortesia de G. McDonald.)*

La subclase CIRRÍPEDOS (percebes) está formada por crustáceos muy modificados, cuyos adultos son hermafroditas, están encerrados dentro de una concha calcárea y son sésiles. Los percebes comunes *(Lepas, Pollicipes)* y los bálanos *(Balanus)* se adhieren a los objetos fijos (figs. 24-10, 24-18 y 24-19); otras especies se fijan sólo sobre las gorgonas, cangrejos, tiburones, tortugas de mar o ballenas, y otras son parásitas (fig. 24-21). Los huevos se desarrollan en la cavidad del manto del progenitor y sale de ellas una larva nauplius microscópica que nada, se alimenta y muda de una a tres veces por semana más o menos, cambiando ligeramente de forma. Otra muda da lugar a la **larva cypris,** muy distinta, con una concha bivalva, nuevos apéndices y unos glóbulos grasos para flotar. Esta fase dura de 4 días a 10 o 12 semanas según las diferentes especies; luego, la larva se fija en el fondo y busca un lugar apropiado, al que se fija mediante las anténulas y con la ayuda de la secreción de la glándula del cemento. En una metamorfosis bastante compleja pierde la concha bivalva, el cuerpo cambia de forma y aparecen las valvas del adulto. A partir de entonces, el percebe permanece fijo, literalmente «sobre su cabeza». Para alimentarse saca repetidamente, muy por encima de la abertura de la concha, los largos y delicados apéndices torácicos, los curva y los retrae rápidamente para llevar el alimento a la boca. Los percebes parásitos se fijan a los equinodermos, corales y otros crustáceos (fig. 24-21). Otros percebes taladran substratos calcáreos como las conchas de los moluscos.

24-23 Crustáceos comensales y parásitos

La mayor parte de las especies de crustáceos son de vida libre, pero otros viven asociados con otros animales en relaciones muy diversas que van desde la unión casual hasta el parasitismo más extremo. Algunos cangrejos viven dentro de tubos habitados también por gusanos anélidos (fig. 22-16), ciertos copépodos y anfípodos se hallan de ordinario en las conchas de caracoles empleadas por los cangrejos ermitaños, y otros pequeños cangrejos *(Pinnotheres)* viven dentro de las conchas de las ostras y de los mejillones. Además de los numerosos isópodos y copépodos de vida libre, hay otros que son ectoparásitos de varios peces (fig. 24-20); sus patas anteriores están transformadas en ganchos o ventosas y algunos *(Aega)* tienen las piezas bucales especializadas para pinchar y chupar la sangre de sus huéspedes. Ciertas formas (como

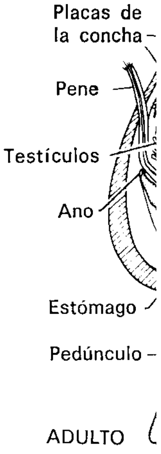


Fig. conc tién tran ano;

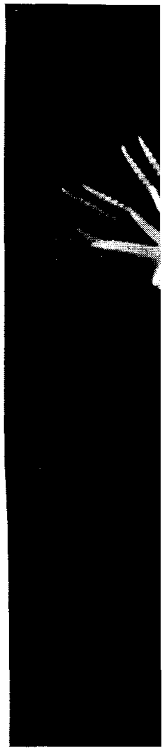


Fig.

es) está formada
uyos adultos son
ntro de una con-
ercebes comunes
(Balanus) se ad-
), 24-18 y 24-19);
as gorgonas, can-
ballenas, y otras
ievos se desarro-
progenitor y sale
cópica que nada,
veces por semana
mente de forma.
ypris, muy distin-
evos apéndices y
. Esta fase dura
gún las diferentes
el fondo y busca
fija mediante las
secreción de la
metamorfosis bas-
bivalva, el cuerpo
valvas del adulto.
e permanece fijo,
Para alimentarse
ima de la abertu-
ados apéndices to-
idamente para lle-
rcebes parásitos se
es y otros crustá-
taladran substra-
e los moluscos.

y parásitos

crustáceos son de
ociados con otros
ersas que van des-
rasitismo más ex-
dentro de tubos
nélidos (fig. 22-16),
se hallan de ordi-
les empleadas por
pequeños cangre-
de las conchas de
Además de los nu-
de vida libre, hay
rios peces (fig. 24-
transformadas en
ega) tienen las pie-
pinchar y chupar
rtas formas (como

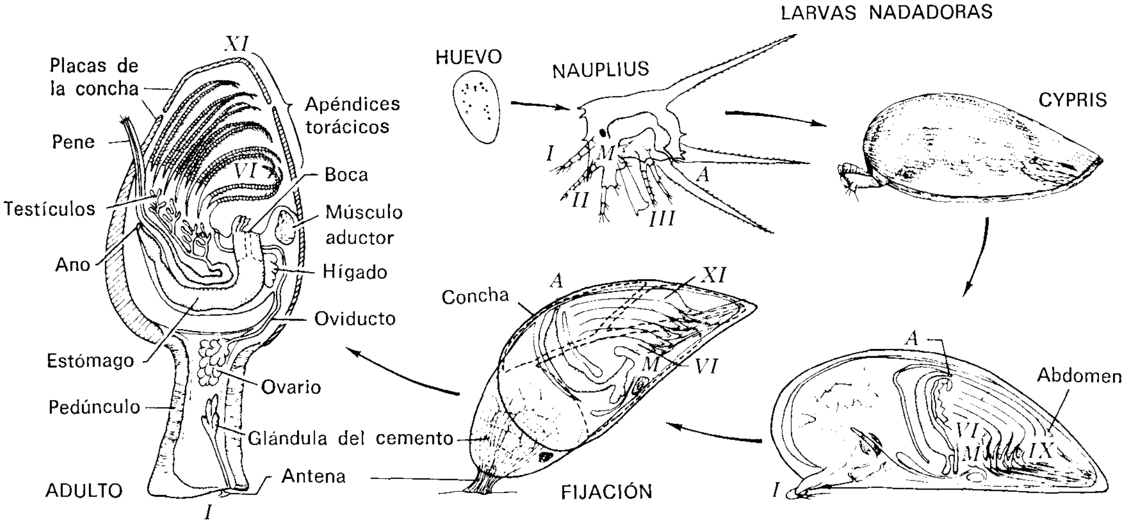

LARVAS NADADORAS
XI
Placas de la concha
Pene
Apéndices torácicos
VI
Boca
Testículos
Músculo aductor
Ano
Hígado
Oviducto
Estómago
Ovario
Pedúnculo
Glándula del cemento
Antena
ADULTO
I
HUEVO
NAUPLIUS
I
M
II
III
A
CYPRIS
Concha
A
XI
M
VI
FIJACIÓN
A
Abdomen
VI
M
IX
I

Fig. 24-18 Subclase CIRRÍPEDOS. El percebe *Lepas.* Adulto con el lado derecho del manto y de la concha levantados. Sale del huevo una larva nauplius nadadora que se alimenta y muda, convirtiéndose en una larva cypris. Ésta se fija por sus anténulas y la glándula del cemento y luego se transforma en la forma adulta sedentaria. Los huevos y las larvas muy aumentados. *B,* boca; *A,* ano; I, anténula; II, antena; III, mandíbula; VI-XI, otros apéndices.

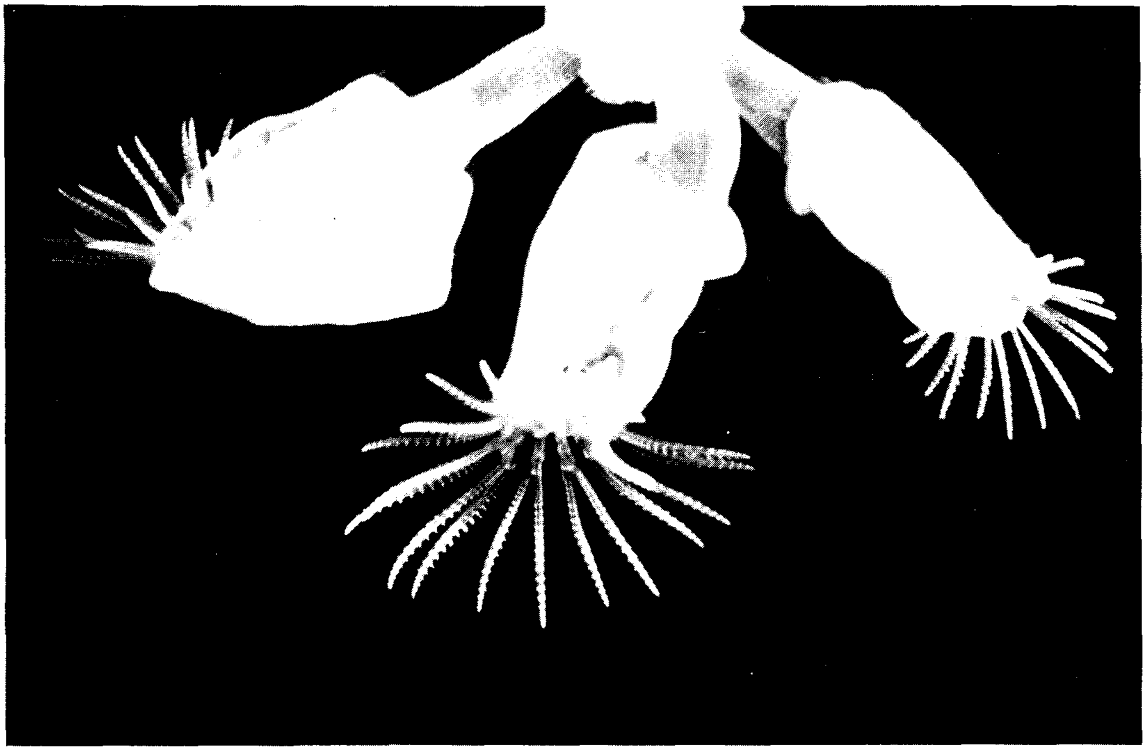


Fig. 24-19 El percebe *Lepas fascicularis. (Cortesía de G. Mc Donald.)*

Cymnothoa) son de vida libre durante la fase larvaria, pero viven siempre fijas en la adulta; otros son parásitos también en la forma larvaria. El copépodo *Lernaea* está tan modificado que tiene la forma de un gusano. Los isópodos del suborden EPICÁRIDOS son todos parásitos de camarones y cangrejos. Los parásitos más extremos, entre los crustáceos, son los cirrípedos del orden RIZOCÉFALOS, de los cuales constituye un ejemplo común *Sacculina* (fig. 24-21). Su primera larva (nauplius) se parece a la de otros crustáceos y percebes, pero carece de tubo digestivo. La última (cypris) se adhiere a una branquia de un cangrejo, desprende su concha y penetra dentro del huésped. Se convierte en una simple masa de células que pasa a la sangre del cangrejo, se fija en el intestino y crece. En la próxima muda del cangrejo, parte del parásito sobresale sobre el abdomen del cangrejo como un ovario, llenándose luego de huevos. Las partes que permanecen en el interior se ramifican, penetrando por todo el cuerpo del cangrejo y absorbiendo alimento de sus tejidos. A partir de este momento el huésped ya no crece ni muda y sus órganos sexuales degeneran, por lo que no puede reproducirse.

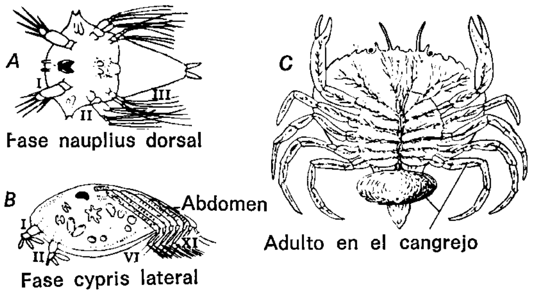


Fig. 24-21 Subclase CIRRÍPEDOS. *Sacculina*, **percebe parásito de los cangrejos;** I-XI, apéndices. Compárese con la figura 24-18. *(Según Stempell.)*

24-24 Relaciones con el hombre

La carne de algunos crustáceos es muy estimada como alimento. Los crustáceos se comen en todas las partes del mundo. Las gambas se capturan con buitrón, pero los cangrejos, langostas y cangrejos de río son atraídos con cebo a trampas de alambre, madera o red. Los músculos de las patas de los cangrejos y los abdominales de otros crustáceos se hierven en fresco o se preparan en conserva. El cangrejo azul *(Callinectes)* de la costa de Atlántico de los Estados Unidos se coge y mantiene en cautividad hasta que muda, y se vende cuando tiene el caparazón blando; después de quitarle las vísceras se cuece el animal entero y se come. Los pequeños crustáceos que abundan tanto en las aguas dulces como saladas, constituyen en eslabón importante en el ciclo del alimento para muchos peces y otros animales acuáticos útiles. *Artemia* y *Daphnia* son importantes para los acuariocultores, que compran los huevos o los animales adultos para que sirvan de alimento a los peces del acuario. Algunos copépodos son los huéspedes intermediarios de gusanos parásitos del hombre y de algunos vertebrados. Las cochinillas de humedad a veces se comen las plantas de los huertos e invernaderos y el «gribble», un isópodo que come madera, hace galerías en los muelles de agua salada. Los percebes figuran entre los animales más perjudiciales para los cascos de los buques, ya que producen incrustaciones en el casco.

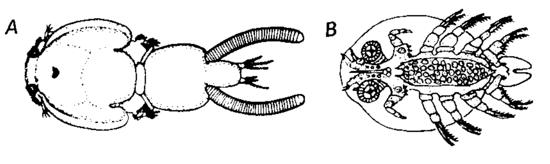


Fig. 24-20 Crustáceos parásitos que viven en los peces; aumentado. *A. Caligus*, (subclase COPÉPODOS) las segundas antenas en forma de gancho; *B. Argulus*, (subclase BRANQUIUROS) las segundas maxilas se convierten en ventosas en forma de disco.

Clasificación

Tipo Artrópodos (Arthropoda).

Animales de patas articuladas (véase cap. 23)

Clase 1. Crustáceos (Crustacea)

Cabeza (formada por 5 somitos fusionados) con dos pares de antenas, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas; cuerpo de ordinario con un caparazón dorsal y terminado en un telson que contiene el ano; exoesqueleto con depósitos calizos; apéndices a menudo birrámeos; respiración por branquias (o por la superficie del cuerpo); la excreción se realiza por medio de las glándulas antenales o maxilares; las aberturas sexuales son anteriores y pares; los huevos suelen ser transportados por la hembra; el desarrollo tiene de ordinario

---

fases larvari
especies.

Subclase 1.
ños, delgado
tintas; las s
9 pares de a
sin ojos ni c
vivientes má
ris, del Dev
fondo de la
EE. UU. y e
soniella.

Subclase 2.
dos. Anténu
maxilas redu
de apéndices
de branquia
es común p
brico a Reci

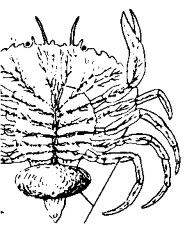
Orden 1.
sin caparazó
de apéndices
de longitud,
a menudo p
Eubranchipu
en charcas y

Orden 2.
bajo, oval;
tronco; ojos
hasta 30 mm

Orden 3.
comprimido
y los apéndi

Suborden
parazón b
mido; de
siles; Dev
sas a Cali

Suborden
agua. Dim
vo, que n
dos, medi
dices en
ensanchad
Daphnia
tud; *Alon*
gitud.



n el cangrejo

culina, percebe pará-
s. Compárese con la

n las aguas dulces
slabón importante
chos peces y otros
ia y *Daphnia* son
ores, que compran
os para que sirvan
rio. Algunos copé-
diarios de gusanos
os vertebrados. Las
se comen las plan-
y el «gribble», un
ce galerías en los
cebes figuran entre
para los cascos de
ncrustaciones en el

Clasificación

la).

(véase cap. 23)

os fusionados) con
mandíbulas y dos
dinario con un ca-
un telson que con-
depósitos calizos;
s; respiración por
del cuerpo); la ex-
e las glándulas an-
as sexuales son an-
elen ser transporta-
tiene de ordinario

fases larvarias; principalmente acuáticos; 26 000 especies.

Subclase 1. Cefalocáridos (Cephalocarida). Pequeños, delgados; anténulas y antenas pequeñas y distintas; las segundas maxilas bien desarrolladas, y 9 pares de apéndices postcefálicos, todos tirrámeos; sin ojos ni caparazón; monoicos; los CRUSTÁCEOS vivientes más primitivos se parecen a †*Lepidocaris*, del Devónico medio; marinos, en el barro del fondo de las bahías de la costa atlántica de los EE. UU. y en San Francisco; 2 especies. *Hutchinsoniella.*

Subclase 2. Branquiópodos (Branchiopoda). Filópodos. Anténulas pequeñas, unirrámeas; segundas maxilas reducidas o ausentes; cuatro pares o más de apéndices torácicos en forma de hoja, bordeados de branquias; sexos separados, la partenogénesis es común principalmente en aguas dulces; Cámbrico a Reciente, 800 especies.

Orden 1. Anostráceos (Anostraca). Alargados, sin caparazón; ojos pedunculados; 11 a 19 pares de apéndices en el tronco; *Artemia salina,* 10 mm de longitud, en charcas y estanques salados, se cría a menudo para alimento de peces; *Branchinecta; Eubranchipus vernalis,* hasta 23 mm de longitud, en charcas y lagunas transitorias.

Orden 2. Notostráceos (Notostraca). Caparazón bajo, oval; de 35 a 75 pares de apéndices en el tronco; ojos sentados. *Lepidurus; Triops (Apus),* hasta 30 mm de longitud.

Orden 3. Diplostráceos (Diplostraca). Caparazón comprimido lateralmente, que encierra el tronco y los apéndices; las segundas antenas son grandes.

Suborden 1. Concostráceos (Conchostraca). Caparazón bivalvo, que encierra el cuerpo comprimido; de 10 a 32 pares de apéndices; ojos sésiles; Devónico a Reciente. *Leptestheria,* de Kansas a California; *Lynceus.*

Suborden 2. Cladóceros (Cladocera). Pulgas de agua. Diminutos; caparazón generalmente bivalvo, que no cubre la cabeza; ojos pares fusionados, medios y sentados; de 4 a 6 pares de apéndices en el tronco; las segundas antenas están ensanchadas para la natación, se mueven a saltos. *Daphnia pulex,* pulga de agua, 2 mm de longitud; *Alona; Leptodora,* de 12 a 18 mm de longitud.

Subclase 3. Ostrácodos (Ostracoda). Diminutos; caparazón bivalvo, comprimido, que encierra todo el cuerpo, débilmente segmentado; sólo dos pares de apéndices en el tronco; aguas dulces o saladas, principalmente sobre o cerca del fondo; 2000 especies. Ordoviciense a Reciente.

Orden 1. Miodócopos (Myodocopa). Caparazón con escotadura; segundas antenas ensanchadas en la base, sólo se usan para la natación. *Cypridina, Concoecia,* océanos del norte.

Orden 2. Cladócopos (Cladocopa). Caparazón sin escotadura; los dos pares de antenas se utilizan para la natación; marinos. *Polycope.*

Orden 3. Podócopos (Podocopa). Caparazón sin escotadura; segundas antenas parecidas a patas, con uñas en los extremos. *Eucypris, Darwinula,* en aguas dulces; *Entocythere,* en las branquias del cangrejo de río; *Cythereis,* marino.

Orden 4. Platícopos (Platycopa). Caparazón sin escotadura; los dos pares de antenas grandes, pero no utilizados para la natación, segundo par aplanado, birrámeo; marinos. *Cytherella.*

Subclase 4. Mistacocáridos (Mystacocarida). Tamaño microscópico; cuerpo cilíndrico; anténulas y antenas largas y prominentes; 4 manchas oculares, sin ojos compuestos; tórax formado de 4 segmentos, cada uno de ellos con un par de apéndices sencillos; excreción por glándulas antenales y maxilares; cordón nervioso ventral par; sexos separados; 3 especies. *Derocheilocarus typicus,* en las arenas húmedas intermareales en Woods Hole, Massachusetts.

Subclase 5. Copépodos (Copepoda). En su mayoría pequeños a microscópicos; forma variada; típicamente 10 somitos libres en el tronco, los 4 últimos sin apéndices, pero reducidos en las especies parásitas; apéndices en su mayoría birrámeos; excreción por glándulas maxilares; los huevos en el abdomen de la hembra en 1 o 2 sacos ovígeros; aguas dulces y saladas, de vida libre, comensales o parásitos; 4500 especies.

Orden 1. Calanoides (Calanoida). Cuerpo constreñido detrás del somito de la 5.ª pata; las primeras antenas muy largas, las segundas birrámeas; generalmente planctónicos. *Calanus finmarchicus,* 4 mm de longitud, océanos nórdicos, importante alimento del arenque, la caballa y las ballenas; *Diaptomus,* en los lagos y charcas de agua dulce y en algunas aguas saladas en tierra.

Orden 2. Harpacticoides (Harpacticoida). Cuerpo poco constreñido entre los somitos de las patas 4.ª y 5.ª; las primeras antenas cortas, las segundas birrámeas; generalmente bénticos; aguas saladas, salobres y dulces. *Harpacticus.*

Orden 3. Ciclopoides (Cyclopoida). Cuerpo constreñido entre los somitos de las patas 4.ª y 5.ª; antenas unirrámeas; en los lagos y charcas de agua dulce y en agua salada, algunos parásitos. *Cyclops.*

Orden 4. Notodelfioides (Notodelphyoida). Articulación del cuerpo entre los somitos torácicos 4.° y 5.° (macho) y entre los somitos abdominales 1.° y 2.° (hembra). *Doropygus,* comensal en los tunicados.

Orden 5. Monstriloides (Monstrilloida). Sin antenas ni piezas bucales. *Monstrilla,* con larvas intermediarias en los gusanos poliquetos.

Orden 6. Caligoides (Caligoida). Articulación del cuerpo entre los somitos torácicos 3.° y 4.°, que puede estar ausente en la hembra; ectoparásitos en las cámaras branquiales de los peces de agua dulce y marinos, se fijan por las antenas. *Caligus.*

Orden 7. Lerneopodoides (Lernaeopodoida). La segmentación y los apéndices están reducidos o no hay. Ectoparásitos de los peces de agua dulce o marinos, se fijan por las segundas maxilas. *Lernaea,* la larva en las branquias de la platija y la hembra, vermiforme, en las branquias del bacalao; *Salmincola,* macho enano adherido permanentemente a la hembra, parásita en las branquias de la trucha.

Subclase 6. Branquiuros (Branchiura). Piojos de los peces. Cuerpo aplanado; caparazón ancho, discoidal, que cubre la cabeza y el tórax; abdomen pequeño, bilobulado; las primeras maxilas modificadas para succionar; ojos compuestos, sésiles; 75 especies. *Argulus,* parásito en peces de agua salada y de agua dulce.

Subclase 7. Cirrípedos (Cirripedia). Percebes. Adultos sésiles, adheridos o parásitos; se adhieren mediante la glándula del cemento de la 1.ª antena; el caparazón se convierte en un manto que rodea al cuerpo, generalmente con placas calcáreas; 6 pares o menos de apéndices birrámeos, alargados y cerdosos detrás de la boca, que sirven para recoger el alimento; abdomen vestigial; generalmente monoicos; larvas nadadoras, marinas; 800 especies. Ordoviciense a Reciente.

Orden 1. Torácicos (Thoracica). Manto y 6 pares de apéndices en el tronco. *Lepas, Pollicipes,* percebes, cuerpo sobre un pedúnculo carnoso; *Balanus,* percebe de roca, cuerpo dentro de una concha irregular, cónica, sin pedúnculo.

Orden 2. Acrotorácicos (Acrothoracica). Percebes perforadores. Con manto; provistos de un disco quitinoso para fijarse; pocos apéndices. *Trypetesa.*

Orden 3. Ascotorácicos (Ascothoracica). Parasitan a los equinodermos y corales. Tubo digestivo con ramificaciones hacia el manto; 6 pares de apéndices en el tronco. *Laura,* parásito en el coral negro.

Orden 4. Rizocéfalos (Rhizocephala). Con manto, pero sin caparazón ni apéndices ni intestino; cuerpo sacciforme, con «raíces» que penetran en el huésped. *Sacculina,* parásito en los cangrejos.

Subclase 8. Malacostráceos (Malacostraca). Langostas, cangrejos de mar y de río. Cuerpo constituido típicamente por 19 somitos (cabeza, 5; tórax, 8; abdomen, 6); la cabeza está fusionada con uno o más somitos torácicos; mandíbulas y maxilas con palpos; comúnmente con caparazón; abdomen con apéndices; 18 000 especies.

Serie 1. Filocáridos (Phyllocarida). Abdomen de 8 somitos.

Orden 1. Leptostráceos (Leptostraca) o *Nebaliáceos (Nebaliacea).* Caparazón bivalvo; marinos. Cámbrico a Reciente. *Nebalia,* hasta 12 mm de longitud.

Serie. 2. Eumalacostráceos (Eumalacostraca). Abdomen de 6 somitos (o menos).

Superorden 1. Sincáridos (Syncarida). Sin caparazón.

Orden 1. Anaspidáceos (Anaspidacea). Anaspides, aguas dulces de Australia.

Superorden 2.
razón, cuando ex
somitos torácicos
torácica incubad
sin larvas, desarr

Orden 1. Misi
bre gran parte de
mentos fusionad
nico caudal; pr
cies. Carbonífero
gos (EE. UU.) y

Orden 2. Cu
parazón con dos
das sobre la cabe
podos delgados;
en la arena o el
tud.

Orden 3. Tana
ría diminutos; c
ce torácico con
marinos, hasta
barro o en tubos

Orden 4. Isóp
medad. Apéndic
primero; cuerpo
tralmente; sin c
o totalmente fusi
entre las plantas
terrestres, mucho
Pensilvaniense a
ga psora, Limno
mina en las mad
los muelles; *Id*
agua dulce: *Ase*
longitud. Terres
scaber, se enroll
percebes; *Hemi*
dos.

Orden 5. An
mar. Apéndices
nos dos grupos
menudo compri
abdomen curvad
3.° y 4.°; el telso
te marinos. Terc
arena o debajo
las aguas dulces
dulces; *Caprella*
tigial, sobre las

Superorden 2. Peracáridos (Peracarida). El caparazón, cuando existe, deja al descubierto 4 o más somitos torácicos; las hembras poseen una bolsa torácica incubadora donde se desarrollan las cías; sin larvas, desarrollo directo.

Orden 1. Misidáceos (Mysidacea). Caparazón sobre gran parte del tórax, pero con sólo hasta 4 segmentos fusionados; urópodos que forman un abanico caudal; principalmente marinos; 300 especies. Carbonífero a Reciente. *Mysis,* Grandes Lagos (EE. UU.) y Eurasia.

Orden 2. Cumáceos (Cumacea). Pequeños; caparazón con dos placas anteriores, a menudo unidas sobre la cabeza; abdomen delgado, móvil; urópodos delgados; principalmente marinos, minan en la arena o el barro. *Diastylis,* 10 mm de longitud.

Orden 3. Tanaidáceos (Tanaidacea). En su mayoría diminutos; caparazón pequeño; el 2.° apéndice torácico con una quela; telson no articulado; marinos, hasta profundidades de 4000 m, en el barro o en tubos. *Apseudes, Tanais.*

Orden 4. Isópodos (Isopoda). Cochinillas de humedad. Apéndices torácicos similares, excepto el primero; cuerpo de ordinario deprimido dorsoventralmente; sin caparazón; abdomen corto, parcial o totalmente fusionado; en aguas saladas o dulces, entre las plantas o debajo de las piedras, algunos terrestres, muchos parásitos de peces o crustáceos. Pensilvaniense a Reciente. Marinos: *Cirolana, Aega psora, Limnoria lignorum,* 3 mm de longitud, mina en las maderas sumergidas en el mar y daña los muelles; *Idothea* y *Ligia,* de vida libre. De agua dulce: *Asellus communis,* hasta 15 mm de longitud. Terrestres: *Oniscus asellus* y *Porcellio scaber,* se enrollan. Parásitos: *Hemioniscus,* en los percebes; *Hemiarthrus,* en los crustáceos decápodos.

Orden 5. Anfípodos (Amphipoda). Pulgas de mar. Apéndices torácicos y abdominales en al menos dos grupos funcionales diferentes; cuerpo a menudo comprimido lateralmente; sin caparazón; abdomen curvado ventralmente entre los somitos 3.° y 4.°; el telson suele ser distinto; principalmente marinos. Terciario a Reciente. *Orchestia,* en la arena o debajo de las algas marinas; *Hyalella,* en las aguas dulces; *Gammarus,* en aguas saladas y dulces; *Caprella,* cuerpo cilíndrico, abdomen vestigial, sobre las algas marinas; *Cyamus,* sobre la piel de las ballenas, cuerpo estrecho, patas con uñas ganchudas, abdomen vestigial.

Superorden 3. Hopocáridos (Hoplocarida). Cabeza con dos somitos anteriores móviles provistos de ojos y anténulas.

Orden 1. Estomatópodos (Stomatopoda). Galeras. Escama de la antena agrandada; con branquias en los apéndices abdominales; segundo apéndice torácico modificado para capturar el alimento; caparazón pequeño, marinos, en el fondo, en la arena o en grietas; 200 especies. Carbonífero a Reciente. *Squilla; Chloridella empusa,* hasta 250 mm de longitud, comestible.

Superorden 4. Eucáridos (Eucarida). Caparazón grande, fusionado con el tórax y cubriéndolo todo; ojos pedunculados; branquias torácicas sin bolsa incubadora; con fases larvarias.

Orden 1. Eufausiáceos (Euphausiacea). Todos los apéndices torácicos son birrámeos y semejantes, ninguno modificado formando un maxilípedo; marinos. *Euphausia,* hasta 25 mm de longitud, a menudo es muy abundante, constituye un importante alimento para las ballenas.

Orden 2. Decápodos (Decapoda). Apéndices torácicos en su mayoría unirrámeos; los tres primeros apéndices torácicos son maxilípedos; 10 patas andadoras (5 pares); principalmente marinos, algunos en agua dulce, unos pocos terrestres; muchos de ellos son comestibles; Triásico a Reciente, 8500 especies. Abdomen largo: *Penaeus,* gamba y *Palaemonetes,* quisquillas; *Panulirus,* langosta de roca; *Homarus,* bogavante, en las costas atlánticas; *Astacus, Cambarus,* cangrejos de río. Abdomen corto (cangrejos marinos): *Pagurus,* cangrejo ermitaño, vive dentro de la concha de un caracol; *Emerita (Hippa); Libinia,* centolla, patas largas; *Birgus latro,* hasta 30 cm de longitud, tropical, terrestre; *Cancer,* cangrejo marino de roca, comestible; *Callinectes,* cangrejo azul comestible de la costa atlántica; *Paralithodes,* cangrejo de Alaska; *Panopeus; Uca,* cangrejo violinista; *Pinnotheres,* en la cavidad del manto de las ostras y los mejillones.

Bibliografía

Adiyodi, K. G., y **R. G. Adiyodi.** 1970. Endocrine control of reproduction in decapod Crustacea. *Biol. Rev.,* vol. 45, pp. 121-165.

Borradaile, L. A., y F. A. Potts. 1958. The Invertebrata. 3.ª ed. Nueva York, Cambridge University Press. Rev. por G. A. Kerkurt, Arthropoda, pp. 317-577, figs. 218-391.

Bousfield, L. A., y F. A. Potts. 1973. Shallow water gammaridean Amphipoda of New England. Ithaca, Cornell University Press. XII + 312 pp., ilus.

Calman, W. T. 1909. Crustacea. *En* E. R. Lankester. Treatise on zoology. Londres, A. & C. Black, Ltd. Pt. 7, fasc. 3, VIII + 346 pp., 194 figs.

———. 1911. The life of Crustacea. Londres, Methuen & Co. XVI + 289 pp., 32 láms., 85 figs.

Carlisle, D. B., y Francis Knowles. 1959. Endocrine control in crustaceans. Nueva York, Cambridge University Press. 119 pp., 18 figs. 5 láms., algunas en color.

Carthy, J. D. 1965. The behaviour of arthropods. San Francisco, W. H. Freeman and Co. 148 pp., 41 ilus.

Darwin, C. 1851-54. A monograph on the subclass Cirripedia. 2 vols. Londres, The Ray Society.

Edmondson, W. T. (dir.). 1959. Ward and Whipple, Fresh-water biology. 2.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. Crustacea, pp. 558-901, ilus.

Green, J. 1961. A biology of crustacea. Londres, H. F. & G. Witherby Ltd. XV + 180 pp., 58 figs.

Gurney, Robert. 1942. Larvae of the decapod crustacea. Londres, The Ray Society. VI + 306 pp., ilus. Reimpreso 1960. Codicote, England, Wehldon and Wesley.

Kaestner, A. 1970. Invertebrate zoology. Vol. 3. Crustacea. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. 523 pp., ilus.

Kükenthal, W. y otros. 1927. Handbuch der Zoologie. Berlín, Walter de Gruyter & Co. Vol. 3, parte 1, ARTHROPODA, pp. 211-276, figs. 182-215; CRUSTACEA, pp. 277-1078, figs. 216-1171.

Lockwood, A. P. M. 1967. Aspects of the physiology of Crustacea. San Francisco, W. H. Freeman and Co. X + 328 pp., 68 figs.

Marshall, S. M., y A. P. Orr. 1972. The biology of a marine copepod. Nueva York, Springer Verlag. 195 pp., 63 figs. (Reimpreso de la edición de 1955.)

Moore, R. C. (dir.). 1955-1969. Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence, University of Kansas Press. Arthropoda 1, 1959. XIX + 560 pp., 415 figs. Arthropoda 2, 1955. XVII + 181 pp., 565 figs. Arthropoda 3, 1961. XXIII + 442 pp., 334 figs. Arthropoda 4, 1969. XXXVI + 398 pp., 216 figs.

Neale, John (dir.). 1969. The taxonomy, morphology and ecology of recent Ostracoda. Edimburgo, Oliver & Boyd Ltd. IX + 553 pp., ilus.

Pennak, R. W. 1953. Fresh-water invertebrates of the United States. Nueva York, The Ronald Press Co. CRUSTACEA, pp. 321-469, figs. 203-292.

Rathbun, M. J. 1918. The grapsoid crabs of America. *Bull. U.S. Natl. Museum,* vol. 97, XXII + 461 pp., 161 láms., 172 figs.

———. 1925. The spider crabs of America. *Bull. U.S. Natl. Museum,* vol. 129, XX + 613 pp., 283 láms., 153 figs.

———. 1930. The cancroid crabs of America. *Bull. U.S. Natl. Museum,* vol. 152, XVI + 609 pp., 230 láms., 85 figs.

Richardson, Harriet. 1905. A monograph of the isopods of North America. *Bull. U.S. Natl. Museum,* vol. 54, LIII + 727 pp., 740 figs.

Schmitt, W. L. 1965. Crustaceans. Ann Arbor, University of Michigan Press. 204 pp., 75 figs.

Shrock, R. R., y W. H. Twenhofel. 1953. Principles of invertebrate paleontology. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. ARTHROPODA, pp. 536-641, figs. 13-1 a 13-58.

Snodgrass, R. E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora, and Arthropoda. *Smithsonian Institution, Miscellaneous Collections,* vol. 97, núm. 6, pp. 1-159, 54 figs.

———. 1952. A textbook of arthropod anatomy. Ithaca, N.Y., Comstock Publishing Associates. VIII + 363 pp., 88 figs.

Waterman, T. H. (dir.). 1960. The physiology of crustacea. Nueva York, Academic Press, Inc. Vol. 1. Metabolism and growth, XVII + 670 pp., ilus. Vol. 2. Sense organs, integration, and behavior, XIV + 681 pp., ilus.

25

Clase I

Los saltamontes,
bajos, abejas y
semejantes que c
(L. divididos en
mero de 900 000
tres más abunda
dos; y son los
de vivir en un a
den volar. Ello e
tinosa que cubre
internos de las l
a las expansione
alas y al sistema
miten respirar ai
mite encontrar a
enemigos. Debid
ser cortos, en
multiplicar rápid
todos los hábita
clases adaptadas
salobres, en el s
o a su alrededor
les. Las diferent
plantas y todas
jugos o flores, s
que visitan las fl
Otros utilizan lo

Treatise on inverte-
Jniversity of Kansas
+ 560 pp., 415 figs.
pp., 565 figs. Arthro-
334 figs. Arthropoda
figs.
xonomy, morphology
la. Edimburgo, Oliver
.
invertebrates of the
ie Ronald Press Co.
203-292.
d crabs of America.
97, XXII + 461 pp.,

f America. *Bull. U.S.*
613 pp., 283 láms.,

s of America. *Bull.*
XVI + 609 pp., 230

nograph of the iso-
U.S. Natl. Museum,
s.
is. Ann Arbor, Uni-
pp., 75 figs.
l. 1953. Principles of
eva York, McGraw-
PODA, pp. 536-641,

f the Annelida, Ony-
ithsonian Institution,
97, núm. 6, pp. 1-159,

pod anatomy. Ithaca,
sociates. VIII + 363

physiology of crus-
Press, Inc. Vol. 1.
+ 670 pp., ilus. Vol.
ind behavior, XIV +

25

Clase Insectos

Los saltamontes, moscas, piojos, mariposas, escarabajos, abejas y un gran número de pequeños seres semejantes que constituyen la clase de los INSECTOS (L. divididos en partes distintas), alcanzan el número de 900 000 especies. Son los animales terrestres más abundantes y más ampliamente distribuidos; y son los principales invertebrados capaces de vivir en un ambiente seco y los únicos que pueden volar. Ello es posible gracias a la cubierta quitinosa que cubre el cuerpo y protege los órganos internos de las lesiones y la pérdida de humedad, a las expansiones de esta cubierta que forman las alas y al sistema de tubos traqueales que les permiten respirar aire. La capacidad de volar les permite encontrar alimento y pareja y escapar de sus enemigos. Debido a que sus ciclos biológicos suelen ser cortos, en condiciones favorables se pueden multiplicar rápidamente. Los insectos abundan en todos los hábitats excepto en el mar; hay varias clases adaptadas a vivir en aguas dulces o en aguas salobres, en el suelo, sobre plantas de todas clases o a su alrededor, y sobre o dentro de otros animales. Las diferentes especies comen toda clase de plantas y todas sus partes: raíces, tallos u hojas, jugos o flores, semillas o frutos; muchos insectos que visitan las flores contribuyen a la polinización. Otros utilizan los tejidos, líquidos y excreciones de los animales, y los insectos necrófagos consumen animales y plantas muertos. Los insectos parásitos viven sobre otros animales y plantas, o dentro de ellos, y a sus expensas, pero no suelen matar a sus huéspedes. Los parasitoides depositan sus huevos en los huevos, larvas, pupas o adultos de otros insectos; sus larvas consumen al huésped y luego emergen como individuos de vida libre. Algunos insectos transmiten enfermedades a las plantas, animales y al hombre. Los insectos, a su vez, son devorados por los insectos, arañas, escorpiones y muchos vertebrados, desde los peces hasta los mamíferos. Las especies depredadoras y parásitas sirven para regular el número de otros insectos.

La **entomología** (Gr. *entomon,* insecto) es la ciencia que trata de los insectos. Debido a su número y a sus relaciones biológicas, los insectos tienen una gran importancia económica; algunos son útiles y otros muy perjudiciales para el hombre.

25-1 Características [1]

1 Cabeza, tórax y abdomen diferenciados; cabeza con un par de antenas (excepto los PROTUROS);

---

[1] Compárese con el tipo ARTRÓPODOS, cap. 23, tabla 23-1.

piezas bucales masticadoras, chupadoras o lamedoras consistentes en mandíbulas, maxilas y un labio (segundas maxilas fusionadas); tórax (de tres somitos) con 3 pares de patas articuladas y, de ordinario, 2 (1 o ninguno) pares de alas; abdomen constituido por 11 o menos somitos, con las partes terminales modificadas en genitales.

2 Tubo digestivo formado por un intestino, anterior, medio y posterior; boca con glándulas salivales.

3 Corazón alargado, con aorta anterior y ostíolos laterales; sin capilares ni venas; cavidad del cuerpo en forma de hemocele (celoma reducido).

4 Respiración por tráqueas ramificadas, tapizadas por una cutícula, que llevan el oxígeno de los espiráculos pares, situados a los dos lados del tórax y del abdomen, directamente a los tejidos (excepto en algunos Proturos y en los Colémbolos); algunas formas acuáticas con branquias traqueales o sanguíneas.

5 Excreción por dos a muchos tubos de Malpighi, que desembocan en el extremo anterior del intestino posterior (excepto los Colémbolos).

6 Sistema nervioso formado por ganglios supra e infraesofágicos que se comunican con un doble cordón ventral, con un par, o menos, de ganglios por somito; los órganos de los sentidos suelen consistir en ojos simples y compuestos, quimiorreceptores para el olfato en las antenas y para el gusto alrededor de la boca, y pelos táctiles; algunos disponen de órganos para emitir sonidos y para percibirlos; sin estatocistos.

7 Sexos separados; gónadas formadas por numerosos tubitos y un conducto medio posterior; fecundación interna; huevos con mucho vitelo y cáscara protectora; segmentación superficial (excepto en los Colémbolos); desarrollo con varias mudas y directo, o con varias fases ninfales y metamorfosis gradual, o con varias fases larvarias, una pupa y metamorfosis completa; partenogénesis en los áfidos, trips, avispas productoras de agallas, etc.

25-2 Rasgos generales y evolución

Los insectos son los animales terrestres vivientes en la actualidad que han tenido un mayor éxito, como lo indica la enorme cantidad de especies existente y la gran radiación adaptativa que han experimentado. Han ocupado esencialmente todos los nichos terrestres disponibles y un número importante de los nichos de agua dulce. No obstante, no han tenido una gran penetración en los océanos. No se puede indicar un solo factor como el responsable de su gran éxito, pero ciertamente uno de los atributos de los insectos, entre todos los vertebrados, es su capacidad para volar. Sin duda, esto ha contribuido a su éxito, al permitirles el acceso a más hábitats y poder tener una dispersión máxima, y al hacer posible la huida ante los depredadores potenciales.

Los insectos se distinguen de los otros mandibulados por poseer un solo par de antenas en la cabeza, un cuerpo tripartito (cabeza, tórax y abdomen) y tres pares de patas en el tórax. Las alas, que en general son dos pares, salen del tórax. Aunque los insectos se parecen superficialmente a los crustáceos y por esto han sido agrupados con ellos en los Mandibulados, son muy diferentes en realidad. Los insectos carecen del segundo par de antenas que se encuentra en los crustáceos, y sus extremidades no son nunca birrámeas, ni siquiera en las fases embrionarias. La respiración se realiza por un sistema traqueal, que no existe en ningún crustáceo, o por branquias que no son homólogas a las de los crustáceos. Por estos y otros motivos muchos zoólogos creen que ambos grupos no están muy emparentados y que se desarrollaron a partir de formas ancestrales diferentes.

Los insectos se conocen desde el Devónico, y la teoría común es que se desarrollaron a partir de una forma ancestral semejante a las formas vivientes comunes de la clase Sínfilos.

La aparición súbita de insectos alados en las rocas del Carbonífero es un rasgo espectacular del registro fósil. Se han propuesto varias teorías para explicar el origen de los insectos alados. La teoría paranotal está basada en la presencia, en los insectos del Carbonífero (†Paleodictiópteros), de expansiones laterales de los terguitos prototorácicos, y sugiere que las alas funcionales del meso y metatórax pueden haber surgido de lóbulos anchos semejantes. Presumiblemente éstos pueden haber sido usados para planear antes de que se convirtieran en alas verdaderas. La teoría paranotal hace derivar los insectos alados de formas semejantes a los actuales Dipluros y éstos, a su vez, pueden haber surgido de formas ancestrales parecidas a los miriápodos, que guardaban semejanza con los Sínfilos actuales. La hipótesis de las branquias traqueales está basada en la semejanza entre las alas y las branquias movibles presentes en las actuales efímeras. Las efímeras primitivas existían en los tiempos paleozoicos, pero esta teoría requeriría para

los insectos un
una línea separa

25-3 Tamañó

Algunos insectos
tozoos y otros
brados más pec
COPTERÍGIDOS) n
gitud y algunos
son incluso men
tos tienen un tar
de longitud. Ent
serratipes (ORTÓ
un escarabajo
155 mm; y un
115 mm de long
alas alcanza su
turnas tropicales
ne 280 mm, y
sectos fósiles (†l
milímetros de e

Para dar una ic
función, de los
pítulo el saltamc
cripción compar
saltamontes es
les masticadora
gradual (pauror
fase juvenil o d
mente, durante
Los saltamon
principalmente
men plantas h
sirve para cual
gosta de Caroli
ta americana *(R*

25-4 Rasgos e

El cuerpo comp
somitos fusiona

[1] Orden ORTÓ
montes son espe
tes, cuyo número
pero ocasionalme

céanos. No se pue-
el responsable de
no de los atributos
vertebrados, es su
esto ha contribui-
ıcceso a más hábi-
ı máxima, y al ha-
ɔpredadores poten-

los otros mandibu-
: antenas en la ca-
ɔza, tórax y abdo-
el tórax. Las alas,
len del tórax. Aun-
erficialmente a los
grupados con ellos
diferentes en reali-
gundo par de ante-
ustáceos, y sus ex-
ıeas, ni siquiera en
ɔiración se realiza
ɔ existe en ningún
no son homólogas
os y otros motivos
os grupos no están
sarrollaron a partir
s.

: el Devónico, y la
ɔllaron a partir de
. las formas vivien-
ɔ.

ıs alados en las ro-
ɔo espectacular del
varias teorías para
s alados. La teoría
encia, en los insec-
TIÓPTEROS), de ex-
itos prototorácicos,
s del meso y meta-
lóbulos anchos se-
pueden haber sido
ue se convirtieran
aranotal hace deri-
ıs semejantes a los
vez, pueden haber
recidas a los miriá-
ı con los SÍNFILOS
anquias traqueales
ıtre las alas y las
las actuales efíme-
istían en los tiem-
ía requeriría para

---

los insectos un antecesor acuático desconocido, en una línea separada de los APTERIGOTOS terrestres.

25-3 Tamaño

Algunos insectos son menores que los mayores protozoos y otros sobrepasan en tamaño a los vertebrados más pequeños. Algunos coleópteros (TRICOPTERÍGIDOS) no tienen más de 0,25 mm de longitud y algunos parásitos de huevos (MIMÁRIDOS) son incluso menores. La mayor parte de los insectos tienen un tamaño comprendido entre 2 y 40 mm de longitud. Entre los más largos figuran *Pharnacia serratipes* (ORTÓPTEROS), de 260 mm de longitud; un escarabajo venezolano, *Dynastes hercules,* de 155 mm; y una chinche, *Lethocerus grandis,* de 115 mm de longitud. La anchura medida sobre las alas alcanza su máximo en algunas mariposas nocturnas tropicales: *Thysania (Erebus) agrippina* tiene 280 mm, y *Attacus atlas,* 240 mm; algunos insectos fósiles (†MEGANEUROS) sobrepasaban los 700 milímetros de envergadura.

El saltamontes

Para dar una idea de la variedad, en estructura y función, de los insectos, se describe en este capítulo el saltamontes, y, además, se incluye una descripción comparativa de la abeja. La anatomía del saltamontes es generalizada, tiene las piezas bucales masticadoras, experimenta una metamorfosis gradual (paurometábolos) o incompleta desde la fase juvenil o de ninfa hasta el adulto y vive libremente, durante una sola estación.

Los saltamontes[1] se hallan en todo el mundo, principalmente en las praderas abiertas, donde comen plantas hojosas. La descripción que sigue sirve para cualquier especie común, como la langosta de Carolina *(Dissosteira carolina),* la langosta americana *(Romalea microptera)* (figura 25-1).

25-4 Rasgos externos

El cuerpo comprende una cabeza formada por seis somitos fusionados, el tórax, constituido por tres somitos con patas y alas, y un largo abdomen segmentado que termina con los órganos reproductores (fig. 25-2). Está cubierto por un exoesqueleto cuticular que contiene quitina, el cual es secretado por la epidermis situada debajo y se muda periódicamente en las ninfas para permitir el aumento de tamaño; los adultos no mudan. El exoesqueleto está formado por placas duras, o **escleritos,** separados por suturas de cutícula blanda que permiten el movimiento de los segmentos y apéndices del cuerpo. El pigmento existente en la cutícula y debajo de ella le da una coloración variada y protectora por la cual los saltamontes se parecen al ambiente en que viven.

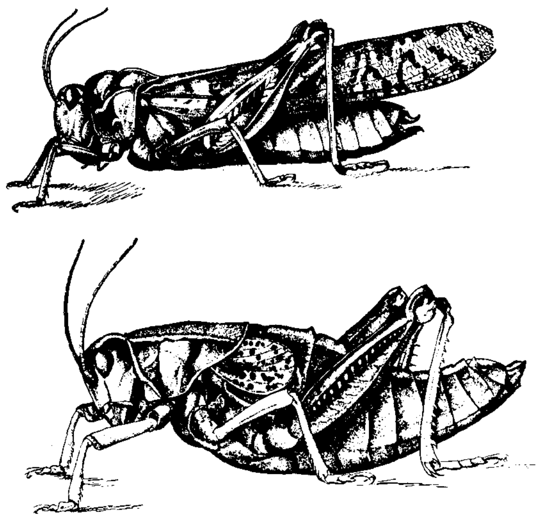


Fig. 25-1 Clase INSECTOS. *Arriba:* Saltamontes de alas largas *(Dissosteira longipennis),* x 1 1/3. *Abajo:* Saltamontes de alas cortas *(Brachystola magna),* x 1 1/3. *(Según Walton, 1916.)*

La **cabeza** (fig. 25-3) lleva un par de **antenas** largas y articuladas, con quetas sensitivas, dos **ojos compuestos** laterales que son sentados, pero que están estructurados como los del cangrejo de río, y tres ojos simples u **ocelos.** Gran parte de la cabeza está encerrada dentro de una caja fusionada o cápsula cefálica, con un **vértex** dorsal, las mejillas laterales o **genas** y la **frente** delante. Debajo de esta última hay una ancha lámina, el **clípeo.** Las piezas bucales son de tipo masticador, están situadas en la parte ventral de la cabeza y comprenden: 1) un ancho labio superior, o **labro,** articulado con el clípeo; 2) una **hipofaringe** semejante a una lengua, en posición media; 3) las dos potentes **mandíbulas,** laterales y negruzcas, provistas de dientes a lo largo de su borde interno para masticar el ali-

---

[1] Orden ORTÓPTEROS, Familia ACRÍDIDOS. Los saltamontes son especies generalmente solitarias y residentes, cuyo número de individuos a veces es muy crecido, pero ocasionalmente pueden emigrar.

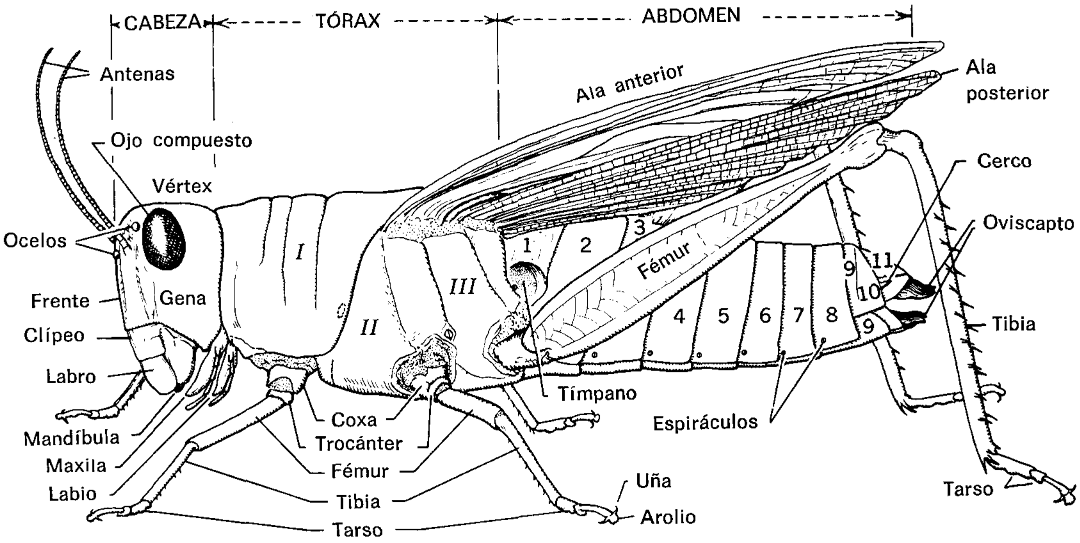

CABEZA
TÓRAX
ABDOMEN
Antenas
Ojo compuesto
Vértex
Ocelos
Frente
Gena
Clípeo
Labro
Mandíbula
Maxila
Labio
Ala anterior
Ala posterior
Cerco
Oviscapto
Tibia
Tarso
I
II
III
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
9
Fémur
Tímpano
Espiráculos
Coxa
Trocánter
Fémur
Tibia
Tarso
Uña
Arolio

Fig. 25-2 Morfología externa del saltamontes, insecto generalizado. Hembra. I a III, somitos del tórax; 1 a 11, somitos del abdomen.

mento; 4) un par de **maxilas** formadas por varias piezas y con palpos sensitivos alargados en los lados, y 5) un ancho **labio** inferior, medio, con dos cortos palpos.

El **tórax** está formado por el ancho **protórax** delante (con un pronoto dorsal en forma de silla de montar), el **mesotórax** y el **metatórax** detrás; cada uno de ellos lleva un par de patas articuladas y el meso y metatórax llevan un par de alas cada uno. Los escleritos de cada somito forman un **tergito** (o **terguito**) dorsal constituido por cuatro placas fusionadas, un **pleurito** formado por dos placas a

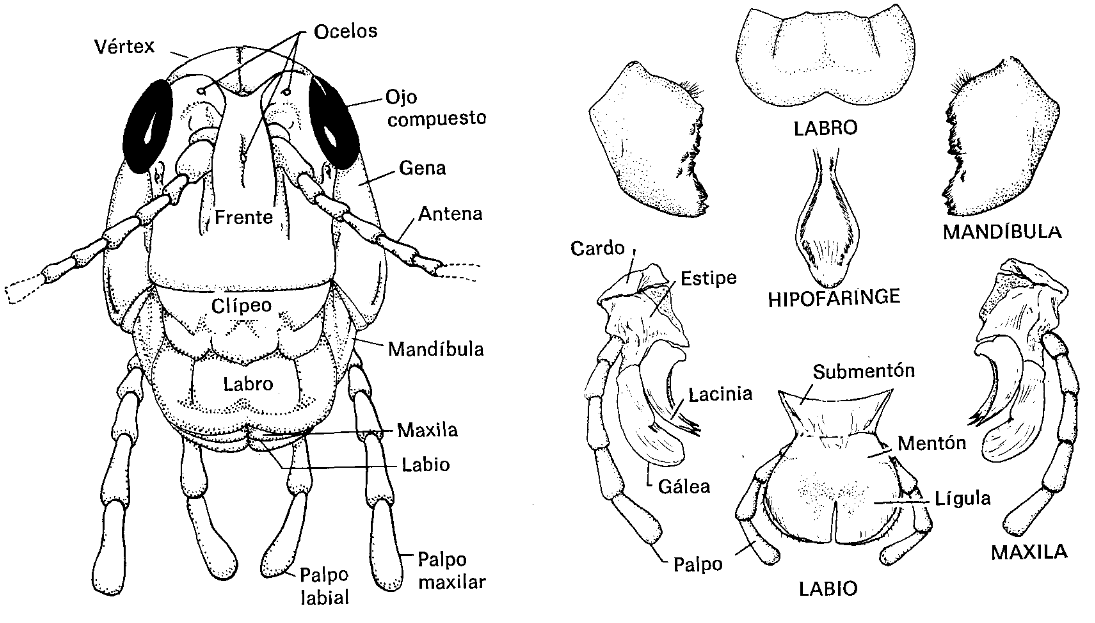

Vértex
Ocelos
Ojo compuesto
Gena
Frente
Antena
Clípeo
Mandíbula
Labro
Maxila
Labio
Palpo labial
Palpo maxilar
LABRO
MANDÍBULA
HIPOFARINGE
Cardo
Estipe
Lacinia
Gálea
Palpo
Submentón
Mentón
Lígula
LABIO
MAXILA

Fig. 25-3 El saltamontes. *Izquierda:* Vista frontal de la cabeza. *Derecha:* Piezas bucales vistas anteriormente. Ambas aumentadas.

cada lado y un e
consiste en una s
1) la corta **coxa**
2) un pequeño **t**
mur; 4) una **tibia**
formado por tres
lleva cuatro pare
un **arolio** carnos
miten al saltamo
lisas y las uñas
emplean para an
cicas poseen un
tibia larga que si
(tégminos) son c
posteriores son a
rosas venas, y se
cuando están en
llan a partir de
de la cubierta d
lugar a una mem
tráqueas, los ne
cutícula se engru
las nerviaciones
gura 25-4). Cuan
las alas se endur
de la sangre cont
sición de las ven
las especies y en
útil para la clasi

El **abdomen,** al
por 11 somitos;

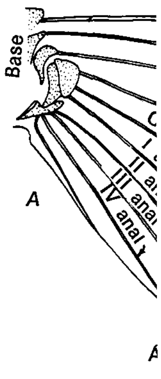
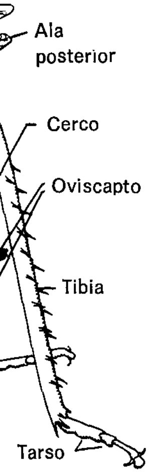

Base
A
I
II an
III anal
IV anal
A

Fig. 25-4
las prin
cuerpo
según M


Ala posterior
Cerco
Oviscapto
Tibia
Tarso

somitos del

tatórax detrás; cada
patas articuladas y el
ar de alas cada uno.
forman un **tergito**
por cuatro placas
do por dos placas a

MANDÍBULA
entón
Lígula
MAXILA

:ales vistas

cada lado y un **esternito** único, ventral. Cada **pata** consiste en una serie lineal de segmentos, a saber: 1) la corta **coxa,** que se articula con el cuerpo; 2) un pequeño **trocánter** soldado al 3) robusto **fémur;** 4) una **tibia** alargada y espinosa, y 5) el **tarso** formado por tres artejos, de los cuales el proximal lleva cuatro pares de **cojinetes** ventrales y el distal un **arolio** carnoso entre dos **uñas.** Los arolios permiten al saltamontes sostenerse en las superficies lisas y las uñas en las rugosas. Todas las patas se emplean para andar o trepar. Las patas metatorácicas poseen un gran fémur con músculos y una tibia larga que sirve para saltar. Las **alas anteriores** (tégminos) son coloreadas y algo rígidas. Las **alas posteriores** son anchas y membranosas, con numerosas venas, y se pliegan debajo de las anteriores cuando están en reposo. Todas las alas se desarrollan a partir de evaginaciones en forma de saco de la cubierta del cuerpo, que se aplanan dando lugar a una membrana doble y fina que engloba las tráqueas, los nervios y los senos sanguíneos. La cutícula se engruesa alrededor de los senos y forma las nerviaciones o **venas** que refuerzan las alas (figura 25-4). Cuando alcanzan su tamaño definitivo, las alas se endurecen y secan, pero la circulación de la sangre continúa en algunas venas. La disposición de las venas de las alas es tan constante en las especies y en los grupos superiores, que resulta útil para la clasificación.

El **abdomen,** alargado y cilíndrico, está formado por 11 somitos; los terminales están modificados para la cópula o la puesta de huevos. En la parte inferior de los lados del tórax y del abdomen hay 10 pares de pequeñas aberturas, los **espiráculos,** que comunican con el sistema respiratorio.

El primer somito abdominal está dividido hacia el punto de inserción de las patas posteriores, con el esternito firmemente unido al mesotórax; su terguito posee, a cada lado, un **tímpano** oval, encima de un órgano auditivo. En los somitos 2 a 7 el terguito tiene forma de ∩ y se une al esternito, de forma de ∪, mediante membranas laterales que permiten al abdomen pulsar al respirar. En los machos, el somito 8 se parece a los precedentes, los terguitos del 9 y 10 están fusionados y el terguito del 11 forma la placa supraanal; detrás de 10 sale una pequeña espina o **cerco** (apéndice rudimentario) a cada lado y el largo esternito ventral del 9 incluye el órgano copulador masculino. En las hembras, los terguitos 8 a 11 y los cercos son como en el macho, el esternito del 8 es grande y tiene un surco ovígero posterior medio; el del 9 es alargado; existe una placa lateral en el 11 y el extremo del abdomen lleva 3 pares de lóbulos que forman el oviscapto (desde los somitos 8 y 9).

25-5 Músculos

La cabeza contiene complejos músculos pequeños que mueven las antenas y las piezas bucales. En el tórax hay grandes músculos que manipulan las alas

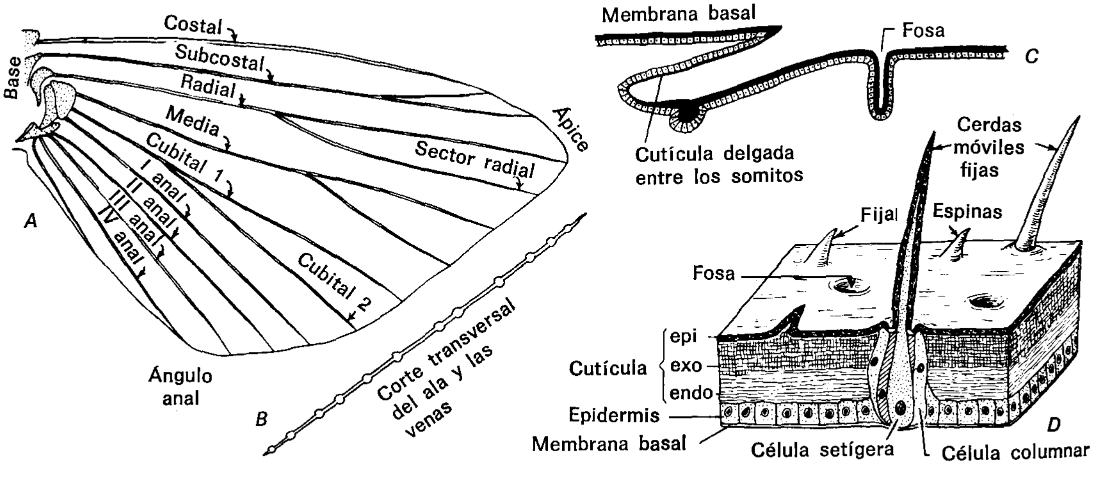

Costal
Subcostal
Radial
Media
Cubital 1
I anal
II anal
III anal
IV anal
Cubital 2
Sector radial
Ápice
Base
A
Ángulo anal
B
Corte transversal del ala y las venas
Membrana basal
Fosa
C
Cutícula delgada entre los somitos
Cerdas móviles fijas
Fija
Espinas
Fosa
Cutícula
epi
exo
endo
Epidermis
Membrana basal
Célula setígera
Célula columnar
D

Fig. 25-4 Las alas y la cubierta del cuerpo de los insectos; esquemático. *A.* Ala generalizada, con las principales venas. *B.* Sección transversal del ala y de las venas. *C.* Sección de la cubierta del cuerpo en la unión de dos somitos. *D.* Estructura de la pared del cuerpo o exoesqueleto. *(A, B, según Metcalf y Flint; C, D, adaptado de Snodgrass.)*

y las patas. Los músculos segmentarios son más aparentes en el abdomen, pero son pequeños comparados con los del cangrejo de río; algunos realizan los movimientos respiratorios y otros mueven los órganos reproductores.

25-6 Sistema digestivo (fig. 25-5)

Las piezas bucales rodean: 1) la **cavidad bucal,** de la cual parte 2) una **faringe** alargada y muscular que se ensancha y forma 3) un corto **esófago,** el cual se une a 4) un amplio **buche** de paredes finas. Debajo del buche hay dos pequeñas glándulas salivales ramificadas que descargan mediante conductos que se abren en el labio. Más allá del buche hay 5) un pequeño **proventrículo** o molleja tapizado por placas. Las partes precedentes constituyen la porción anterior del tubo digestivo. Luego viene 6) la porción media, o **estómago** (ventrículo), en el que desembocan 7) una serie de seis **ciegos gástricos** glandulares, dobles y en forma de dedo. La porción posterior, u 8) **intestino,** consta de una parte anterior cónica, una parte media alargada y un **recto** ensanchado que se abre en 9) el **ano.** El alimento lo cogen con las patas anteriores, el labro y el labio, lo lubrican con la secreción salival (que contiene algunos enzimas) y lo mastican con las mandíbulas y maxilas; los palpos poseen órganos del gusto. El alimento masticado se almacena en el buche, luego es triturado en la molleja y pasa finalmente al estómago. Allí es digerido por varios enzimas secretados por los ciegos gástricos y es absorbido. En el recto se elimina el exceso de agua de los materiales no digeridos, que posteriormente se transforman en bolitas fecales y son expulsadas por el ano.

25-7 Sistema circulatorio

El **corazón,** alargado y tubular, está situado junto a la pared dorsal del abdomen en una **cavidad pericárdica** poco profunda, forma por un delicado **diafragma** transversal. La sangre entra en el corazón por unas diminutas aberturas laterales pares, u **ostíolos,** con valvas, y es impelida hacia adelante por la contracción del corazón, pasando a la **aorta** dorsal que va hasta la cabeza. Allí sale a los espacios del cuerpo, o **hemocele,** entre los órganos internos, y se mueve lentamente hacia atrás, pasando alrededor de estos órganos, para volver finalmente al seno pericárdico. En los apéndices y en las venas de las alas circula algo de sangre. El sistema es abierto o lagunar como en otros artrópodos, pues no hay ni capilares ni venas. El plasma sanguíneo, que es claro, contiene células sanguíneas incoloras que actúan como fagocitos para eliminar a los organismos extraños. La sangre sirve principalmente para el transporte del alimento y de las substancias de desecho, puesto que el sistema respiratorio es independiente. El **cuerpo graso** es una red laxa de tejido, situada en los espacios existentes entre los órganos, que almacena reservas alimenticias, especialmente en los insectos jóvenes antes de la metamorfosis.

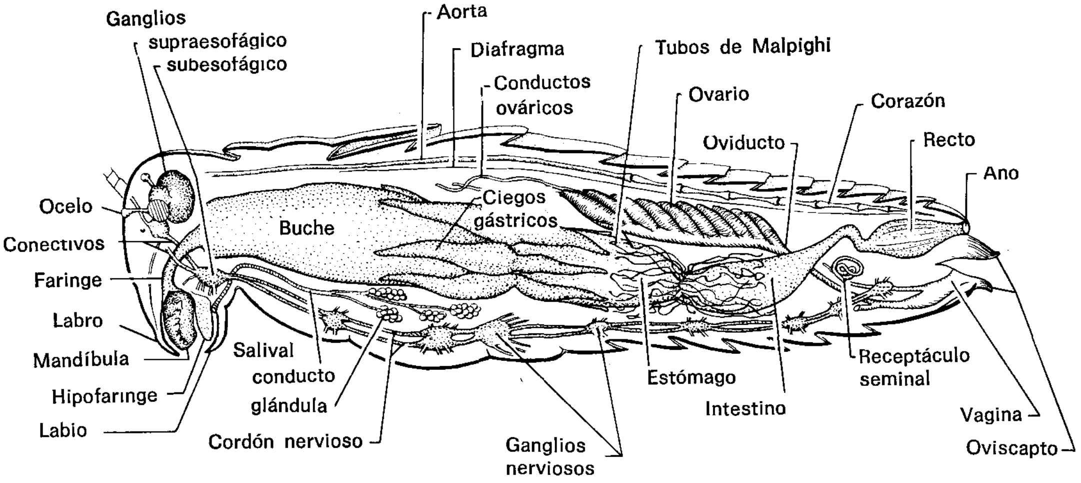


Fig. 25-5 El saltamontes. Hembra. Organización interna vista con el lado izquierdo de la pared del cuerpo levantado; se han omitido las tráqueas. Compárese con las figuras 23-5 y 24-3.

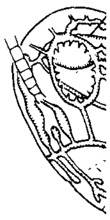


Fig. 25
lado iz

25-8 Sistema r

Los **espiráculos,**
de tubos aéreos
que se ramifican
Las ramas más
a las células de
mas el anhídridc
queas está forma
delgadas que sec
(que se desprend
yores están refor
que impide que s
gitudinales comu
lado. El saltamor
posee en el abdc
des delgadas, doi
ternada de la pa
y espirar el aire.
meros pares de e
posteriores están
tuación es inver
del aire en las t

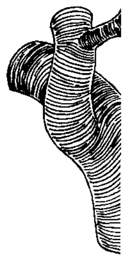


Fig. 25-
traquea
Traquéc

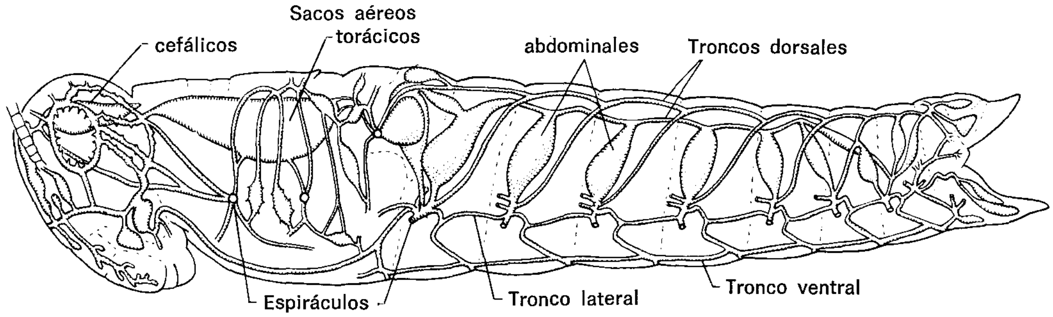


Fig. 25-6 El saltamontes. Sistema respiratorio. Troncos traqueales, sacos aéreos y espiráculos del lado izquierdo. *(Según Albrecht,* 1953.)

25-8 Sistema respiratorio (figs. 25-6 y 25-7)

Los **espiráculos,** pares, comunican con un sistema de tubos aéreos elásticos ectodérmicos, o **tráqueas,** que se ramifican por todas las partes del cuerpo. Las ramas más finas, o **traquéolas,** llevan oxígeno a las células de los tejidos y eliminan de las mismas el anhídrido carbónico. La pared de las tráqueas está formada por una capa única de células delgadas que secreta un revestimiento de cutícula (que se desprende en las mudas), y los tubos mayores están reforzados por un filamento en espiral que impide que se cierren. Unos troncos aéreos longitudinales comunican con los espiráculos de cada lado. El saltamontes, a diferencia de otros insectos, posee en el abdomen varios **sacos aéreos** de paredes delgadas, donde la contracción y relajación alternada de la pared del cuerpo sirve para inspirar y espirar el aire. En la inspiración los cuatro primeros pares de espiráculos están abiertos y los seis posteriores están cerrados, y en la espiración la situación es inversa, de manera que la circulación del aire en las tráqueas se verifica en un sentido definido. Las traquéolas más finas contienen un líquido en el cual se disuelve el oxígeno antes de llegar a las células de los tejidos. Algunos insectos perjudiciales se pueden matar empleando películas de aceite, emulsiones o polvos que cubren u obturan los espiráculos, impidiendo la respiración.

25-9 Sistema excretor

En el extremo anterior de la porción posterior del tubo digestivo desembocan los **tubos de Malpighi,** que son filamentosos; están situados en el hemocele y tienen sus extremos libres cerrados. La pared del tubo está formada por una sola capa de grandes células que eliminan la urea, los uratos y las sales de la sangre, y descargan en el intestino (figura 7-7).

25-10 Sistema nervioso (figs. 25-5 y 25-8)

El cerebro o **ganglio supraesofágico,** situado en la cabeza, comprende tres pares de ganglios fusionados (proto, deuto y tritocerebro), con nervios que

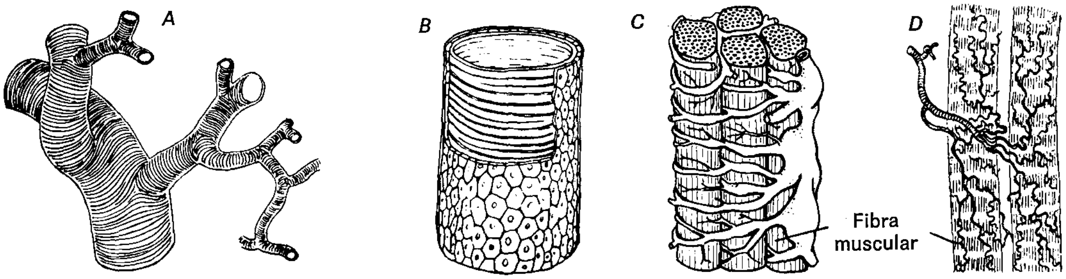


Fig. 25-7 Las tráqueas de los insectos. *A.* Grandes troncos y ramas. *B.* Pared celular de un tubo traqueal y su filamento interno espiral. *C.* Ramas terminales rodeando unas fibras musculares. *D.* Traquéolas finas distribuidas sobre unas fibras musculares. *(Según Snodgrass.)*

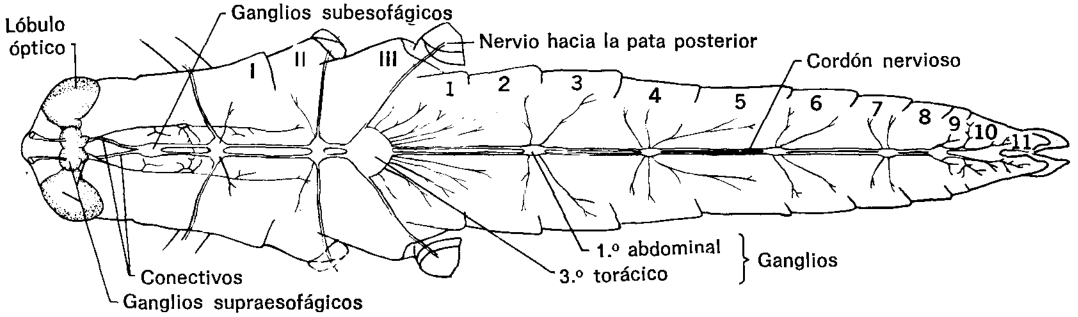


Fig. 25-8 El saltamontes. Sistema nervioso, visto dorsalmente; I-III, somitos torácicos; 1-11, somitos abdominales. (*Según Riley*, 1878.)

van a los ojos, a las antenas y a otros órganos cefálicos. Mediante dos **conectivos** que rodean el esófago comunica con el **ganglio subesofágico,** que también resulta de la fusión de tres pares (mandibular, maxilar y labial). Del último parte hacia atrás el **cordón nervioso** ventral, formado por una serie de ganglios pares y conectivos longitudinales. Cada somito torácico contiene un par de ganglios con nervios que van a las patas, alas y órganos internos. Solamente hay cinco pares de ganglios abdominales, pues se han soldado algunos de ellos que originariamente estaban separados. De ellos parten nervios a los diferentes órganos posteriores. También hay un **sistema nervioso simpático** o visceral, formado por una porción esofágica con ganglios y nervios que comunican con el cerebro, la porción anterior y media del tubo digestivo y el corazón, y una porción posterior que va del último ganglio abominal al intestino y al sistema reproductor. Debajo de la epidermis de la pared del cuerpo hay una fina red de nervios periféricos.

25-11 Órganos de los sentidos

Los receptores sensitivos del saltamontes están adaptados a la recepción de los estímulos a través del aire y en el ambiente terrestre. Comprenden: 1) **pelos táctiles** en varias partes del cuerpo, especialmente las antenas, palpos bucales, cercos abdominales y segmentos distales de las patas; 2) **órganos olfatorios** en las antenas; 3) **órganos gustativos** en los palpos y en otras piezas bucales; 4) los **ocelos,** que son sensibles a la luz y a las sombras, pero que no forman imágenes; 5) los **ojos compuestos,** que funcionan esencialmente como los del cangrejo de río, y 6) el **órgano del oído.** Este último (fig. 25-14) consiste esencialmente en una membrana timpánica tensa que se pone en movimiento por las vibraciones del sonido en el aire; ello afecta a un punto situado de la membrana, conectado con fibras nerviosas sensitivas. El saltamontes produce sonidos por frotamiento de la tibia posterior, que tiene una serie de pequeñas púas a lo largo de la superficie media, contra una vena del ala, con lo cual ésta entra en vibración.

25-12 Sistema reproductor (fig. 25-9)

Los sexos están separados y presentan caracteres sexuales secundarios en las partes terminales del abdomen (pár. 25-4). En el **macho,** cada uno de los dos **testículos** comprende una serie de conductillos alargados, o **folículos,** situados sobre el intestino, que están unidos a un **vaso deferente** longitudinal. Los dos vasos se unen en un **conducto eyaculador** medio en el que desembocan **glándulas accesorias** y que se abre en el extremo de un gran **órgano copulador** masculino ventral (pene). En la **hembra,** cada **ovario** está compuesto por varios tubos cónicos u **ovaríolos** en los que se forman los huevos y que desembocan en un **oviducto.** Los dos oviductos se unen en una **vagina** media que conduce posteriormente a un pequeño **receptáculo seminal** (espermateca), donde se almacenan los espermatozoides recibidos en la copulación. El conducto femenino se abre junto al **surco ovígero** ventral.

25-13 Historia natural

En los días cálidos de principios de primavera las jóvenes ninfas salen de huevos puestos en el suelo el otoño anterior. Se parecen a los adultos pero

---

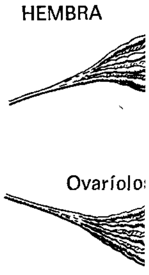
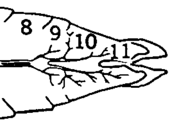


Fig. 25

difieren en las p
ganos reproduct
vegetales tiernos
tas o en las griet
y de la desecaci
la cutícula se ab
ingiere aire y a
nueva se endur
tiene cinco (o sei
pleto de crecimi
días. Las alas s
que aumentan d
y se despliegan h
después de la úl
la fase adulta.
Tanto las ninf
clases de vegeta
a menudo emigr
alimento y pued
taciones agrícola
en las horas de r
con poco viento
estos insectos co
tamontes enferm
población, los ad
largas migracion
Los huevos de
algunos escaraba
tones, las ninfas
y avispas, y vari
las ranas, reptiles
pecies devoran la
perimento realiz
los insectos hall
eran saltamontes
los saltamontes s
Las moscas de la
vivas sobre los a

ɜrvioso



; 1-11, so-

ɔone en movimiento
ɜn el aire; ello afec-
embrana, conectado
El saltamontes pro-
le la tibia posterior,
s púas a lo largo de
a vena del ala, con
n.

fig. 25-9)

presentan caracteres
artes terminales del
nacho, cada uno de
ına serie de conduc-
ituados sobre el in-
ı **vaso deferente** lon-
nen en un **conducto**
esembocan **glándulas**
extremo de un gran
ventral (pene). En la
puesto por varios tu-
ıs que se forman los
un **oviducto.** Los dos
gina media que con-
ɥueño **receptáculo se-**
almacenan los esper-
ıpulación. El conduc-
l **surco ovígero** ven-

ɔios de primavera las
ıs puestos en el suelo
ı a los adultos pero

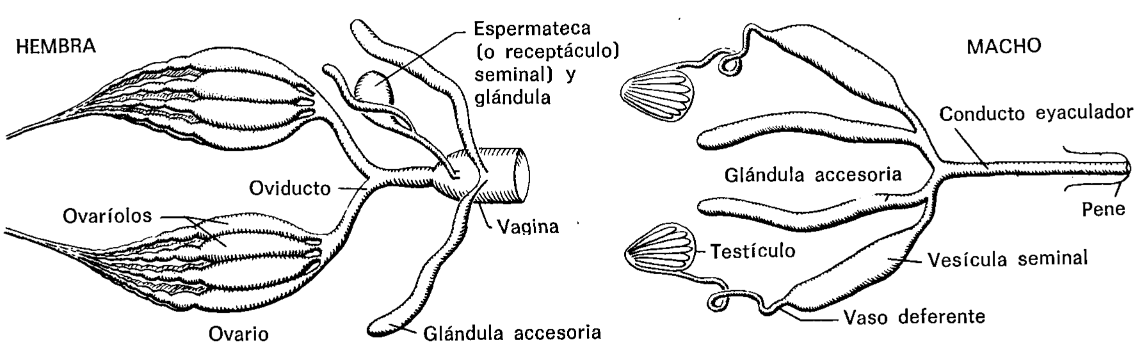


Fig. 25-9 Sistema reproductor de los insectos; esquemático. *(Según Snodgrass.)*

difieren en las proporciones y carecen de alas y órganos reproductores (fig. 25-11). Se alimentan de vegetales tiernos y se esconden debajo de las plantas o en las grietas para protegerse de los enemigos y de la desecación. Transcurridos unos pocos días la cutícula se ablanda y se muda; la ninfa, al salir, ingiere aire y aumenta de volumen, y su cutícula nueva se endurece y oscurece. Cada individuo tiene cinco (o seis) fases ninfales y el período completo de crecimiento requiere de 30 a 50 o más días. Las alas se inician como pequeñas paletas que aumentan de tamaño en las mudas sucesivas y se despliegan hasta alcanzar su tamaño definitivo después de la última muda, en la que se alcanza la fase adulta.

Tanto las ninfas como los adultos comen muchas clases de vegetales, especialmente los suculentos; a menudo emigran buscando nuevas reservas de alimento y pueden perjudicar o arruinar las plantaciones agrícolas. La alimentación es más activa en las horas de media mañana de los días soleados, con poco viento. Cuando el alimento es escaso, estos insectos comen algodón o lana, madera y saltamontes enfermos. Cuando se llega a una superpoblación, los adultos de algunas especies verifican largas migraciones.

Los huevos de los saltamontes son devorados por algunos escarabajos, moscas, topos, mofetas y ratones, las ninfas son devoradas por ciertas moscas y avispas, y varios grandes insectos depredadores, las ranas, reptiles, aves y mamíferos de muchas especies devoran las ninfas y los adultos. En un experimento realizado, una décima parte de todos los insectos hallados en el estómago de las aves eran saltamontes e insectos afines. Los huevos de los saltamontes son parasitados por ciertos insectos. Las moscas de la carne *(Sarcophaga)* ponen larvas vivas sobre los adultos y las moscas de la familia de los taquínidos depositan sus huevos sobre los saltamontes en vuelo; las larvas de ambos penetran en sus huéspedes y consumen sus tejidos grasos. Los saltamontes parasitados se aletargan, no se reproducen o mueren. De esta manera los insectos parásitos limitan el número de saltamontes. También sufren enfermedades infecciosas, bacterianas o producidas por hongos, que a veces destruyen gran número de saltamontes. El hombre reduce su número mediante pulverizaciones de substancias químicas y cebos envenenados en los campos donde se alimentan los adultos y las ninfas o también

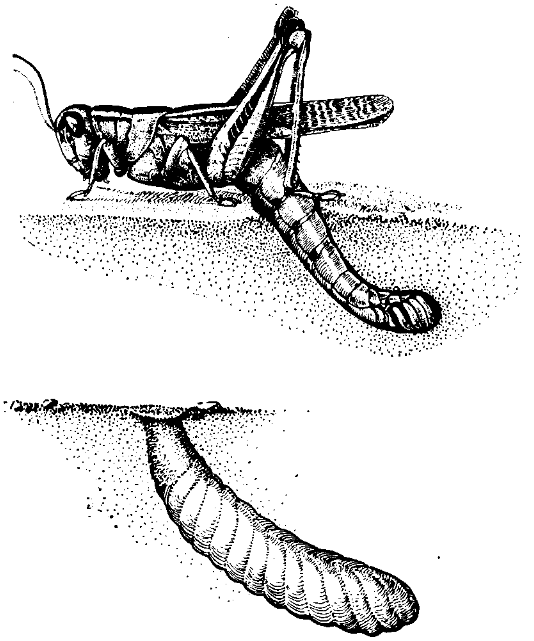


Fig. 25-10 Una hembra de saltamontes, con el abdomen muy distendido, depositando los huevos en el suelo; debajo, un paquete de huevos completo. (*Según Walton,* 1916.)

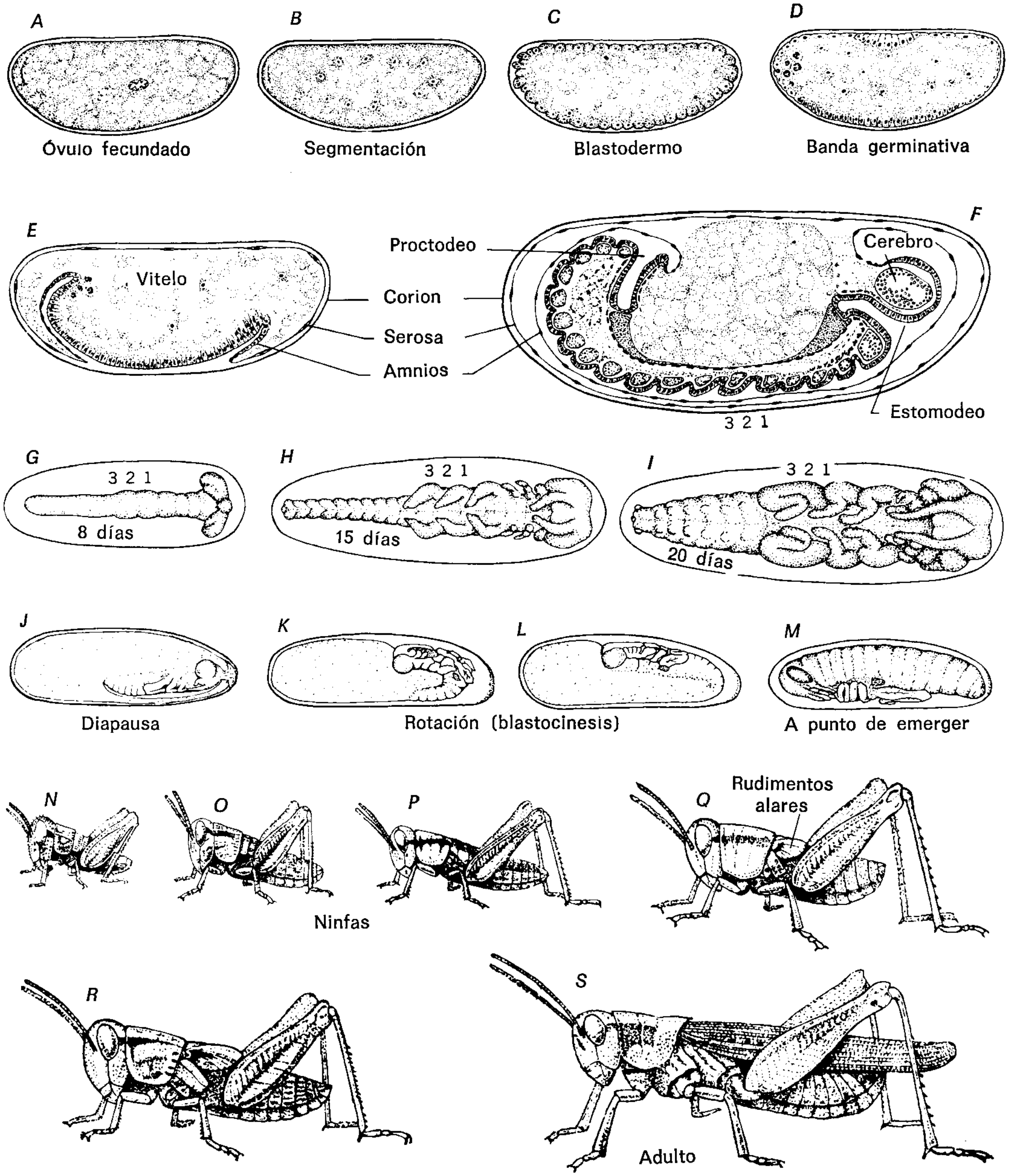

A
B
C
D
Óvulo fecundado
Segmentación
Blastodermo
Banda germinativa
E
F
Vitelo
Proctodeo
Corion
Serosa
Amnios
Cerebro
Estomodeo
3 2 1
G
H
I
3 2 1
8 días
15 días
20 días
J
K
L
M
Diapausa
Rotación (blastocinesis)
A punto de emerger
N
O
P
Q
Rudimentos alares
Ninfas
R
S
Adulto

Fig. 25-11 Desarrollo del saltamontes. *A.* Óvulo fecundado rodeado por el corion. *B.* Segmentación, núcleos esparcidos. *C.* Células blastodérmicas alrededor del vitelo. *D.* La banda germinativa formada. *E.* Embrión joven, la serosa y el amnios se están formando. *F.* Embrión más avanzado, con somitos. *G.* Embrión de 8 días. *H.* embrión de 15 días. *I.* Embrión de 20 días a punto para la diapausa; 1, 2, 3, somitos torácicos. *J.* Embrión en diapausa. *K, L.* Blastocinesis o rotación del embrión. *M.* Embrión antes de la emergencia. *N-R.* Las cinco fases ninfales con un aumento gradual del tamaño y desarrollo de los rudimentos alares. *S.* Adulto con alas. (*A-F, secciones sagitales generalizadas, según Johannsen y Butt,* 1941; *G-I, vistas ventrales, según Slifer,* 1932; *J-M, vistas laterales, según Burkholder,* 1934; *N-S, modificado de Emerton en Riley,* 1878.)

arando la hierba
masas de huevos.

25-14 Reproduc

Algunos días de
a fines de veran
pular repetidas v
so de la hembra,
y transfiere los e
tiempo se inicia
que continúa du
su oviscapto para
donde deposita l
creción pegajosa
una bolsa ovíger
límetros de long
sola vez y cada
veces. Los adult
terminada la rep

En el ovario,
una delicada **me**
dusca flexible, o
poro o **micropil**
tozoides durante
empieza en segu
semanas, hasta q
Entonces sigue u
hasta la primave
ciarse y pronto e
arrastra por la s
un medio de sob
de frío y falta d

El núcleo resul
dentro del vitelo
segmentación qu
gran a la perifer
ellos se rodea de
celular; estas cél
dermo alrededor
limitada se engr
nativa de la que
lulas laterales y
vuelta embrionar
los lados de la
tonces pliegues;
serosa, se convie
embrión dentro
largo de la band
ventral que se pl
(mesodermo + ? e
nativa. Luego est

minativa
F
ebro
Estomodeo
emerger

segmenta-
erminativa
avanzado,
to para la
tación del
to gradual
sagitales
-M, vistas

arando la hierba o los rastrojos para destruir las masas de huevos.

25-14 Reproducción

Algunos días después de alcanzar la fase adulta, a fines de verano, los saltamontes empiezan a copular repetidas veces. El macho se adhiere al dorso de la hembra, inserta los genitales en su vagina y transfiere los espermatozoides. Pasado un cierto tiempo se inicia la puesta de huevos (fig. 25-10), que continúa durante el otoño. La hembra utiliza su oviscapto para formar un corto túnel en el suelo, donde deposita los huevos, rodeados por una secreción pegajosa que los une unos a otros formando una bolsa ovígera. Los huevos tienen de 3 a 5 milímetros de longitud. Ponen unos veinte de una sola vez y cada hembra puede poner unas diez veces. Los adultos mueren unos días después de terminada la reproducción.

En el ovario, cada óvulo se encierra dentro de una delicada **membrana vitelina** y una cáscara parduzca flexible, o **corion,** que contiene un diminuto poro o **micropilo** por el cual entran los espermatozoides durante la puesta. El desarrollo (fig. 25-11) empieza en seguida y continúa durante unas tres semanas, hasta que está bien formado el embrión. Entonces sigue un descanso, o **diapausa,** que dura hasta la primavera; el crecimiento vuelve a iniciarse y pronto emerge el nuevo individuo, que se arrastra por la superficie del suelo. La diapausa es un medio de sobrevivir a las condiciones adversas de frío y falta de alimento en invierno.

El núcleo resultante de la fecundación se divide, dentro del vitelo del huevo, en varios núcleos de segmentación que se esparcen por él. Luego emigran a la periferia del vitelo, donde cada uno de ellos se rodea de citoplasma y de una membrana celular; estas células forman un epitelio o blastodermo alrededor del vitelo. Las de un área ventral limitada se engruesan y forman una **banda germinativa** de la que se formará el **embrión,** y las células laterales y dorsales se transforman en la envuelta embrionaria o **serosa.** En los extremos y a los lados de la banda germinativa se forman entonces pliegues; sus capas externas, dentro de la serosa, se convierten en el **amnios,** que encierra al embrión dentro de una cavidad amniótica. A lo largo de la banda germinativa se forma un surco ventral que se pliega y forma una capa de células (mesodermo+? endodermo) sobre la banda germinativa. Luego esta última se divide mediante surcos transversales, de delante a atrás, formándose una serie lineal de somitos que dan lugar a la cabeza y sus apéndices, al tórax y sus patas y al abdomen segmentado. El futuro intestino anterior *(estomodeo)* se forma como una especie de fosa en el extremo anterior, y el intestino posterior *(proctodeo)* de igual manera en el extremo posterior. Luego se forma el intestino medio a partir de células endodérmicas y el tubo digestivo se convierte en un tubo continuo. Las tráqueas se desarrollan como invaginaciones laterales pares del ectodermo. El sistema nervioso se forma como una invaginación del ectodermo ventral en dos bandas longitudinales de células que luego producen los cordones nerviosos, los ganglios y el cerebro.

En el embrión existen seis somitos cefálicos primitivos, a saber: 1) preoral, con ojos compuestos; 2) antenal y 3) intercalar, respectivamente homólogos de los somitos antenular y antenal de los cangrejos de río; 4) mandibular, detrás de la boca; 5) maxilar, y 6) labial, con un par de apéndices embrionarios que formarán el labio soldado del adulto. En la cabeza hay seis pares de ganglios nerviosos, tres pares preorales que forman los ganglios supraesofágicos y tres postorales que forman los subesofágicos. En algunos insectos aparecen rudimentos de apéndices abdominales, pero luego desaparecen, excepto los posteriores, que forman parte de los genitales externos.

La abeja

25-15 Un insecto social

La abeja, *Apis mellifera* (orden HIMENÓPTEROS; Gr. *hymen,* membrana + *pteron,* ala), se parece al saltamontes en su organización general, pero muestra muchos caracteres de especialización. Posee piezas bucales adaptadas para chupar y masticar, experimenta metamorfosis completas desde una larva vermiforme, pasando por una fase pupal, hasta el adulto volador, se alimenta de néctar y de polen y vive socialmente en una colonia permanente formada por numerosos individuos pertenecientes a tres **castas** (fig. 25-12). La **reina** pone los huevos, los machos o **zánganos** sólo tienen por función fecundar a las reinas nuevas; y los miles de hembras estériles, u **obreras,** construyen y conservan la colmena, recogen el alimento para todas las castas, cuidan de la reina y crían a los individuos jóvenes. Las abejas salvajes viven en cavidades naturales de

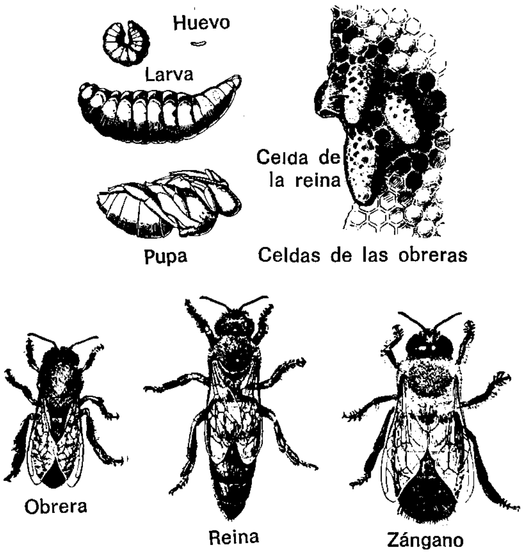


Fig. 25-12 La abeja melífera, *Apis mellifera* (Orden HIMENÓPTEROS); estadios de crecimiento y tres castas de adultos, ligeramente aumentados; parte de panal, reducida. *(Según Phillips,* 1911.)

los árboles o de las rocas, pero esta especie ha sido parcialmente domesticada por el hombre, que la aloja en colmenas de madera o de paja. Las colonias viven en **panales** de cera que contienen pequeñas celdas laterales empleadas para almacenar miel o polen y cuidar las crías. Las obreras recogen el **néctar** líquido de las flores; éste es transformado químicamente y almacenado en forma de la solución siruposa e hidrocarbonada que llamamos **miel.** Recogen **polen** («pan de abeja») para obtener proteínas para el crecimiento de las larvas. Las abejas también recogen resinas de los brotes de las plantas, las cuales, en forma de **propóleos,** sirven para cementar y barnizar las grietas de la colmena y protegerse del viento y del agua. Las obreras poseen **aguijones** para proteger a la colonia y su miel contra los robos de otros animales, desde otras abejas hasta los osos.

25-16 Estructura y función

El cuerpo de una abeja (fig. 25-13) está densamente cubierto por pelos que poseen cortas barbas laterales donde se pegan fácilmente los granos de polen. En los ojos compuestos y en las patas hay pelos no ramificados. En las patas anteriores, la tibia está bordeada por un **cepillo ocular** de pelos rígidos que sirve para limpiar los ojos compuestos, y en su extremo distal lleva una espina plana móvil o **fíbula.** Esta última encaja en una escotadura revestida de quetas existente en el extremo proximal del tarso y forma un **peine antenal** por el que la abeja hace pasar la antena para expulsar el polen u otro material extraño. Largos pelos existentes en el ancho tercer segmento de los tarsos forman un **cepillo del polen** cilíndrico, destinado a recoger el polen de las partes anteriores del cuerpo. En cada pata media, el tarso, plano, posee también un cepillo del polen para eliminar el polen de las patas anteriores y del cuerpo; y en el extremo distal interno de la tibia hay un **espolón** empleado para coger cera. En las patas posteriores, la tibia, ancha, es ligeramente cóncava exteriormente, bordeada por cerdas curvadas hacia dentro que forman el **cesto del polen** (corbícula). Éste posee un peine de cerdas rígidas, el **pecten,** en su extremo distal e inmediatamente debajo hay una placa plana, la **aurícula.** La superficie externa del tarso posee un cepillo del polen para limpiar la parte posterior del cuerpo y en su superficie interna hay unas diez series de espinas rígidas, dirigidas hacia abajo, que forman el **peine del polen.**

Las **alas,** delgadas y delicadas, cuando el animal está en reposo, se mantienen planas sobre el dorso. En el vuelo las dos de cada lado están unidas por finos ganchos existentes en el borde del ala posterior, los cuales se enganchan en un surco existente en el borde posterior del ala anterior (figura 25-13*C*). Las alas pueden vibrar hasta 400 veces por segundo, con los extremos describiendo un movimiento en forma de ∞. Las obreras pueden realizar largos vuelos, incluso de 13 kilómetros.

Las **mandíbulas** lisas de las obreras sirven para recoger polen y también para moldear la cera al fabricar los panales. Las maxilas y los palpos labiales forman un tubo alrededor de la **lengua** larga y delgada, o labio; gracias a los movimientos de la lengua y de la acción chupadora de la faringe, el néctar líquido pasa al gran buche o **estómago de la miel.** Detrás de este último hay cuatro labios triangulares que forman una válvula que impide al néctar o a la miel la entrada al estómago, excepto cuando se necesita para alimento. El **intestino,** alargado, recibe unos 100 **tubos de Malpighi,** y el largo recto sirve para acumular heces antes de descargarlas por el ano, cuando la abeja abandona la colmena.

El **aguijón** es un oviscapto modificado que sólo tienen las obreras y reinas. Comprende: 1) una **cu-**

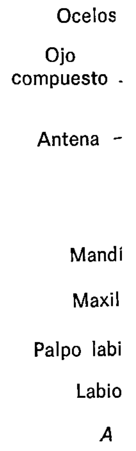


Fig. 2
jón. *B.*
tr, tro

bierta dorsal hu
largo de sus su
puedan deslizar
ción de los mús
interna de su b
del aguijón, sens
en posición med
dulas que produ
dula que la pro
en la herida pro
mueren a los dos
puesto que al h
veneno y alguna
la reina es más l
con las reinas
una vez.

Entre los num
tarse que cada
merosas fositas
olfato muy des
en las obreras y
compuestos tien
la reina, 6300
ganos). El cereb

ıpiar los ojos com-
al lleva una espina
:ima encaja en una
existente en el ex-
na un **peine antenal**
: la antena para ex-
extraño. Largos pe-
:er segmento de los
ıolen cilíndrico, des-
las partes anteriores
dia, el tarso, plano,
polen para eliminar
es y del cuerpo; y
de la tibia hay un
cera. En las patas
ligeramente cóncava
ɜrdas curvadas hacia
el polen (corbícula).
ıs rígidas, el **pecten,**
atamente debajo hay
La superficie externa
l polen para limpiar
y en su superficie
e espinas rígidas, di-
n el **peine del polen.**
as, cuando el animal
lanas sobre el dorso.
ado están unidas por
l borde del ala pos-
en un surco existen-
ala anterior (figura
ırar hasta 400 veces
describiendo un mo-
obreras pueden rea-
ɜ 13 kilómetros.
; obreras sirven para
ı moldear la cera al
:ilas y los palpos la-
or de la **lengua** larga
os movimientos de la
lora de la faringe, el
che o **estómago de la**
y cuatro labios trian-
vula que impide al
al estómago, excepto
ıto. El **intestino,** alar-
le Malpighi, y el lar-
heces antes de des-
ı la abeja abandona

modificado que sólo
ımprende: 1) una **cu-**

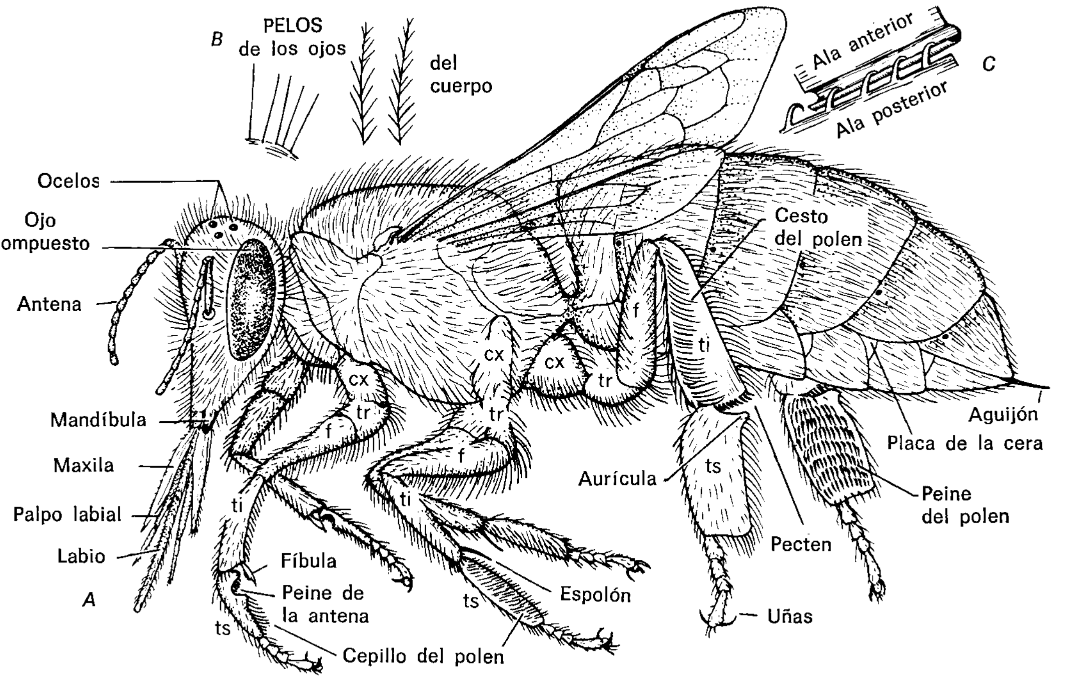


Fig. 25-13 Una abeja melífera obrera. *A.* Piezas bucales, estructuras colectoras de polen y aguijón. *B.* Los pelos. *C.* El mecanismo de engarce de las alas. Segmentos de las patas: *cx,* coxa; *tr,* trocánter; *f,* fémur; *ti,* tibia; *ts,* tarso. (*Adaptado en parte de Casteel,* 1912.)

bierta dorsal hueca y 2) dos **dardos** surcados a lo largo de sus superficies internas, de manera que puedan deslizarse uno encima de otro por la acción de los músculos que se insertan en la parte interna de su base; 3) a cada lado hay un **palpo del aguijón,** sensitivo, y 4) un gran **saco del veneno** en posición media, en el que desembocan dos glándulas que producen una secreción ácida y otra glándula que la produce alcalina. El líquido se inyecta en la herida producida por los dardos. Las obreras mueren a los dos días de haber empleado el aguijón, puesto que al hacerlo pierden todo el aparato del veneno y algunas partes adyacentes. El aguijón de la reina es más largo y delgado, sirve para combatir con las reinas rivales y puede emplearse más de una vez.

Entre los numerosos rasgos adaptativos puede citarse que cada una de las cortas **antenas** tiene numerosas fositas olfatorias que le dan un sentido del olfato muy desarrollado (1600 en la reina, 2400 en las obreras y 18 900 en los zánganos). Los **ojos compuestos** tienen numerosos omatidios (4900 en la reina, 6300 en las obreras, 13 000 en los zánganos). El cerebro es relativamente grande. Es evidente que las abejas buscan su camino y alimento mediante el sentido del olfato y el de la vista. Se las puede acostumbrar a visitar una fuente de alimento que posea un olor particular o esté asociada con cierto color, excepto si se trata de rojo, que no pueden distinguir del negro. Las glándulas del abdomen producen olor cuando las abejas son molestadas y pueden servir para señalar nuevos sitios donde hay alimento. Las abejas poseen un buen sentido de la orientación y saben volver a su propia colmena. Si una colmena se traslada de lugar, las obreras ausentes vuelven al lugar primitivo; pero si estaban dentro durante el traslado, se dan cuenta de la nueva localización al abandonar la colmena, y volverán allí.

25-17 Alimento

Una abeja obrera, al descubrir en el campo un lugar donde hay alimento, llena su estómago de néctar, vuelve a la colmena y deposita el néctar recogido o alimenta a las abejas jóvenes. Si la fuente de alimento se encuentra a menos de 100 m la abeja realiza una «danza circular», girando a la derecha y a la izquierda en sucesión muy rápida. Si la fuente de alimento es más distante, ejecuta una danza diferente, que informa a las demás abejas de la dirección y distancia. Empezando por un punto determinado, hace un semicírculo, luego vuelve al punto de partida siguiendo una línea recta oscilante, y vuelve a seguir un semicírculo en dirección opuesta para volver nuevamente al punto de partida. El modelo completo se parece a un signo ∞ comprimido, repetido varias veces.

Experimentos realizados han demostrado, sin embargo, que, a pesar de la «danza» y el supuesto «lenguaje» de las abejas, es posible explicar casi toda la habilidad de la abeja para encontrar el alimento basándose sólo en el olor. La naturaleza del alimento se comunica por el olor de la planta que lo produce, despedido por el cuerpo de la abeja o el néctar recogido. Las demás abejas mantienen sus antenas en contacto con la exploradora durante su danza en la oscuridad de la colmena y pueden hallar luego la fuente alimenticia siguiendo el rastro del olor llevado por el aire.

Cuando la abeja visita una flor, 1) el polen cogido con las mandíbulas es humedecido con miel y 2) mezclado con el recogido en los cepillos del polen de las patas anteriores; 3) entonces es trasladado a los cepillos del polen de las patas medias, las cuales, a su vez, 4) pasan por entre los peines del polen de los tarsos posteriores; 5) cada uno de éstos se restriega entonces con la pata opuesta para depositar el polen sobre el pecten o en la superficie externa de la aurícula, y, 6) flexionando el tarso sobre la tibia, el polen es empujado hacia arriba y depositado en el cesto del polen. Así la abeja acumula una voluminosa carga de polen pegajoso en ambos cestos, vuelve a la colmena y deposita su carga en una celda, donde las obreras jóvenes la empujan hacia abajo con la cabeza. El propóleos lo transportan de idéntica manera, pero otras obreras.

El néctar almacenado en el estómago de la miel es transformado por enzimas salivales que convierten el azúcar de caña en dextrosa y levulosa. Al regresar a su colmena las obreras regurgitan este líquido en una celda del panal, donde las jóvenes abejas «de casa» lo trabajan en sus bocas, determinando nuevos cambios químicos; evaporan el exceso de agua abanicándolo con sus alas, y luego cierran la celda con cera. La miel contiene un 17 por ciento de agua y un 77,5 por ciento de azúcares, con pequeñas cantidades de minerales, enzimas y polen; su color varía entre el del agua o más oscuro, y el gusto varía según el origen del néctar.

25-18 Reproducción

El sistema reproductor es rudimentario en las obreras, pero está muy desarrollado en las reinas. Unos siete días después de emergida, la joven reina se aparea con un zángano en el aire; los órganos copuladores de éste se rompen y permanecen en la bolsa genital de la reina hasta que, después de volver a la colmena, las obreras se los sacan. Los espermatozoides recibidos de esta manera en su espermateca deben servir para todos los huevos fecundados que pondrá en toda su vida. Sus ovarios aumentan de tamaño, llenando el largo abdomen y transcurridos uno o dos días empieza a poner. Puede controlar la fecundación. Los huevos no fecundados producen zánganos o machos (genéticamente haploides, 16 cromosomas) y los huevos fecundados producen hembras (diploides, 32 cromosomas). En la estación en que abunda el néctar, la reina pone hasta 1000 huevos por día, depositando cada uno de ellos en el fondo de una celda. La **larva,** delgada y vermiforme, no tiene patas ni ojos. Durante dos días todas las larvas son alimentadas con *jalea real,* producida por las glándulas faríngeas de las obreras jóvenes. Después, las larvas de obrera y de zángano reciben principalmente miel y polen, pero las larvas de reina continúan comiendo, principalmente, la jalea real, que condiciona un desarrollo distinto, y un mayor tamaño. Cada larva experimenta varias mudas y crece; luego, su celda es tapada con cera y la larva que hay dentro hila un fino **capullo.** Allí, como **pupa,** experimenta una metamorfosis completa y, finalmente, corta la tapa de la celda con sus mandíbulas y emerge en forma de joven abeja. El tiempo de desarrollo de cada casta es constante, debido a la regulación térmica de la colmena:

Reina: huevo, 3; larva, 5½; pupa, 7½ = 16 días
Obrera: huevo, 3; larva, 6 ; pupa, 12 = 21 días
Zángano: huevo, 3; larva, 6½; pupa, 14½ = 24 días

Para el hombre, la abeja constituye un símbolo de laboriosidad y cooperación, almacenando alimento en la época de abundancia para satisfacer las necesidades del invierno. Cuando el calor de la primavera determina la aparición de las primeras flores, las obreras recogen néctar y polen, la reina pone rápidamente, y pronto nuevas obreras

aumentan la po
blación determi
vieja reina y va
mando un denso
provisional. Ent
plorar el terreno
regreso al enjam
tancia del lugar
recida a la que
fuente de alime
varios lugares d
finalmente cuan
puesto de acuer
que se dirige el
lonia se ha inic
reina. Una de la
jonea a las otra
un vuelo nupcial
colmena en la p
vivir de tres a
de huevos. Los
el período de m
después, cuando
mayor parte son
Muchas de las
ven hasta la prin
sumen más rápid
seis a ocho sema

25-19 La colme

Cada panal (fig.
vertical de cera,
lados) de una ca
gonales. Las **celd**
y se almacena el
de diámetro, y
de diámetro, sir
zánganos. Las g
y de forma de ca
se construyen a
nal y están dest
cera es secretad
por glándulas sit
ras tienen debaj
dos, los panales
celdas se limpia
Las abejas ha
to de aire». En
alas para ventila
ratura interior
para la cría y p

el agua o más oscu-
igen del néctar.

ıentario en las obre-
en las reinas. Unos
ı, la joven reina se
ıire; los órganos co-
y permanecen en la
ta que, después de
as se los sacan. Los
esta manera en su
a todos los huevos
a su vida. Sus ova-
ıando el largo abdo-
días empieza a po-
ıdación. Los huevos
nos o machos (gené-
osomas) y los hue-
nbras (diploides, 32
en que abunda el
)00 huevos por día,
en el fondo de una
niforme, no tiene pa-
todas las larvas son
ducida por las glán-
ıs jóvenes. Después,
gano reciben princi-
las larvas de reina
mente, la jalea real,
distinto, y un mayor
nta varias mudas y
a con cera y la larva
capullo. Allí, como
norfosis completa y,
ı celda con sus man-
joven abeja. El tiem-
es constante, debido
colmena:

; pupa, $7\frac{1}{2}=16$ días
; pupa, $12\ =21$ días
; pupa, $14\frac{1}{2}=24$ días

onstituye un símbolo
ın, almacenando ali-
ancia para satisfacer
Cuando el calor de
arición de las prime-
n néctar y polen, la
ronto nuevas obreras

---

aumentan la población de la colonia. La sobrepoblación determina la formación de **enjambres;** la vieja reina y varios millares de obreras salen formando un denso enjambre y vuelan hasta un lugar provisional. Entonces algunas obreras salen a explorar el terreno en busca de un nuevo hogar; a su regreso al enjambre comunican la dirección y distancia del lugar escogido mediante una danza parecida a la que ejecutan para indicar una nueva fuente de alimento (pár. 25-17). Si se informa de varios lugares diferentes, el conflicto se resuelve finalmente cuando todas las exploradoras se han puesto de acuerdo en una sola situación, hacia la que se dirige el enjambre. Antes de esto, en la colonia se ha iniciado la cría de algunas larvas de reina. Una de las reinas emerge, de ordinario aguijonea a las otras larvas de reina, es fecundada en un vuelo nupcial y vuelve para servir en la antigua colmena en la puesta de huevos. Las reinas pueden vivir de tres a cinco estaciones y ponen un millón de huevos. Los zánganos son producidos durante el período de máxima producción de néctar; pero después, cuando cesa el período de la cría, en su mayor parte son expulsados y mueren de hambre. Muchas de las obreras nacidas en otoño sobreviven hasta la primavera, pero las nacidas antes consumen más rápidamente su energía y sólo viven de seis a ocho semanas.

25-19 La colmena

Cada panal (fig. 25-19) de la colmena es un manto vertical de cera, adherido a la parte superior (y lados) de una cavidad y recubierto de celdas hexagonales. Las **celdas de obreras,** donde éstas se crían y se almacena el polen y la miel, tienen unos 5 mm de diámetro, y las **celdas de zánganos,** de 6 mm de diámetro, sirven de almacén y para criar a los zánganos. Las grandes **celdas de reinas,** verticales y de forma de cacahuete, están abiertas por debajo, se construyen a lo largo del borde inferior del panal y están destinadas a la cría de las reinas. La cera es secretada en forma de pequeñas hojuelas por glándulas situadas en unas bolsas que las obreras tienen debajo del abdomen. Una vez construidos, los panales sirven durante bastantes años; las celdas se limpian y se vuelven a utilizar.

Las abejas han conseguido un «acondicionamiento de aire». En verano mueven vigorosamente las alas para ventilar la colmena y mantener la temperatura interior alrededor de los 33° C, apropiada para la cría y para evaporar el exceso de agua de la miel en las celdas abiertas. Cuando el tiempo es cálido y seco entran agua para humedecer la colonia y diluir la miel si es necesario. Durante el invierno, cuando la miel almacenada se emplea como alimento, forman un grupo compacto y producen calor mediante activos movimientos del cuerpo y de las alas. Este apiñamiento tiene lugar a temperaturas de 14° C o menos y puede elevar la temperatura de la colmena hasta 24 o 30° C, incluso cuando el aire del exterior está por debajo de 0° C.

Las colonias de abejas son diezmadas por la carestía de néctar o polen y por el agotamiento de los depósitos de miel en invierno. Las adultas son devoradas por los sapos, las mofetas y los osos, siendo proverbial la afición de estos últimos a la miel. Si no se las cuida son frecuentes dos enfermedades bacterianas que provocan severas pérdidas en las colmenas.

Otros insectos

25-20 Forma y función

Excepto unas pocas formas degeneradas o especializadas, todos los insectos adultos se parecen por poseer un par de antenas y ojos compuestos, una cabeza fusionada, un tórax de tres somitos con seis patas (por ello se les llama a veces HEXÁPODOS) y un abdomen diferenciado. Dentro de estos límites, los miembros de los distintos órdenes, familias y especies muestran gran diversidad de detalles en su organización y costumbres. Muchos de sus caracteres son modificaciones adaptativas a modos particulares de vida.

La **coloración** se debe a pigmentos (química) o a la estructura de los tejidos superficiales (física) o a una combinación de estos dos factores. Algunos pigmentos se depositan en la cutícula y otros en la epidermis o más profundamente. Los colores irisados de algunos escarabajos, mariposas y otros insectos se deben a una interferencia diferencial de la luz que incide sobre finos pliegues microscópicos o láminas paralelas de cutícula.

La **cutícula** externa suele ser cérea y no se moja fácilmente; esto es una ventaja para los insectos, pero ocasiona ciertas dificultades cuando se trata de combatirlos por pulverización. El **cuerpo** es adaptativamente aerodinámico en muchos hemípteros y escarabajos acuáticos; en las cucarachas es deprimido, lo mismo que en otras especies que viven en grietas, y está lateralmente comprimido en las pulgas, que se mueven entre los pelos y plumas de sus huéspedes. La cubierta velluda de algunas mariposas nocturnas puede ayudarles a aislarse del frío y los pelos de muchas moscas y abejas sirven para recoger polen.

Todos los insectos tienen **ojos,** excepto algunas larvas que viven escondidas de la luz, algunos adultos que habitan en cuevas o nidos de termes u hormigas, algunos piojos mordedores y las castas no sexuales de algunas hormigas y la mayor parte de los termes. El **aparato bucal** presenta dos tipos principales, para masticar o chupar, como en el saltamontes y en la abeja, respectivamente. Muchas especies con aparato bucal chupador disponen de medios para perforar los tejidos, como los mosquitos y pulgas que «pican» (muerden) a otros animales y los áfidos que «pinchan» las plantas.

Las **patas** pueden presentar modificaciones: para correr, en las cicindelas; para saltar, en las pulgas; para nadar en los hemípteros y escarabajos acuáticos; para patinar, en los zapateros; para minar, en el alacrán cebollero, y para tejer redes en los embíidos. Las **alas** suelen ser membranosas y está endurecida la mitad anterior en los HEMÍPTEROS. Las moscas (DÍPTEROS) y los cóccidos machos tienen el par posterior representado por pequeños halterios (balancines) y el par anterior está reducido en los machos de los estilópidos. Los insectos primitivos (PROTUROS a TISANUROS) y los piojos, pulgas y algunas otras formas parásitas carecen de alas; las hormigas y los termes también son ápteros, excepto las castas sexuales. El embrión de muchos insectos tiene apéndices abdominales, pero son muy raros en los adultos, a excepción de los cercos y de los órganos copuladores. Los **músculos** son numerosos y complicados; en una oruga hay unos 2000. Muchos insectos son desproporcionadamente fuertes en comparación con animales de mayor tamaño; una abeja, por ejemplo, puede empujar veinte veces su propio peso y puede levantar una carga igual a cuatro quintas partes de su peso durante el vuelo.

El **sistema digestivo** presenta distintas modificaciones en relación con el tipo de alimentación. Las glándulas salivales de los insectos que chupan sangre producen anticoagulantes que mantienen la sangre líquida durante la ingestión y la digestión. La **respiración** se realiza mediante un sistema traqueal en la mayor parte de los insectos, pero los COLÉMBOLOS, algunos PROTUROS y algunas larvas endoparásitas respiran a través de la fina cubierta del cuerpo. Los insectos acuáticos adultos que bucean arrastran consigo una película de aire adherida a la superficie del cuerpo, que no se moja, o debajo de las alas; este aire les sirve para respirar. Algunas larvas acuáticas, como las de los mosquitos, necesitan abrir sus espiráculos encima del agua para respirar, pero las larvas de los tricópteros y de otros insectos poseen delgadas **branquias** —traqueales, anales o sanguíneas— que obtienen el oxígeno disuelto en el agua (fig. 7-2). Ninguna de ésta es homóloga de las branquias de los CRUSTÁCEOS.

El **sistema nervioso** es parecido al de los anélidos en los insectos inferiores y en muchas larvas de las formas superiores, con un par de ganglios en cada somito, pero, en algunas moscas adultas y en otros casos, los ganglios (posteriores) están concentrados hacia la parte anterior del cuerpo. Muchos ORTÓPTEROS pueden **producir sonidos** (figura 25-14), lo mismo que algunos HEMÍPTEROS, las cigarras, ciertas mariposas nocturnas, algunos mosquitos y moscas y algunos escarabajos y abejas. El mecanismo de la producción del sonido varía y en algunos casos puede coincidir con su forma de vuelo. La **producción de luz** es una particularidad de las luciérnagas (LAMPÍRIDOS) y de otras formas. La luz es fría (su eficiencia es del 80 a 90 por ciento, en comparación con el 3 por ciento de una bombilla eléctrica), y la radiación está dentro del campo visible para el ojo humano.

25-21 Distribución

Algunos insectos tienen una distribución muy amplia, se hallan en todo un continente o más, mientras que otras especies están limitadas a unos cuantos kilómetros cuadrados. Los insectos se encuentran desde el nivel del mar hasta más de 6000 m de altura en las más altas montañas. Observaciones realizadas en aeroplano muestran que muchos insectos habitan en el aire, especialmente durante el día, en verano; generalmente se hallan a alturas inferiores a los 300 m, pero se han capturado algunos a más de 4200. De esta manera algunas especies pasan continuamente a nuevas localidades. Algunos escarabajos y otros insectos viven en las playas entre las líneas de marea y unos pocos zapateros *(Halobates)* viven en la superficie del océano; son pocos los insectos que viven en el agua del mar.

25-22 Variaciones estacionales

La vida en tierra expone a los insectos a condiciones ambientales más extremas que las que expe-

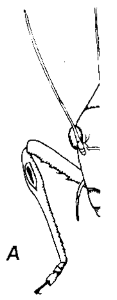


Fig. 25-
estructu
con la
la lima.
ja», y e
continu

rimentan la may
y de las aguas du
en la temperatur
ponible, como pc
o la abundancia
rentes especies e
de distintas man
las estaciones c
otros períodos.
ta, escondiéndose
dados, donde el
Otros sobreviven
En muchas espe
al terminar la est
representadas po
primavera próxir

25-23 Percepció

Los insectos res
provocan sensaci
los estímulos qu
nido, pero sus p
cuantitativamente
masiado débiles
y algunos reaccio
pero no al rojo c

La respuesta n
acción del aguijó
se le toca, inclus
tipo invariable d
animal se acerca
recibe el nombre
gen, guiadas por

le aire adherida a
se moja, o debajo
ara respirar. Algu-
de los mosquitos,
ncima del agua pa-
os tricópteros y de
branquias —tra-
ue obtienen el oxí-
). Ninguna de ésta
le los CRUSTÁCEOS.
do al de los anéli-
en muchas larvas
par de ganglios en
oscas adultas y en
eriores) están con-
or del cuerpo. Mu-
lucir sonidos (figu-
os HEMÍPTEROS, las
urnas, algunos mos-
carabajos y abejas.
n del sonido varía
cidir con su forma
es una particulari-
DOS) y de otras for-
cia es del 80 a 90
el 3 por ciento de
radiación está den-
jo humano.

stribución muy am-
inente o más, mien-
itadas a unos cuan-
insectos se encuen-
sta más de 6000 m
ntañas. Observacio-
uestran que muchos
cialmente durante el
se hallan a alturas
han capturado algu-
anera algunas espe-
evas localidades. Al-
tos viven en las pla-
unos pocos zapate-
perficie del océano;
ven en el agua del

s

insectos a condicio-
que las que expe-

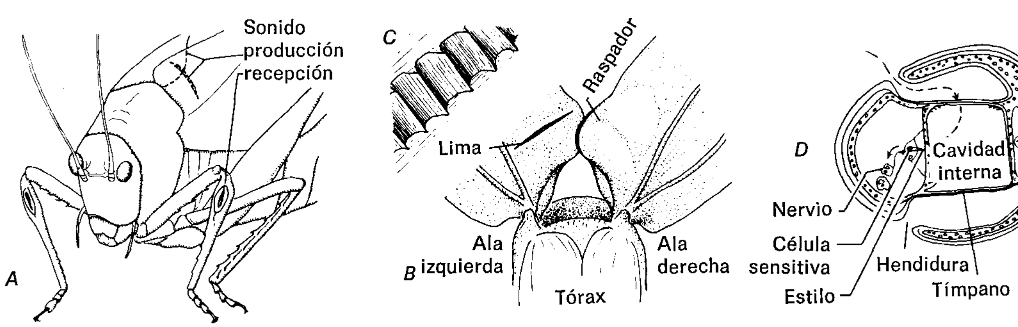


Fig. 25-14 *A*. Partes anteriores de un saltamontes americano, donde se ve la situación de las estructuras para la producción y recepción del sonido. *B*. Superficie inferior de las alas anteriores con la lima y el raspador que, al frotarse entre sí, producen el sonido. *C*. Detalle aumentado de la lima. *D*. Sección transversal de una pata anterior en la que se ve el receptor de sonido, u «oreja», y el curso de las ondas sonoras (línea de trazos) y los impulsos nerviosos (flecha de trazo continuo). (*Parcialmente según Dahlgren,* 1925.)

rimentan la mayor parte de los habitantes del mar y de las aguas dulces. Tienen que soportar cambios en la temperatura y en la cantidad de alimento disponible, como por ejemplo el verano y el invierno, o la abundancia y la escasez de plantas. Las diferentes especies están adaptadas a estos problemas de distintas maneras. Muchas de ellas abundan en las estaciones cálidas y están muy reducidas en otros períodos. Algunas invernan en la fase adulta, escondiéndose para invernar en sitios resguardados, donde el metabolismo se reduce mucho. Otros sobreviven en forma de pupas o de larvas. En muchas especies todos los individuos mueren al terminar la estación cálida y entonces están sólo representadas por huevos que se desarrollarán en la primavera próxima.

25-23 Percepción sensitiva y comportamiento

Los insectos responden a muchos estímulos que provocan sensaciones en el hombre, como la luz, los estímulos químicos (olfato, gusto), tacto y sonido, pero sus percepciones difieren cualitativa y cuantitativamente. Perciben estímulos químicos demasiado débiles para el gusto o el olfato humanos, y algunos reaccionan a las radiaciones ultravioleta, pero no al rojo o al infrarrojo.

La respuesta más sencilla es un **reflejo,** como la acción del aguijón de una abeja, que actúa cuando se le toca, incluso si está separado del cuerpo. El tipo invariable de respuesta mediante la cual un animal se acerca a un estímulo, o se aleja de él, recibe el nombre de **taxis.** Las drosofilas se dirigen, guiadas por sus órganos olfatorios, a los frutos sobremaduros en los que se desarrolla la levadura de que se alimenta la mosca; ello se produce por **quimiotaxis positiva** hacia ciertos alcoholes y ácidos orgánicos que se producen en el fruto en fermentación. Muchos insectos encuentran pareja por una taxis similar, ante los delicados aromas *(feromonas)* emitidos por el sexo opuesto. La mariposa nocturna que vuela directamente hacia la llama de una vela presenta **fototaxis positiva** y la cucaracha que corre a esconderse cuando se ve expuesta repentinamente a la luz, **fototaxis negativa.** Las larvas acuáticas de los tricópteros presentan a menudo **reotaxis positiva,** pues se alinean con la cabeza hacia adelante en las corrientes de agua. El término **cinesis** se emplea para designar una reacción locomotora, no dirigida, en que la rapidez del movimiento o velocidad de giro depende de la intensidad del estímulo. La cucaracha, además de evitar la luz, busca protección en las grietas donde su cuerpo está en contacto con el escondrijo: esto constituye la tigmocinesis. Las taxis y las cinesis, y algunos otros tipos de reacciones, permiten a los insectos y a otros muchos animales encontrar y habitar el pequeño habitáculo o microclima en el que cada especie puede alcanzar el máximo éxito ecológico.

Muchos detalles del comportamiento de los insectos dependen del **instinto** (pár. 9-10), que consiste en series o cadenas de reflejos coordinados de todo el organismo. La compleja serie de actos mediante los cuales una avispa solitaria construye su nido, deposita un huevo, le procura alimentación a base de insectos paralizados y cierra hábilmente la celda, constituyen ejemplos de cadenas de instintos. Otros aspectos del comportamiento de los insectos son modificables e indican que son capaces de cierta experiencia individual que se registra como memoria. Un ejemplo de ello son las abejas, que son capaces de aprender a asociar el alimento con un color determinado.

25-24 Vuelo

Los insectos, las aves y los murciélagos son los únicos animales capaces de un verdadero vuelo. Las alas de los insectos (figs. 25-4 y 25-5) son estructuras únicas por derivar de expansiones del tegumento, y son completamente distintas de las alas formadas a partir de las extremidades de los vertebrados (fig. 13-1). La capacidad de volar permite que los insectos puedan extender el área en que buscan alimento, dispersarse y ocupar nuevos territorios.

Las alas de los insectos están unidas al terguito dorsal (fig. 25-15), pero durante un corto espacio se apoyan distalmente, sobre una proyección pleural vertical que es un fulcro sobre el que las alas se mueven hacia arriba y hacia abajo. Los músculos producen el movimiento hacia arriba y hacia abajo de las alas; los músculos tergo-esternales originan el movimiento hacia arriba al deprimir el terguito, y los músculos longitudinales originan el movimiento hacia abajo al elevarlo. El simple movimiento hacia arriba y hacia abajo de las alas es de suyo insuficiente para producir un desplazamiento de vuelo. Ha de haber también un movimiento de las alas hacia atrás y hacia adelante, y, por ello, las alas de los insectos describen un ocho o una elipse durante el ciclo completo del movimiento hacia arriba y hacia abajo. El ritmo de movimiento de las alas y, por tanto, la velocidad de vuelo del insecto, varía enormemente. Los insectos de movimientos lentos, como las mariposas, baten las alas de 4 a 20 veces por segundo, mientras que los cínifes pueden alcanzar los 1000 batidos por segundo. Al ser los insectos animales poiquilotermos, las temperaturas ambientales bajas afectan a su metabolismo y a su capacidad de vuelo. Cuando las temperaturas ambientales son bajas, puede ser necesario un tiempo de calentamiento antes de que un insecto sea capaz de generar la temperatura interna suficiente que le permita volar.

25-25 Conservación del agua

Cuando los antepasados de los insectos abandonaron el agua y pasaron a la tierra y al aire, experimentaron cambios análogos a los experimentados por los anfibios y reptiles respecto a los peces. Los órganos de los sentidos se adaptaron a funcionar en el aire, la cutícula sirvió para impedir la pérdida por evaporación de los líquidos del cuerpo y las tráqueas suministraron un medio para respirar aire. Todos los insectos, excepto los que viven en un ambiente húmedo, tienen un considerable problema para conservar el agua del cuerpo, problema con el que no se enfrentan los animales acuáticos, puesto que la humedad se pierde en la respiración y en la evacuación de los residuos alimenticios. Las válvulas de los espiráculos pueden limitar la cantidad de aire exhalado (y de humedad) en ciertas circunstancias, pero los movimientos respiratorios, más vigorosos durante el vuelo, agotan a veces el suministro de líquidos. Los insectos, cuando se hallan en un ambiente seco, extraen el agua de los residuos alimenticios del recto y probablemente obtienen cierta cantidad de agua metabólica como

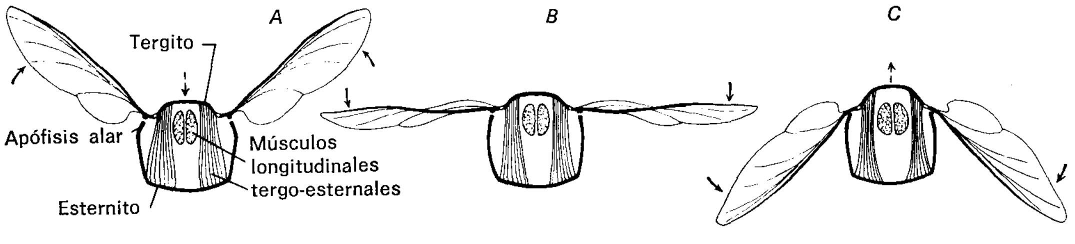


Fig. 25-15 Movimientos del ala durante el vuelo de un insecto. *A. Hacia arriba:* Las contracciones de los músculos tergo-esternales determinan la depresión del terguito y llevan hacia abajo las bases de las alas; cada una de ellas actúa a modo de fulcro sobre la apófisis alar. La rotación de las alas la producen otros músculos y movimientos de algunos escleritos. *C. Hacia abajo:* La contracción de los músculos longitudinales (y otros) determina la curvatura del terguito hacia arriba y mueve los extremos de las alas hacia abajo. *(Según Snodgrass.)*

subproducto de l
alimenticias conte

25-26 Alimento

La mitad de los
es decir, se alime
dos de las planta
una gran varieda
patata emplea sol
SOLANÁCEAS, la la
xippus se aliment
y la mariposa *Lyc*
sola especie de ro
yor parte de los t
mentan de mader
hormigas sólo co
hay algunos que p
tando, abonando
gos». Entre los ins
bajos, larvas de m
muertos, y las esp
turan y devoran i

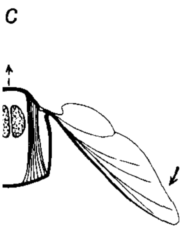
25-27 Depredado

Debido a su abun
una gran varieda
rrestres y dulceac
numerosas enferm

Un depredador,
consume muchos
de un parásito se
de un individuo
un depredador, pe
Ejemplo de paras
larvas de las mosc
(DÍPTEROS) y de
nidas y calcídida
de los esceliónido
parasitoides varía
huéspedes. Los p
mún sólo debilita
se complica más
los parásitos son
pecies, o por el h
parasitoides son n
ga de la maripos
tigma, estudiada
que tiene veintit
ROS y 17 HIMENÓ
nen 13 parásitos
tos últimos están

e. Los insectos de
nariposas, baten las
ındo, mientras que
1000 batidos por se-
ales poiquilotermos,
jas afectan a su me-
vuelo. Cuando las
bajas, puede ser ne-
iento antes de que
rar la temperatura
ta volar.

insectos abandona-
rra y al aire, experi-
los experimentados
cto a los peces. Los
aptaron a funcionar
a impedir la pérdida
os del cuerpo y las
io para respirar aire.
que viven en un am-
nsiderable problema
ıerpo, problema con
ales acuáticos, pues-
n la respiración y en
alimenticios. Las vál-
n limitar la cantidad
dad) en ciertas cir-
tos respiratorios, más
otan a veces el sumi-
os, cuando se hallan
el agua de los resi-
probablemente ob-
ua metabólica como



ontracciones
ia abajo las
La rotación
ia abajo: La
rguito hacia

subproducto de la oxidación de las substancias alimenticias contenidas en el cuerpo.

25-26 Alimento

La mitad de los insectos conocidos son **fitófagos,** es decir, se alimentan de los tejidos o de los líquidos de las plantas. El saltamontes se alimenta de una gran variedad de plantas, el escarabajo de la patata emplea solamente las de la familia de las Solanáceas, la larva de la mariposa *Danaus plexippus* se alimenta solamente del género *Asclepias,* y la mariposa *Lycaena hypophlocas* se limita a una sola especie de romaza *(Rumex acetosella).* La mayor parte de los termes y ciertos escarabajos se alimentan de madera, pero algunos de ellos y ciertas hormigas sólo comen hongos; entre estos insectos hay algunos que producen su propio alimento plantando, abonando y conservando «huertos de hongos». Entre los insectos **saprófagos** se hallan escarabajos, larvas de mosca y otros que comen animales muertos, y las especies **carnívoras** son las que capturan y devoran insectos u otros animales vivos.

25-27 Depredadores y parásitos

Debido a su abundancia, los insectos son presa de una gran variedad de insectos y vertebrados, terrestres y dulceacuícolas. Están sujetos también a numerosas enfermedades que reducen su número.

Un depredador, para alcanzar el tamaño adulto, consume muchos animales, pero la fase no madura de un parásito se desarrolla a menudo a expensas de un individuo huésped, por lo que se parece a un depredador, pero es de vida libre cuando adulto. Ejemplo de parasitoides de otros insectos son las larvas de las moscas de la familia de los taquínidos (Dípteros) y de las avispas icneumónidas, bracónidas y calcídidas (Himenópteros), y los huevos de los esceliónidos (Himenópteros). El número de parasitoides varía de acuerdo con el número de huéspedes. Los parásitos, en cambio, por lo común sólo debilitan a sus huéspedes. Esta cuestión se complica más por el **hiperparasitismo,** en el que los parásitos son parasitados a su vez por otras especies, o por el hiperparasitoidismo, en el que los parasitoides son muertos por otras especies. La oruga de la mariposa nocturna *Hemerocampa leucostigma,* estudiada por L. O. Howard, se comprobó que tiene veintitrés parásitos primarios (6 Dípteros y 17 Himenópteros), los cuales, a su vez, tienen 13 parásitos secundarios o hiperparásitos; estos últimos están sujetos a 2 (o 5) parásitos terciarios. Tales son las complejidades del equilibrio de la naturaleza.

25-28 Reproducción

La fecundación es siempre interna, o bien directamente en el conducto genital femenino, o por transferencia secundaria de espermatozoides (Odonatos) o mediante espermatóforos. La mayoría de las especies son **ovíparas** y ponen sus huevos aisladamente o en grupos, en la superficie o dentro de la tierra, sobre las plantas o animales de que se alimentan sus larvas o en los tejidos vegetales. Los que tienen larvas acuáticas ponen los huevos cerca o dentro del agua. Los huevos de algunas especies emergen en unas horas, pero los de algunos Ortópteros y Lepidópteros requieren muchos meses para ello. Los áfidos y algunos Dípteros son **vivíparos,** es decir, producen prole viva. Los huevos de las moscas de la familia de los taquínidos, que son depositados sobre otros insectos, emergen casi inmediatamente después de puestos. La progenie viva de la mosca tsetsé y de los hipobóscidos se desarrolla en el «útero» de las hembras, donde se alimenta mediante secreciones especiales. La **partenogénesis,** o desarrollo de huevos no fecundados, se presenta en los áfidos, trips, avispas productoras de agallas, moscas portasierra (tentredínidos) y otros. Las generaciones de áfidos (fig. 25-32), en primavera y verano, están constituidas exclusivamente por hembras que se reproducen partenogenéticamente, pero más adelante se producen ambos sexos de la misma manera. Éstos se aparean y las hembras fecundadas ponen huevos que permanecen sin desarrollarse durante el invierno y en la próxima primavera producen hembras. En *Miastor* (Cecidómidos) y otros pocos insectos se presenta un tipo especial de partenogénesis conocido por **pedogénesis.** Cada larva produce de siete a treinta larvas y éstas a su vez producen otras. Algunas larvas pupan y se convierten en machos y hembras. Las avispas de la familia de los calcídidos, que parasitan los huevos de los Lepidópteros, presentan **poliembrionía;** un huevo de calcídido inicia el desarrollo, posteriormente se divide en 100 ó más masas, cada una de las cuales da lugar a una larva que se transforma en avispa.

25-29 Insectos productores de agallas

Los cinípedos o avispas productoras de agallas (Himenópteros) y los cecidómidos o moscas productoras de agallas (DÍPTEROS) son pequeños insectos que ponen los huevos en los tejidos vegetales. Alguna substancia inyectada entonces o resultante del crecimento de las larvas determina que en la planta se produzca una hinchazón característica o **agalla.** Son de forma y localización (tallo u hoja) distintas según la planta huésped y el insecto de que se trate. También ciertos áfidos y psílidos (HOMÓPTEROS) y ciertos ácaros (ACARINA) producen agallas.

25-30 Número de descendientes

Éste varía en los diferentes insectos, desde la larva única que nace cada vez de algunas moscas vivíparas hasta el millón aproximado de huevos que pone una abeja reina. Pero el número de huevos que pone cada hembra es menos importante que el *ritmo de aumento de individuos;* éste es muy rápido en especies que tienen un ciclo biológico muy corto. La mosca del vinagre *(Drosophila)* pone un promedio de 200 huevos por hembra y el ciclo entero requiere solamente 10 días a una temperatura de aproximadamente 27° C. La mosca doméstica puede completar su ciclo en 8 ó 10 días si el tiempo es cálido. En los áfidos y en otros insectos, y en condiciones óptimas de temperatura, humedad y disponibilidad de alimento, la partenogénesis conduce asimismo a una multiplicación extremadamente rápida de la población. ¡Las generaciones sucesivas originadas de un solo áfido podrían cubrir la Tierra en una sola estación si todos sobrevivieran!

25-31 Crecimiento y metamorfosis

Puesto que los insectos viven dentro de un exoesqueleto parecido a una armadura, solamente pueden cambiar de forma y aumentar de tamaño después de una muda, y ninguno muda después de alcanzado el tamaño adulto. El aumento de las dimensiones lineales en las mudas sucesivas es aproximadamente 1,4, pero esta cifra es variable, según la duración de cada fase. También las diferentes partes pueden crecer a diferentes ritmos; el tamaño de una parte determinada es una función exponencial del todo (crecimiento alométrico). Los órdenes primitivos, desde los PROTUROS a los TISANUROS, alcanzan la forma y el tamaño adultos mediante ligeros cambios graduales. No experimentan metamorfosis, por lo que se denominan AMETÁBOLOS (Gr. *a,* no + *metabola,* cambio) (tabla 25-2). Los HEMIMETÁBOLOS (ODONATOS a TISANÓPTEROS) experimentan una metamorfosis gradual o incompleta, como el saltamontes. Los individuos recién nacidos son pequeñas **ninfas,** algo parecidas a los adultos, con los ojos compuestos. En los estadios sucesivos, o **instars,** las **alas** van apareciendo externamente como pequeñas paletas que aumentan en las mudas sucesivas, llegando a funcionales en el **adulto** o **imago.** En los HOLOMETÁBOLOS (MECÓPTEROS a HIMENÓPTEROS), los individuos jóvenes emergen en forma de pequeñas **larvas** vermiformes segmentadas, con la cabeza, el tórax y el abdomen muy semejantes y a menudo con patas cortas, pero sin alas ni ojos compuestos. Los distintos instars larvarios aumentan de tamaño mediante mudas sucesivas. Luego inician una fase de reposo, la **pupa,** dentro de la última piel larvaria, en un pupario especial o en un capullo. Entonces se deshacen muchos órganos larvarios y son reabsorbidos por células *fagocitarias, mientras que se forman nuevos* órganos para el adulto. Estos profundos cambios tienen lugar antes de que emerja el adulto. En este caso la metamorfosis es completa como en la abeja.

Existen pruebas experimentales (pár. 8-2) que indican que tanto la muda como la metamorfosis son inducidas por la **ecdisiotropina,** secretada por el cerebro. Esta hormona hace que las glándulas ecdisiales produzcan **ecdisona,** que permite que tenga lugar la muda. Al mismo tiempo, las glándulas de los cuerpos alados producen **hormona juvenil.** En presencia de hormona juvenil, una forma larvaria continuará experimentando una muda simple para producir larvas mayores sucesivamente. Cuando los cuerpos alados dejan de producir la hormona juvenil, la ecdisona estimula la muda hasta alcanzar la fase adulta.

25-32 Insectos sociales

La mayor parte de los insectos son **solitarios,** pues cada individuo vive por sí mismo; los sexos se asocian sólo para la cópula y la hembra abandona los huevos o muere después de la puesta. Las especies **gregarias** se reúnen en gran número, como en las bandadas de langostas y las mariquitas que invernan. En todos estos insectos los padres nunca viven para ver a sus descendientes. No obstante, unas 6000 especies de insectos muestran instintos sociales; la hembra, o ambos progenitores, viven cooperativamente junto con su prole en una guarida común. Ello se inicia con las **reacciones subsociales,** como en las hembras de las tijeretas (DERMÁPTEROS), que protegen a los huevos y luego a los

pequeños. Las cuc
carabajos y chinc
RÁPTEROS hacen
tarias aprovisiona
alimento de las lar
y viven independi
La verdadera o
todos los termes,
pas y abejas. En
de ambos sexos v
ganización que n
del trabajo entre
solo individuo rep
y los otros indivi
versas funciones
grupo. La comple
visión del trabaj
reinas de algunos
durante varios añ
hembra simpleme
crías o las alimen
condiciones existe
pleja vida colonia
jas, que presentan
gunos grupos, a
mente, denominad
nes con vida soci
de alimento. Las h
en las costumbres
te se presentó en
mas inferiores ca
gas pastoras cuida
de las hormigas»)
carado, y las horn
cenan semillas d
las durante el in
cultivadoras de h
cosechas de cierto
que abonan con
tablecerse para f
una estirpe de hi
bucal. La comuni
sifica por la secre
función diversa:
de la colonia, deja
conservar las cast
e incrementar la

25-33 Relacione

Prácticamente to
con algún insecto

pequeños. Las cucarachas y los grillos, algunos escarabajos y chinches, los EMBIÓPTEROS y los ZORÁPTEROS hacen lo mismo. Algunas avispas solitarias aprovisionan a los huevos con insectos para alimento de las larvas, las cuales emergen más tarde y viven independientemente.

La verdadera organización social se presenta en todos los termes, todas las hormigas y ciertas avispas y abejas. En este orden, muchos individuos de ambos sexos viven juntos en una compleja organización que normalmente implica la división del trabajo entre ellos. A menudo sólo existe un solo individuo reproductor en la colonia, **la reina,** y los otros individuos de ambos sexos realizan diversas funciones que aseguran la supervivencia del grupo. La complejidad de la organización y la división del trabajo varía según las especies. Las reinas de algunos termes y hormigas pueden vivir durante varios años. En los casos más simples, la hembra simplemente permanece con sus sucesivas crías o las alimenta diariamente. A partir de estas condiciones existe una serie gradual hasta la compleja vida colonial de los termes, hormigas y abejas, que presentan una división del trabajo entre algunos grupos, a menudo diferentes morfológicamente, denominados *castas.* Las grandes poblaciones con vida social requieren un gran suministro de alimento. Las hormigas muestran una progresión en las costumbres alimenticias, como probablemente se presentó en la historia del hombre. Las formas inferiores cazan insectos o carne. Las hormigas pastoras cuidan y protegen a los áfidos («vacas de las hormigas») de los que obtienen un jugo azucarado, y las hormigas agricultoras reúnen y almacenan semillas durante el verano para consumirlas durante el invierno. Finalmente las hormigas cultivadoras de hongos *(Atta)* cultivan sus propias cosechas de ciertos hongos en huertas subterráneas que abonan con restos orgánicos; las reinas, al establecerse para fundar una nueva colonia, llevan una estirpe de hifas del hongo en una bolsa infrabucal. La comunicación en las colonias se intensifica por la secreción de **feromonas,** que tienen una función diversa: para identificar a los individuos de la colonia, dejar rastros que otros puedan seguir, conservar las castas, dar la alarma ante un ataque e incrementar la actividad del grupo.

25-33 Relaciones con el hombre

Prácticamente todas las personas están en relación con algún insecto, desde el habitante de la ciudad que come miel, se viste de seda y mata las moscas hasta las poblaciones primitivas que están plagadas de piojos, pulgas y moscas. La entomología económica se ocupa de varios miles de especies de insectos de importancia para la agricultura, las explotaciones forestales y las industrias alimentarias; la entomología médica se ocupa de las que afectan a la salud del hombre y de los animales domésticos.

Son numerosos los **insectos beneficiosos.** Las abejas y otros insectos que van de flor en flor para recoger polen son esenciales para verificar la fecundación cruzada de las flores de los manzanos, cerezos, arándanos, trébol y otras plantas cultivadas, las cuales no fructificarían si no fuera por ello. Las colmenas de abejas se colocan en jardines o campos para asegurar esta fecundación. Algunas higueras solamente producen flores femeninas; para obtener buenos frutos se necesita la caprificación (polinización) por una pequeña avispa *(Blastophaga),* que solamente se desarrolla en los pequeños cabrahigos, no comestibles, en donde recogen el polen. En todas partes las abejas melíferas producen la miel, que es consumida por el hombre; también producen cera, que se emplea para pulimentos, velas de iglesia y para modelar y encerar. En Oriente y Europa se obtiene seda cruda del gusano de seda *(Bombyx mori).* Las larvas se crían domésticamente, alimentándolas de hojas de morera, y cada una de ellas hila un capullo de seda mediante sus secreciones salivales. La goma laca del comercio se obtiene de la secreción cérea de ciertas cochinillas (CÓCCIDOS) de la India y los tintes conocidos por «cochinilla» y «laca carmín» derivan del cuerpo seco de algunas cochinillas tropicales de los cactos.

Muchos insectos herbívoros perjudiciales son devorados por un gran número de **insectos depredadores** tales como escarabajos, moscas (sírfidos) y avispas. Las cochinillas, que comen y perjudican a los agrios y a otros árboles, son devoradas por las larvas de las mariquitas (COCCINÉLIDOS); ciertas especies de mariquitas han sido importadas, criadas y liberadas en los campos de frutales para luchar contra las cochinillas. Los parasitoides que ponen los huevos en los jóvenes o en los huevos de insectos perjudiciales para las plantas, y cuyas larvas destruyen a estos últimos, constituyen otro grupo útil; algunos de ellos se crían artificialmente y se les libera para que sirvan de regulación biológica de las especies perjudiciales. Algunos de estos parásitos están a su vez sometidos a otros hiperparasitoides que limitan las poblaciones parasitoides.

Otros insectos útiles son los escarabajos necrófagos y ciertas moscas que limpian el estiércol y los cuerpos de animales muertos. Las moscas de la carne ponen gran cantidad de huevos en las carcasas de animales muertos, y sus voraces larvas pronto las reducen a la piel y el hueso. Las hormigas, los termes y los escarabajos van reduciendo, poco a poco, los restos de los árboles muertos y de otras plantas, pero los termes también producen gran daño en los edificios y otras construcciones de madera. Finalmente muchos insectos son útiles indirectamente porque sirven de alimento a peces, aves de caza, mamíferos peleteros y otros vertebrados salvajes y, algunas veces, a las gallinas y los pavos.

Muchas especies de **insectos dañinos** son perjudiciales para las plantas agrícolas, los alimentos almacenados y otros productos; otros son peligrosos para la salud y el bienestar de los animales domésticos o salvajes y del hombre. Cada planta cultivada acostumbra a tener más de un insecto que la ataca y las plantas agrícolas importantes, como el trigo, el maíz, el algodón y el tabaco son víctimas de cien o más insectos diferentes. Estos cobran un elevado tributo en reducción o pérdida total de las cosechas y en los gastos para luchar contra ellos mediante pulverizaciones de venenos, parásitos y otros medios. Algunas de las **plagas indígenas** más importantes en los Estados Unidos son el escarabajo (dorífora) de la patata, los ligeidos y los saltamontes; entre las numerosas **plagas introducidas** pueden citarse la mosca de Hesse, que ataca el trigo, la piral del maíz, el gorgojo de la cápsula de algodón y el gusano del manzano. Existen varias leyes federales y particulares de los Estados para limitar la expansión de estas plagas.

Los alimentos del hombre son devorados o destruidos por las hormigas, cucarachas y gorgojos, y las moscas domésticas los ensucian; los cereales almacenados son atacados por los gorgojos y polillas de los cereales; la ropa de lana, las alfombras, las pieles y las plumas son devoradas por las polillas y ciertos escarabajos; los libros son atacados por los pececillos de plata, ciertas larvas de escarabajos y los termes. Las chinches de cama, las moscas de establo, los mosquitos y las pulgas pican al hombre y a sus animales; los piojos perjudican a las gallinas, llegando a convertir su explotación en antieconómica; los tábanos molestan a los caballos, chupándoles la sangre, y lo mismo cabe decir de otras moscas respecto al ganado vacuno; las larvas de ciertos dípteros irritan el estómago de los caballos, y las de otras moscas penetran en el dorso del ganado vacuno determinando que éste adelgace y perjudicando las pieles para cuero.

Muchos insectos y algunas garrapatas actúan como huéspedes intermediarios en varias enfermedades del hombre, de los animales domésticos y de las plantas cultivadas; en la tabla 25-1 se citan algunos ejemplos importantes.

El desarrollo de insecticidas modernos tales como el DDT y otros fue considerado como un triunfo tecnológico. El problema de las plagas agrícolas fue aliviado de manera espectacular en vastas áreas, con una reducción inmediata de muertes humanas y de sufrimiento, reportando, además, mayores beneficios económicos a la agricultura. No obstante,

TABLA 25-1

EJEMPLOS DE ENFERMEDADES TRANSMITIDAS POR INSECTOS Y GARRAPATAS

Enfermedad	Organismo dominante	Transmitido por	Orden
Enfermedad holandesa del olmo	*Ceratostomella* (hongo)	*Scolytus*	COLEÓPTEROS
Marchitez de las cucurbitáceas	*Erwinia tracheiphila*	*Diabrotica*	COLEÓPTEROS
Encrespadura de la remolacha .	Virus	*Circulifer*	HOMÓPTEROS
Fiebre amarilla del hombre . . .	Virus	Mosquito (*Aëdes aegypti*)	DÍPTEROS
Peste bubónica de las ratas y el hombre	*Pasteurella pestis*	Pulgas (*Xenopsylla* y otras)	SIFONÁPTEROS
Turalemia	*Pasteurella tularensis*	Mosca (*Chrysops* y otras)	DÍPTEROS
Tifus exantemático	*Rickettsia*	Piojo (*Pediculus*)	ANOPLUROS
Malaria humana	*Plasmodium* (protozoo)	Mosquito (*Anopheles*)	DÍPTEROS
Enfermedad de Chagas	*Trypanosoma cruzi*	Chinche (*Triatoma*)	HEMÍPTEROS
Filariasis	*Wuchereria bancrofti* (nematodo)	Mosquitos (*Culex* y otros)	DÍPTEROS
Tenia del perro	*Dipylidium caninum*	Piojos (*Trichodectes*) y pulgas	MALÓFAGOS y SIFONÁPTEROS
Fiebre de las Montañas Rocosas, del hombre	*Dermacentroxenus rickettsi*	Garrapata (*Dermacentor andersoni*)	ÁCAROS
Fiebre del ganado de Texas . . .	*Babesia bigemina*	Garrapata (*Boöphilus annulatus*)	ÁCAROS

TABLA 25-2

CARACTERÍSTICA

(Adultos; se omit

Subclase

Metamorfosis

APTERIGOTOS

AMETÁBOLOS: sin metamorfosis

PTERIGOTOS: típicamente alados; en algunos, alas reducidas o sin ellas

HEMIMETÁBOLOS: los jóvenes son **ninfas** con ojos compuestos y las alas crecen exteriormente; metamorfosis gradual (incompleta)

HOLOMETÁBOLOS: los jóvenes son **larvas** sin ojos compuestos; las alas crecen interiormente; metamorfosis complicada (completa)

♂ = macho; ♀ =

de los Estados para
plagas.
son devorados o des-
arachas y gorgojos, y
ucian; los cereales al-
los gorgojos y polillas
na, las alfombras, las
radas por las polillas
ros son atacados por
larvas de escarabajos
e cama, las moscas de
ulgas pican al hombre
perjudican a las galli-
xplotación en antieco-
n a los caballos, chu-
no cabe decir de otras
vacuno; las larvas de
ómago de los caballos,
an en el dorso del ga-
ue éste adelgace y per-
ero.
; garrapatas actúan co-
s en varias enfermeda-
nales domésticos y de
la tabla 25-1 se citan
es.
las modernos tales co-
iderado como un triun-
de las plagas agrícolas
tacular en vastas áreas,
a de muertes humanas
), además, mayores be-
ricultura. No obstante,

	Orden
	COLEÓPTEROS
	COLEÓPTEROS
	HOMÓPTEROS
)	DÍPTEROS
s)	SIFONÁPTEROS
)	DÍPTEROS
	ANOPLUROS
	DÍPTEROS
	HEMÍPTEROS
)	DÍPTEROS
pulgas	MALÓFAGOS y SIFONÁPTEROS
	ÁCAROS
ulatus)	ÁCAROS

TABLA 25-2

CARACTERÍSTICAS DE LOS ÓRDENES ACTUALES DE LA CLASE INSECTOS

(Adultos; se omiten las excepciones respecto a las alas y otros rasgos)

Subclase	Metamorfosis	Órdenes y nombres comunes	Piezas bucales		Alas		Caracteres distintivos
			Masticadoras	Chupadoras	Anterior	Posterior	
APTERIGOTOS	AMETÁBOLOS: sin metamorfosis	**Proturos**	C		Ninguna		Sin antenas
		Colémbolos: saltarines	C		Ninguna		Abdomen con fúrcula
		Dipluros	C		Ninguna		Dos pinzas o cercos en el abdomen
		Tisanuros: pececillos de plata	C		Ninguna		Cuerpo cubierto de finas escamas; tres «colas» en el abdomen
PTERIGOTOS: típicamente alados; en algunos, alas reducidas o **sin ellas**	HEMIMETÁBOLOS: los jóvenes son **ninfas** con ojos compuestos y las alas crecen exteriormente; metamorfosis gradual (incompleta)	**Odonatos:** libélulas	C		Membranosas, no plegadas, casi iguales		Grandes; ojos enormes; sin cercos
		Efemerópteros: efímeras	C		Membranosas, no plegadas Mayores	Menores	Pinzas bucales vestigiales, 2 o 3 «colas»
		Ortópteros: cucarachas, saltamontes	C		4 o ninguna Coriáceas	Delgadas	Usualmente con cercos
		Dermápteros: tijeretas			Duras y cortas	Delgadas, en forma de abanico	Pinzas en el extremo del abdomen
		Plecópteros: «moscas de las piedras»	C		Membranosas, más estrechas	Plegadas, más anchas	2 largos cercos
		Isópteros: termes	C		Formas sexuales con alas iguales; las demás ápteras		Formas sexuales pigmentadas; las demás pálidas, incoloras
		Embiópteros: émbidos	C		♂ alados; ♀ ápteras		Tarsos de las patas anteriores dilatados para hilar
		Malófagos: piojos masticadores	C		Ninguna		Diminutos, planos; cabeza ancha
		Anopluros: piojos chupadores		S	Ninguna		Diminutos, planos; piezas bucales retráctiles; cabeza estrecha
		Psocópteros: piojos de los libros	C		4, plegadas, en tejado o sin ellas		Un «pico» maxilar
		Hemípteros: chinches		S	Mitad coriácea	Membranosas	Escutelo triangular; base del pico muy hacia adelante de la cabeza
		Homópteros: áfidos, cochinillas		S	Textura uniforme; 4, 2 o ninguna		Base del pico junto al tórax
		Tisanópteros: trips		S	Bordeadas de pelos		Tarsos vesiculosos
	HOLOMETÁBOLOS: los jóvenes son **larvas** sin ojos compuestos; las alas crecen interiormente; metamorfosis complicada (completa)	**Mecópteros:** moscas escorpión	C		Membranosas, en tejado, casi iguales		Cabeza alargada como un pico; cercos cortos
		Neurópteros: hormigas león, etc.	C		Membranosas, en tejado, casi iguales		Sin cercos
		Tricópteros: friganas	C		Membranosas, en tejado		Alas revestidas de pelos
		Lepidópteros: mariposas diurnas y nocturnas		S	Cubiertas de finas escamas imbricadas		Maxilas formando una espiritrompa
		Dípteros: moscas		S	Sin alas posteriores		Halterios («balancines») en lugar de alas posteriores
		Sifonápteros: pulgas		S	Ninguna		Pequeños; cuerpo comprimido lateralmente
		Coleópteros: escarabajos, gorgojos	C		Duras, sin venas	Membranosas, plegadas	Protórax grande, mesotórax reducido
		Estrepsípteros: Estílopes	C		Sólo alas posteriores en ♂; ninguna en ♀		♀ con aspecto de cresa; cabeza y tórax fusionados
		Himenópteros:: hormigas, avispas y abejas	C	S	Membranosas; dos pares o ninguna		Base del abdomen de ordinario constreñida

♂ = macho; ♀ = hembra; alas en tejado = ∧ sobre el abdomen cuando están en reposo.

estos beneficios se consiguieron a cambio de un daño considerable producido en el ambiente (párrafo 36-8).

En el futuro, el control de los insectos debe basarse más bien en principios ecológicos y en una mayor utilización de métodos biológicos y no químicos. Puede que sea necesario aceptar alguna pérdida producida por insectos. Se requerirá un estudio integrado que considere los numerosos aspectos del control por adelantado y que intente anticiparse a los efectos secundarios y al impacto general sobre el ecosistema.

Existen ya algunas alternativas a los productos químicos «fuertes». Son ejemplos de ello: 1) introducción de insectos «inofensivos» para controlar a los perjudiciales; 2) uso de agentes patógenos, virus o bacterias específicos para algunas plagas; 3) liberación de insectos machos esterilizados entre las poblaciones naturales, lo cual produce apareamientos estériles y, con ello, un declive de la población (por ejemplo, la lucha contra los éstridos en el sur de los Estados Unidos); 4) uso de feromonas, atrayentes sexuales que atraen a los insectos hacia los lugares donde pueden ser esterilizados o muertos; 5) repelentes; 6) empleo de radiación electromagnética: radiación con onda directa, rayos infrarrojos o ultravioletas y radiación iónica, para destruir los insectos en la madera, los cereales, etc.; 7) aplicación de hormonas para inhibir o acelerar el desarrollo y causar la aparición de los mismos en estaciones desfavorables; 8) uso de productos de control «naturales» basados en compuestos químicos derivados de plantas o animales (por ejemplo, el piretro), y 9) cultivo de cosechas resistentes a los insectos. La química es importante en muchos de estos terrenos, pero está más dirigida hacia el conocimiento y simulación de pesticidas químicos naturales que hacia el desarrollo de nuevos compuestos no biológicos. Estos últimos puede que sean todavía útiles si se hacen rápidamente biodegradables y se aplican selectivamente en un contexto ecológico.

El control biológico no es una panacea para la lucha con todas las plagas, indistintamente. La introducción de alguna especie de insectos puede causar más problemas que los que soluciona.

25-34 Insectos fósiles

A pesar de su frágil constitución se han hallado restos de insectos fósiles en Australia, China, Rusia, Europa y los Estados Unidos, y se han descrito más de 10 000 especies. Los más antiguos (COLÉMBOLOS) se encuentran en las rocas del Devónico medio y tienen una antigüedad de unos 375 millones de años. En los bosques del Carbonífero florecieron insectos alados entre los que figuran los primitivos †PALEODICTIÓPTEROS, que persistieron hasta el período Pérmico, y los ORTÓPTEROS, que incluyen las cucarachas vivientes. Los †PROTODONATOS se parecían a las libélulas y algunos *(†Meganeura)* tenían una envergadura de más de 70 cm. Algunos órdenes paleozoicos se extinguieron antes del fin de esta era, pero unos 13 órdenes del Reciente estaban ya establecidos al final del Pérmico, hace 230 millones de años. La elevación de la tierra, el clima más frío y la aparición de los espermatófitos estacionales, es evidente que estimularon la evolución de las pupas para sobrellevar las condiciones adversas, puesto que los MECÓPTEROS primitivos se parecen tanto a las especies existentes que es lícito deducir que la metamorfosis la adquirieron pronto.

El ámbar transparente (resina fósil) del Oligoceno, que se encuentra a lo largo de las costas del Báltico, contiene muchos insectos con todos los detalles externos bellamente conservados y fácilmente visibles (fig. 25-16). Familias y géneros actuales son comunes en el ámbar, y algunas especies son muy semejantes
Las hormigas in
gunas de ellas y
pulgones. Las h
superior encontr
existencia de vi
aproximadament
bién hay depósit
norte de Alaska
Cretácico, y po
ahora difieren d
tenecen a famil
fauna del ámbar
migas en el ám
fauna entomológ
serva en Florissa
depósitos lacustr
zas volcánicas c
parte de los gén
ven, algunos ha
tan actualmente
mosca tsetsé, *Gl*
sil en las pizarra
dad está restring

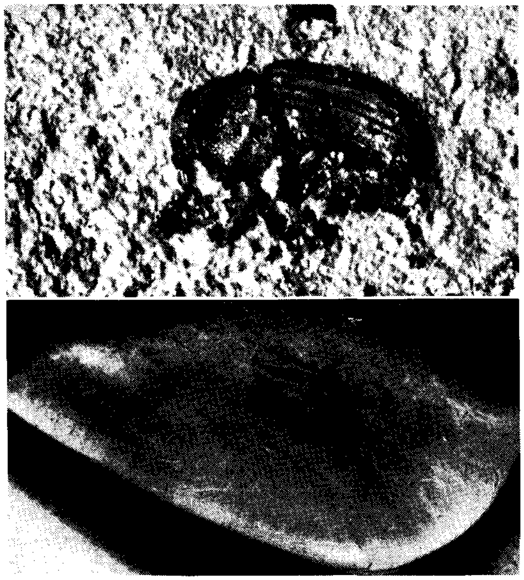


Fig. 25-16 Ejemplos de insectos fósiles. *Arriba:* Gorgojo (*Anthonomus;* Familia CURCULIÓNIDOS), x 7, en una pizarra de Florissant, Colo. *Abajo:* Cínife de los hongos (*Bradysia;* Familia ESCIÁRIDOS), x 3 ½ en ámbar —resina fósil— de Simojovel, Chiapas, México. Ambos oligocénicos.

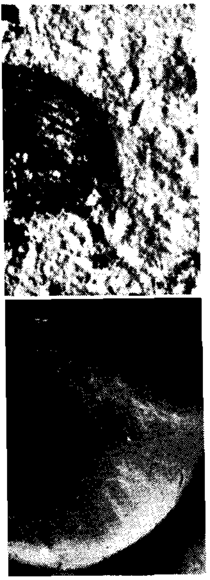
(Las longitudes
sión de las alas;
y muchas famili

Clase 2. Insecto
(Hexapoda).

Cabeza, tórax y
antenas (excepto
masticadoras, ch
visto típicamente
das y dos pares
maneras, reducid
do en posición
de ordinario por
llevan el aire de
los tejidos; excr
desembocan en
LÉMBOLOS); cere
sionados, doble
glios segmentari
adelante; ojos si
rados; de ordin
el extremo del a

ıntiguos (Colémbo-
; del Devónico me-
unos 375 millones
arbonífero florecie-
e figuran los primi-
: persistieron hasta
óPTEROS, que inclu-
.os †PROTODONATOS
;unos (*†Meganeura)*
de 70 cm. Algunos
:ron antes del fin de
; del Reciente esta-
. Pérmico, hace 230
de la tierra, el cli-
e los espermatófitos
stimularon la evolu-
:var las condiciones
:ÓPTEROS primitivos
existentes que es lí-
fosis la adquirieron

na fósil) del Oligo-
:go de las costas del
:os con todos los de-
servados y fácilmen-
s y géneros actuales
algunas especies son



fósiles. *Arriba:* Gorgojo
IDOS), x 7, en una pi-
nife de los hongos (*Bra-*
'2 en ámbar —resina fó-
:o. Ambos oligocénicos.

muy semejantes a las existentes en la actualidad. Las hormigas incluso muestran polimorfismo y algunas de ellas ya habían aprendido a cuidar a los pulgones. Las hormigas del ámbar del Cretácico superior encontradas en Nueva Jersey indican la existencia de vida social entre los insectos hace aproximadamente unos 100 millones de años. También hay depósitos de ámbar en el Canadá y en el norte de Alaska. El ámbar del Ártico es también Cretácico, y por ello los insectos hallados hasta ahora difieren de los géneros modernos, pero pertenecen a familias actuales. En contraste con la fauna del ámbar del Báltico, no se han hallado hormigas en el ámbar del Canadá o del Ártico. La fauna entomológica más rica que se conoce se conserva en Florissant, Colo., cerca de Pikes Peak, en depósitos lacustres oligocénicos de arenas y cenizas volcánicas convertidas en pizarra. La mayor parte de los géneros del Terciario todavía sobreviven, algunos han desaparecido, y algunos presentan actualmente una distribución menos amplia. La mosca tsetsé, *Glossina,* por ejemplo, se conoce fósil en las pizarras de Florissant pero en la actualidad está restringida a parte de África.

Clasificación

(Las longitudes corresponden al cuerpo, sin inclusión de las alas; se han omitido los órdenes fósiles y muchas familias).

Clase 2. Insectos (Insecta) o Hexápodos (Hexapoda).

Cabeza, tórax y abdomen diferenciados; un par de antenas (excepto los PROTUROS); piezas bucales masticadoras, chupadoras o lamedoras; tórax provisto típicamente de tres pares de patas articuladas y dos pares de alas, modificadas de distintas maneras, reducidas o ausentes; un corazón alargado en posición media dorsal y aorta; respiración de ordinario por tubos traqueales ramificados que llevan el aire desde los espiráculos directamente a los tejidos; excreción por tubos de Malpighi que desembocan en el tubo digestivo (excepto los COLÉMBOLOS); cerebro constituido por ganglios fusionados, doble cordón nervioso ventral con ganglios segmentarios, a menudo concentrados hacia adelante; ojos simples y compuestos; sexos separados; de ordinario una sola abertura sexual, en el extremo del abdomen; usualmente ovíparos; desarrollo después de la emergencia del huevo, con metamorfosis gradual o brusca; en todos los hábitats, pocos en el mar; unas 900 000 especies[1].

Subclase 1. Apterigotos (Apterygota) o Ametábolos (Ametabola). Sin alas primitivamente; con ligera metamorfosis o sin ella; abdomen con apéndices ventrales (estilos) y generalmente con cercos.

Orden 1. Proturos (Protura). Diminutos (0,6 a 1,5 mm), primitivos, piezas bucales plegadas hacia dentro, perforadoras; sin antenas ni ojos verdaderos ni alas; abdomen de 11 somitos, los tres primeros con un par de diminutos apéndices cada uno; primera fase ninfal con 9 somitos abdominales, se añade uno en cada muda por división del terminal; sin metamorfosis; en lugares húmedos entre las hojas en putrefacción, debajo de la corteza de los troncos y ramas, o en el musgo; 4 familias, 90 especies. *Acerentulus* (fig. 25-17*A*).

Orden 2. Colémbolos (Collembola). Saltarines. Diminutos, hasta 5 mm; de color o blancos; antenas con 4 a 6 artejos; piezas bucales masticadoras dirigidas hacia dentro; sin alas ni ojos compuestos ni tubos de Malpighi, y de ordinario sin tráqueas; abdomen de 6 somitos parcialmente fusionados; la mayoría de las especies saltan por la acción de un órgano ventral (fúrcula) situado en el cuarto somito abdominal, que actúa como un muelle cuando es soltado por el gancho (hámula) del tercer somito; un tubo ventral, en el primer somito, recibe una secreción pegajosa de una glándula situada detrás del labio, mediante la cual el animal se adhiere a las superficies lisas; sin metamorfosis; en los lugares húmedos debajo de las hojas, el musgo, la corteza de los árboles o las piedras y sobre la nieve y el agua; se alimenta de substancias en descomposición; 10 familias, 2000 especies; Devónico a Reciente (fig. 25-17*B*). *Anurida maritima,* entre las líneas de marea; *Sminthurus hortensis,* «pulga de jardín», perjudica las hortalizas jóvenes; *Achorutes armatum,* en el estiércol, daña los hongos; *A. nivicola,* «pulga de nieve», algunas veces penetra en la savia de los arces azucareros.

---

[1] Aquí se utilizan las cifras calculadas en 1948 para las especies de los diversos órdenes, que dan un total del 686 000 *(Sabrosky en Bishopp, Insects: the yearbook of agriculture,* 1952). Anualmente se describen de 6000 a 7000 especies nuevas, lo que da una cifra aproximada de 914 000 para 1980.

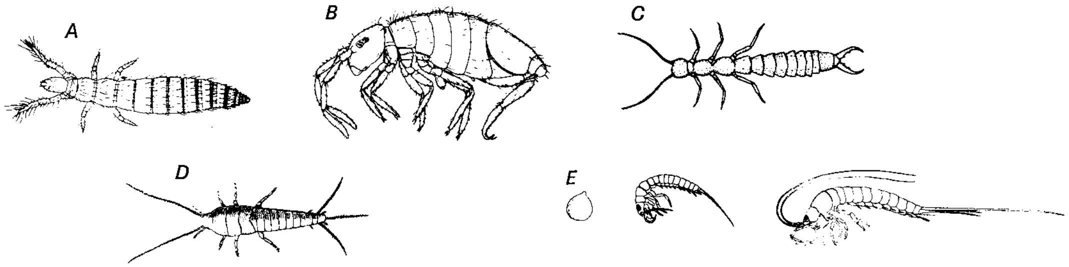


Fig. 25-17 *A.* Orden PROTUROS. *Acerentulus barberi,* 1,0 mm de longitud. *B.* Orden COLÉMBOLOS. *Entomobrya laguna,* 2 mm. *C.* Orden DIPLUROS. *Japyx,* hasta 25 mm long. *D.* Orden TISANUROS. Pececillo de plata *(Lepisma),* 10 mm. *E.* Orden TISANUROS. Maquílido *(Pedetontus),* hasta 20 mm. Ciclo biológico (huevo, joven, adulto) sin metamorfosis. *(Según varios autores.)*

Orden 3. Dipluros (Diplura) o *Entotrofos (Entotrophi).* Sapígidos. Hasta 50 mm; antenas largas; sin ojos; las piezas bucales masticadoras se hunden dentro de la cabeza; sin alas; tubos de Malpighi reducidos o ausentes; abdomen de 11 somitos, con 2 cercos alargados articulados o un par de pinzas; sin metamorfosis; 3 familias, 500 especies. *Campodea,* en la madera en putrefacción o debajo de las hojas o las piedras; *Japyx* (fig. 25-17*C*), cercos en forma de pinza, debajo de las piedras.

Orden 4. Tisanuros (Thysanura). Diminutos hasta 30 mm; antenas largas; piezas bucales masticadoras exertas; sin alas; cuerpo escamoso; abdomen con 11 somitos, 2 cercos articulados en el extremo y un filamento articulado, en posición media; corren rápidamente o saltan; sin metamorfosis; 9 familias, 500 especies.

Suborden 1. Arqueognatos (Archaeognatha). Mandíbulas unidas a la cabeza por una articulación, igual que los demás APTERIGOTOS. Carbonífero superior y Pérmico hasta Reciente. †*Dasyleptus; Machilis, Pedetontus* (fig. 25-17*E*), en el mantillo de hojas o en lugares rocosos.

Suborden 2. Zigentomos (Zygentoma). Mandíbulas unidas a la cabeza por 2 articulaciones, como todos los PTERIGOTOS. Triásico a Reciente. *Lepisma saccharina,* «pececillo de plata» (fig. 25-17*D*), en los edificios, come el almidón de los libros, el papel satinado y las ropas; *Thermobia domestica,* insecto del fuego, en las chimeneas y hornos.

Subclase 2. Pterigotos (Pterygota). Insectos alados. De ordinario con alas, mantenidas erectas en los ODONATOS y EFEMERÓPTEROS, y generalmente plegadas hacia atrás sobre el cuerpo (NEÓPTEROS) en todos los demás; sin apéndices abdominales, excepto los cercos y los genitales.

División 1. *Hemimetábolos (Hemimetabola)* o *Exopterigotos (Exopterygota).* Las fases jóvenes son ninfas con ojos compuestos; las alas se desarrollan exteriormente; metamorfosis gradual a la forma adulta.

Orden 1. Odonatos (Odonata). Libélulas y caballitos del diablo. Grandes; cuerpo a menudo de colores brillantes; aparato bucal masticador; ojos muy grandes, prominentes, con hasta 20 000 omatidios; 2 pares de alas membranosas transparentes con complicadas venas transversas, una fuerte vena transversa y una escotadura, o nodo, en el borde anterior de cada ala; abdomen delgado, alargado; los adultos muy voladores, depredadores; emplean las patas para capturar otros insectos en vuelo, pero no para la locomoción; se aparean en el aire; dejan caer los huevos al agua o los depositan sobre plantas acuáticas; las ninfas (náyades) son acuáticas, capturan las presas con el labio extensible, que tiene unas «mandíbulas» en forma de gancho en el extremo; de 11 a 15 mudas, de 3 meses a 5 años en el agua con metamorfosis gradual, salen del agua para verificar la muda final y pasar a la fase adulta alada; 23 familias, 5000 especies; Pérmico a Reciente.

Suborden 1. Anisópteros (Anisoptera). Libélulas. Alas posteriores más anchas en la base que las anteriores; las alas se mantienen a los lados del cuerpo cuando están en reposo; las ninfas con branquias rectales, el agua para la respiración entra y sale, contribuyendo con ello a la locomoción. *Gomphus, Anax, Aeshna, Libellula, Sympetrum* (fig. 25-18).

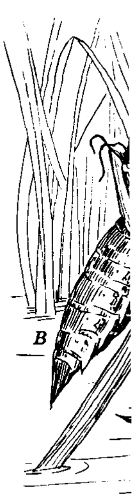


Fig. 25-1
tendido.
didas. *(S*

Suborden 2. Zi
del diablo. Ala
ción vertical so
reposo; ninfas
dales, en forma
(fig. 25-19).

Orden 2. Efeme
ras. Hasta 25 m
aparato bucal ma
tenas cortas; 4 a
mucho mayores, e
están en reposo;
«colas» pluriarti
branquias traque
substancias vegeta
o hasta 3 años en
perficie y la subi
muda en la imago
se reproduce y m
especies; Pérmic
phlebia; Callibae

Fig. 25

LÉMBOLOS.
ISANUROS.
sta 20 mm.

:es abdominales, ex-
s.

emimetabola) o Exo-
s fases jóvenes son
ıs alas se desarrollan
gradual a la forma

'a). Libélulas y caba-
uerpo a menudo de
:al masticador; ojos
n hasta 20 000 oma-
anosas transparentes
ersas, una fuerte ve-
ura, o nodo, en el
domen delgado, alar-
lores, depredadores;
'ar otros insectos en
ción; se aparean en
al agua o los depo-
las ninfas (náyades)
esas con el labio ex-
íbulas» en forma de
15 mudas, de 3 me-
etamorfosis gradual,
: muda final y pasar
ilias, 5000 especies;

ıisoptera). Libélulas.
en la base que las
enen a los lados del
oso; las ninfas con
para la respiración
on ello a la locomo-
ına, Libellula, Sym-

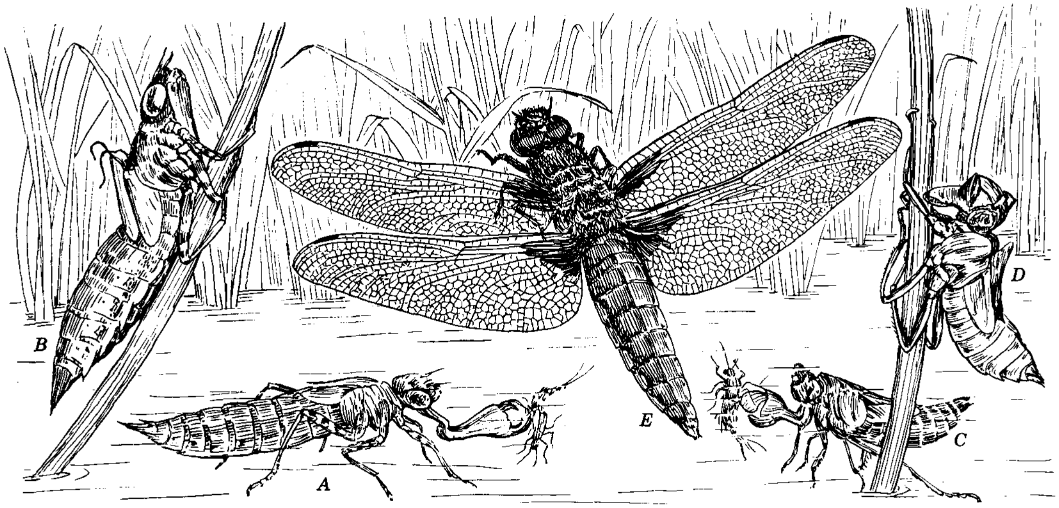


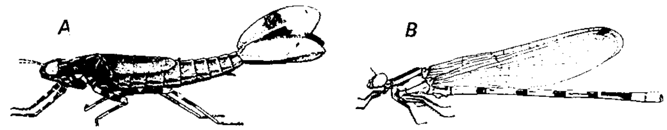
Fig. 25-18 Orden ODONATOS. Libélulas. *Aeshna: A.* Ninfa capturando una presa, con el labio extendido. *B.* Piel ninfal. *Libellula; C.* Ninfa. *D.* Piel ninfal. *E.* Adulto en reposo con las alas extendidas. *(Según Brehm.)*

Suborden 2. Zigópteros (Zygoptera). Caballitos del diablo. Alas iguales, se mantienen en posición vertical sobre el cuerpo, cuando están en reposo; ninfas con tres branquias externas, caudales, en forma de hoja. *Hetaerina; Lestes, Argia* (fig. 25-19).

Orden 2. Efemerópteros (Ephemeroptera). Efímeras. Hasta 25 mm de longitud; cuerpo blando; aparato bucal masticador, pero rudimentario; antenas cortas; 4 alas membranosas, las anteriores mucho mayores, en posición vertical todas cuando están en reposo; extremo del abdomen con 2 o 3 «colas» pluriarticuladas; ninfas acuáticas, con branquias traqueales laterales; se alimentan de substancias vegetales; hasta 21 mudas, pocos meses o hasta 3 años en el agua; al final flotan en la superficie y la subimago voladora emerge y pronto muda en la imago, que sólo vive unas horas o días, se reproduce y muere sin comer; 11 familias, 1500 especies; Pérmico a Reciente. *Ephemera; Leptophlebia; Callibaetis* (fig. 25-20).

Orden 3. Ortópteros (Orthoptera). Saltamontes (langostas), grillos, etc. Tamaño de medio a grande; aparato bucal masticador; alas anteriores (téguinos) estrechas, apergaminadas y con venación; alas posteriores membranosas, anchas, con numerosas venas, plegadas como un abanico debajo de las anteriores; algunos ápteros; abdomen con cercos; se alimentan principalmente de plantas; 50 familias, 23 000 especies; Carbonífero a Reciente (fig. 25-21).

BLÁTIDOS (BLATIDAE). Cucarachas. Cuerpo deprimido, cabeza parcialmente debajo del protórax; antenas largas; tarsos con 5 artejos, los huevos en una cápsula dura en forma de bolsa; color oscuro, malolientes; se esconden en las grietas, corren rápidamente en la oscuridad; son omnívoros, estropean los alimentos, la ropa, el cuero y los libros. *Periplaneta americana,* cucaracha americana; *Blatta orientalis,* cucaracha negra o común; *Blatella germanica,* cucaracha rubia o roja.



Ninfa

Adulto

Fig. 25-19 Orden ODONATOS. Caballitos del diablo. *Argia: A.* Ninfa con branquias. *B.* Adulto.

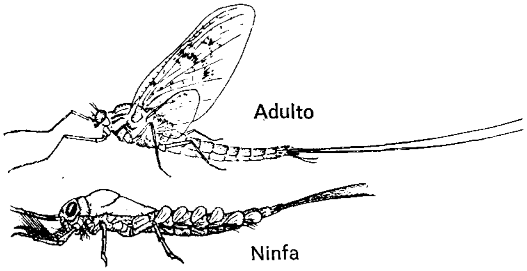


Fig. 25-20 Orden EFEMERÓPTEROS. Efímeras. *(De General Biological Supply House.)*

MÁNTIDOS (MANTIDAE). Santateresas, mantis religiosas. Cabeza libre, protórax largo; patas anteriores ensanchadas para coger insectos que les sirven de alimento; tarsos de 5 artejos; ponen masas de huevos sobre ramitas, etc.; movimientos furtivos; en su mayor parte tropicales. *Stagmomantis carolina,* en el norte hasta Ohío y Nueva Jersey, 60 mm de longitud, *Mantis religiosa, Iris oratoria,* en Europa.

FÁSMIDOS (PHASMIDAE) (Fasmátidos Phasmatidae). Insectos palo, insectos hoja. De forma de palo, mimetizan a los pequeños tallos en que descansan; alas pequeñas o sin ellas; meso y metatórax y patas largas; tarsos de 5 artejos; expulsan los huevos uno a uno; de movimientos lentos; se alimentan de follaje; principalmente tropicales, algunos hasta 330 mm de longitud, otros mimetizan hojas. *Anisomorpha (Diapheromera) femorata,* en el norte de los Estados Unidos hasta el Canadá, ápteros; *Bacillus rossii, Clonopsis gallicus,* etc., en Europa meridional.

ACRÍDIDOS (ACRIDIDAE). (Locústidos Locustidae). Saltamontes, langostas. Cuerpo más alto que ancho, cabeza y ojos grandes, antenas, cortas; tarsos de 3 artejos; patas posteriores alargadas para el salto; depositan los huevos en el suelo; los machos producen sonidos; diurnos; se alimentan de plantas verdes, a menudo perjudican las cosechas. *Melanoplus femur-rubrum,* saltamontes de patas rojas; *M. spretus,* saltamontes de las Montañas Rocosas; *Dissosteira carolina,* «langosta de Carolina», y *Schistocerca americana,* «langosta americana», ambas de amplia distribución; *Romalea microptera,* casi sin alas, en los estados del sur de los Estados Unidos; *Locusta migratoria,* langosta alada, migratoria, del Viejo Mundo, a la que se refieren las plagas de langosta de la Biblia.

TETIGÓNIDOS (TETTIGONIDAE) (Locústidos, Locustidae). Saltamontes de antenas largas. Forma delicada; a menudo verdes; antenas de ordinario más largas que el cuerpo; tarsos de 4 artejos; patas posteriores largas, para el salto; nocturnos; los machos producen sonidos. *Micro-*

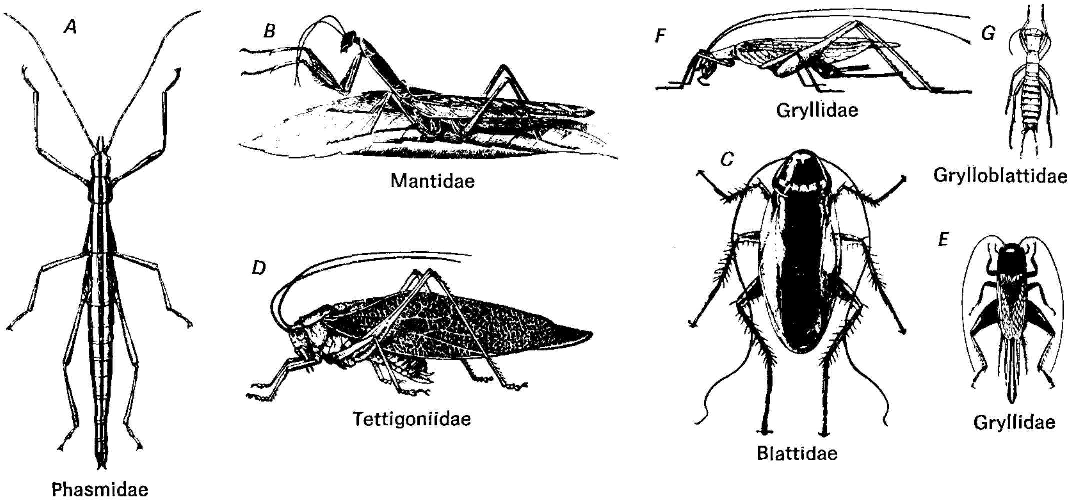


Fig. 25-21 Orden ORTÓPTEROS. *A.* Insecto palo *(Anisomorpha)*, 75-100 mm de longitud. *B.* Santateresa *(Paratenodera)*, 70 mm. *C.* Cucaracha americana *(Periplaneta americana)*, 45 mm. *D.* Saltamontes *(Microcentrum)*, 70 mm. *E.* Grillo de campo y doméstico *(Gryllus)*, 30 mm. *F.* Grillo arborícola *(Oecanthus)*, 19 mm. *G.* Griloblátido *(Grylloblatta)*, 25 mm. *(Según varios autores.)* Véase también la figura 25-1.

---

centrum; Anabru
alas, una plaga

GRÍLIDOS (GRYL
oscuro; antenas
gunos sin alas;
posteriores, que
cen ruido. *Gryll*
Gryllotalpa, alac
Oecanthus, peq
chan las pequeñ

GRILOBLÁTIDOS
trecho, de 25
reducidos o aus
tes entre sí, de
artejos. *Grylloble*
occidental de A
bajo piedras en
cos de nieve.

Orden 4. Derm
Alargados; piezas
riores cortas, cori
res grandes, semi
radiales, plegadas
poso; algunos ápt
cos forman unas
tremo posterior d
dual; se alimenta
insectos; se escon
los edificios; 32
a Reciente. *Labia*
mún; *Forficula a*
ropea, actualment
parte de los Estad

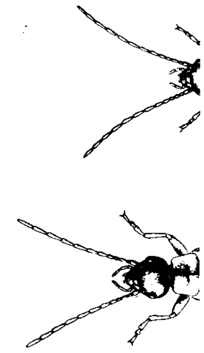
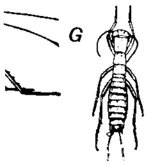


Fig. 25-22 Orden D
cula auricularia), **11-**

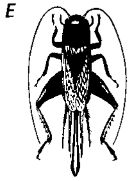
sta 330 mm de lon-
. *Anisomorpha (Dia-*
norte de los Estados
eros; *Bacillus rossii,*
Europa meridional.

:ústidos Locustidae).
po más alto que an-
antenas, cortas; tar-
riores alargadas para
ros en el suelo; los
iurnos; se alimentan
o perjudican las co-
ubrum, saltamontes
saltamontes de las
teira carolina, «lan-
istocerca americana,
s de amplia distribu-
casi sin alas, en los
los Unidos; *Locusta*
nigratoria, del Viejo
las plagas de langos-

E) (Locústidos, Lo-
ntenas largas. Forma
s; antenas de ordi-
uerpo; tarsos de 4
ırgas, para el salto;
ucen sonidos. *Micro-*



Grylloblattidae



Gryllidae

. *B.* Santa-
ı. *D.* Salta-
Grillo arbo-
es.) Véase

centrum; Anabrus simplex, «grillo mormón», sin alas, una plaga para las plantas agrícolas.

Grílidos (Gryllidae). Grillos. Cortos, de color oscuro; antenas largas; tarsos de 3 artejos, algunos sin alas; a menudo saltan sobre las patas posteriores, que son largas; los machos producen ruido. *Gryllus,* grillo de campo y doméstico; *Gryllotalpa,* alacrán cebollero, mina en el suelo; *Oecanthus,* pequeños, verdoso blancuzcos, pinchan las pequeñas ramas para poner los huevos.

Grilobláтidos (Grylloblattidae). Cuerpo estrecho, de 25 mm de longitud; sin alas; ojos reducidos o ausentes, sin ocelos; patas semejantes entre sí, de 5 artejos; cercos largos con 8 artejos. *Grylloblatta,* en las montañas de la parte occidental de América del Norte, hasta 3650 m, bajo piedras en las cercanías de glaciares y bancos de nieve.

Orden 4. Dermápteros (Dermaptera). Tijeretas. Alargados; piezas bucales masticadoras; alas anteriores cortas, coriáceas, sin venas; alas posteriores grandes, semicirculares, membranosas, venas radiales, plegadas debajo de las anteriores en el reposo; algunos ápteros; tarsos de 3 artejos; los cercos forman unas potentes pinzas córneas en el extremo posterior del abdomen; metamorfosis gradual; se alimentan de plantas verdes y de otros insectos; se esconden en grietas, algunas veces en los edificios; 32 familias, 1100 especies; Jurásico a Reciente. *Labia minor,* 6 mm de longitud, común; *Forficula auricularia* (fig. 25-22), tijereta europea, actualmente una molestia en las huertas de parte de los Estados Unidos; *Anisolabis maritima,* sin alas, aclimatada de Europa en las playas de la costa del Atlántico en Norteamérica.

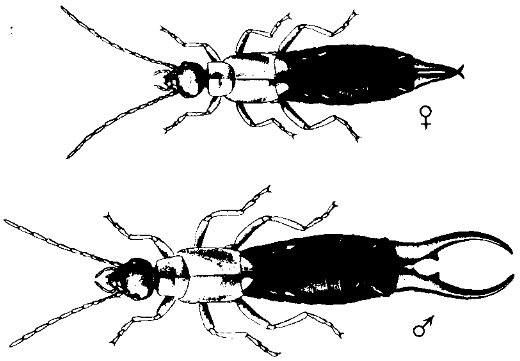


Fig. 25-22 Orden DERMÁPTEROS. Tijereta europea *(Forficula auricularia),* **11-15 mm de longitud.** *(De W. B. Herms.)*

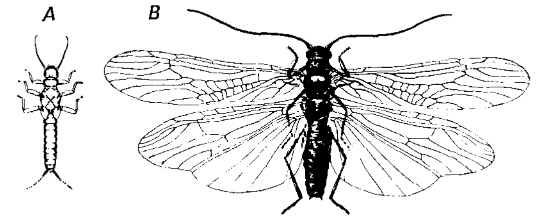


Fig. 25-23 Orden PLECÓPTEROS. Mosca de las piedras *(Brachyptera pacifica). A.* Ninfa. *B.* Adulto, 13 mm long. *(B, según Newcomer,* 1918.)

Orden 5. Plecópteros (Plecoptera). «Moscas» de las piedras. Tamaño moderado a grande; cuerpo blando; aparato bucal masticador, pero en los adultos a menudo no existe; antenas largas, con quetas; 4 alas membranosas, con el par posterior plegado y plano sobre el dorso, cuando están en reposo, par posterior mayor; tarsos de 3 artejos; extremo del abdomen de ordinario con dos largos cercos con muchos artejos; ninfas acuáticas, a menudo con una branquia en forma de penacho detrás de cada pata; viven debajo de las piedras, comen pequeños insectos; se emplean como cebo para pescar; los adultos tienen un vuelo débil; metamorfosis gradual; 16 familias, 1500 especies; Pérmico a Reciente. *Pteronarcys; Brachyptera pacifica,* a veces daña las yemas de los frutales (figura 25-23).

Orden 6. Isópteros (Isoptera). Termes. Cuerpo blando; el tórax se articula ampliamente con el abdomen; piezas bucales masticadoras; obreras y soldados ápteros, estériles, ciegos, sin color (de aquí el nombre de «hormigas blancas»); machos y hembras sexuados pigmentados, con dos pares de alas membranosas, similares y estrechas, que en posición de reposo descansan planas sobre el dorso y después del vuelo nupcial se desprenden; tarsos de ordinario con 4 artejos; cercos cortos; metamorfosis gradual; 6 familias, más de 2000 especies, principalmente tropicales. Eoceno a Reciente (figs. 25-24 y 25-25). *Reticulitermes,* termes subterráneos, en la tierra y en la madera seca, desde México hasta el sur del Canadá; *Kalotermes,* en la madera seca, hasta Virginia y California; *Zootermopsis,* en la madera húmeda, Canadá occidental hasta Virginia y más hacia el sur; *Amitermes,* en los desiertos, en tierra, de Texas a California; *Macrotermes,* en los trópicos, construye firmes nidos

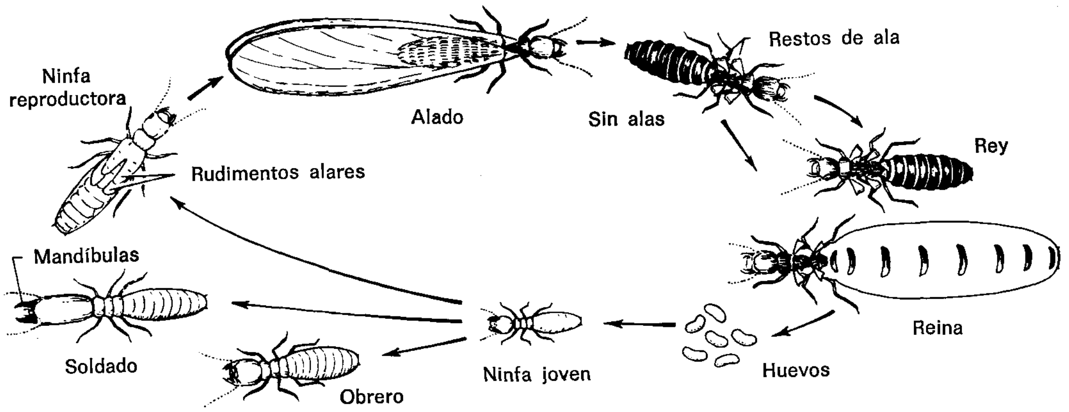


Fig. 25-24 Orden ISÓPTEROS. Castas y ciclo biológico de un termes. *(Modificado de Kofoid y otros, Termites and termite control, University of California Press.)*

sobre el suelo (termiteros), de hasta 9 m de altura, mediante partículas de tierra cementadas con secreciones salivales; *Nasutitermes,* soldados con las mandíbulas reducidas, secretan un fluido repelente en la cabeza puntiaguda; en los trópicos, construye sobre el suelo nidos de «cartón» (restos de madera cementados que parecen papel); *Kalotermes flavicollis,* en la madera seca; *Reticulotermes lucifugus,* en los árboles y matorrales, y vigas al nivel del suelo o debajo de éste; *R. flavipes,* especie americana establecida en los edificios; algunos poseen «huertos de hongos» para la alimentación.

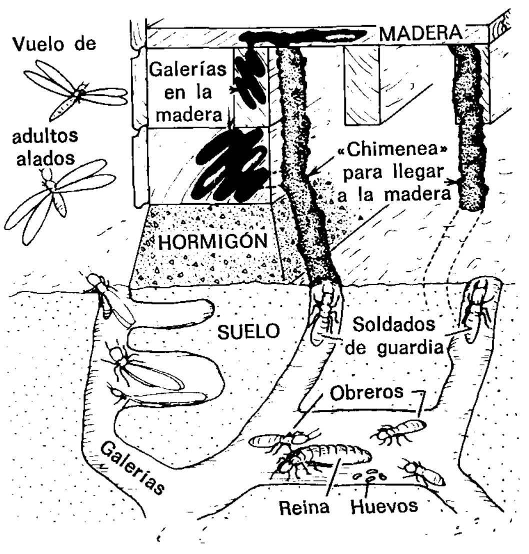


Fig. 25-25 Actividades del termes subterráneo *(Reticulitermes).* El contacto necesario con la tierra se efectúa a través de «chimeneas» sobre el fundamento de hormigón. Los adultos vuelan después de la lluvia. *(Adaptado de Light,* 1929.)

Primitivos, sociales, viven en galerías cerradas, bajo tierra, dentro de la madera o en nidos, en colonias de unos pocos a miles de individuos pertenecientes a 3 o más castas: 1) **sexuales** (reyes y reinas), vuelan en enjambres para dispersarse, luego se establecen por pares, las alas se desprenden por una articulación preexistente, próxima a la base, excavan un nuevo nido, se aparean y producen una progenie incolora, áptera y estéril; 2) **soldados,** con cabeza y mandíbulas grandes, que emplean para defender la colonia (algunos producen un líquido venenoso); 3) **obreros,** excavan galerías, construyen nidos, recogen alimento y alimentan a las demás castas y crían a los individuos jóvenes con ayuda de las ninfas más viejas. **Reproductores supernumerarios,** originados de ciertas ninfas, pueden adquirir madurez sexual y reemplazar al rey y la reina. Se alimentan de celulosa que, en algunos termes, es digerida por flagelados simbiontes (párrafo 15-14); los termes contribuyen a la destrucción de los tocones, troncos caídos, etc., y forman humus, pero producen daños serios, especialmente en los trópicos, al construir galerías en los edificios de madera, en los puentes, postes y andamiajes, y también en los muebles, los libros y el papel; algunos atacan a los árboles vivos y otros dispersan hongos que destruyen la madera.

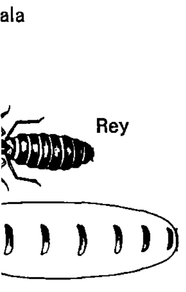
Orden 7. Embiópteros (Embioptera). Embidos, tejedores. Pequeños; cuerpo largo, de lados paralelos y blando; aparato bucal masticador, patas anteriores con el primer artejo de los tarsos hinchado,

provisto de órg
tarsos de 3 art
las hembras tc
debajo de algu
galerías tapizac
nidos subterrár
vegetales en d
picales; 7 fami
ciente. *Aniseml*
ri, California;
etcétera, introd
ra 25-26); *Hal*
en Europa.

Orden 8. Mc
cadores. Peque
po plano, depr
zas bucales mı
der); antenas c
dos o sin ellos;
patas cortas;
de uñas para a
tamorfosis lige
aves y de algur
mentos de plu
se pegan al hı
ninguna fósil.
lum, varias esp
nopon gallinae
jo» común de
niodes, Lipeur
chodectes, vari
y salvajes; *T.*
nis, en el perr
(Dipylidium ca

Orden 9. A
dores. Pequeñ

Fig.
Macl
del l
ment



foid y otros,

n los edificios; algu-
jos» para la alimen-

en galerías cerradas,
ra o en nidos, en co-
de individuos perte-
1) **sexuales** (reyes y
para dispersarse, lue-
s alas se desprenden
nte, próxima a la ba-
aparean y producen
estéril; 2) **soldados,**
des, que emplean pa-
s producen un líqui-
cavan galerías, cons-
o y alimentan a las
dividuos jóvenes con
s. **Reproductores su-**
ciertas ninfas, pue-
reemplazar al rey y
losa que, en algunos
ados simbiontes (pá-
ibuyen a la destruc-
aídos, etc., y forman
serios, especialmente
lerías en los edificios
stes y andamiajes, y
ibros y el papel; al-
os y otros dispersan
era.

ıbioptera). Embidos,
argo, de lados para-
masticador, patas an-
los tarsos hinchado,

provisto de órganos para hilar; cercos de 2 artejos; tarsos de 3 artejos; los machos suelen ser alados, las hembras todas ápteras; viven en la hierba o debajo de alguna cosa, sobre el suelo, construyen galerías tapizadas de seda que comunican con los nidos subterráneos; coloniales; comen substancias vegetales en descomposición; tropicales y subtropicales; 7 familias, 200 especies; Oligoceno a Reciente. *Anisembia texana,* Texas; *Haploembia solieri,* California; *Oligotoma,* África, Asia oriental, etcétera, introducido en los Estados Unidos (figura 25-26); *Haplohembia solieri, Embia amadorae,* en Europa.

Orden 8. Malófagos (Mallophaga). Piojos masticadores. Pequeños, hasta 6 mm de longitud; cuerpo plano, deprimido; ápteros; cabeza ancha; piezas bucales muy modificadas para masticar (morder); antenas cortas, de 3 a 5 artejos; ojos reducidos o sin ellos; tórax corto, más o menos soldado; patas cortas; tarsos con 1 o 2 artejos, provistos de uñas para adherirse al huésped; sin cercos; metamorfosis ligera; exclusivamente ectoparásitos de aves y de algunos mamíferos; se alimentan de fragmentos de plumas, pelos o epidermis; los huevos se pegan al huésped; 12 familias, 2700 especies, ninguna fósil. *Menopon, Philopterus, Colpocephalum,* varias especies en distintas aves salvajes; *Menopon gallinae* y *Menacanthus stramineus,* el «piojo» común de las gallinas (fig. 25-27*A* y *B*); *Goniodes, Lipeurus,* en varias aves domésticas; *Trichodectes,* varias especies en mamíferos domésticos y salvajes; *T. bovis,* en el ganado vacuno; *T. canis,* en el perro, huésped intermediario de la tenia *(Dipylidium caninum).*

Orden 9. Anopluros (Anoplura). Piojos chupadores. Pequeños, hasta 6 mm: cuerpo deprimido, plano; ápteros, cabeza estrecha; piezas bucales modificadas para pinchar la piel y chupar la sangre, pueden retraerse dentro de la cabeza cuando no se empleen; ojos reducidos o sin ellos; antenas cortas, con 3 a 5 artejos; tórax soldado; sin cercos; tarsos de un artejo, cada uno con una sola uña; metamorfosis ligera; exclusivamente ectoparásitos de los mamíferos; se alimentan de sangre y transmiten varias enfermedades; 7 familias, 250 especies, ninguna fósil (fig. 25-27*C-E*). *Pediculus humanus* (o *corporis*), piojo del hombre, en la cabeza y en el cuerpo, los huevos o «yemas» en los cabellos o en la ropa; los adultos transmiten el tifus exantemático, la fiebre de las trincheras, la fiebre recurrente europea y muchas otras enfermedades humanas; especies afines en los monos; *Haematopinus suis,* piojo del cerdo; *Polyplax spinulosa;*

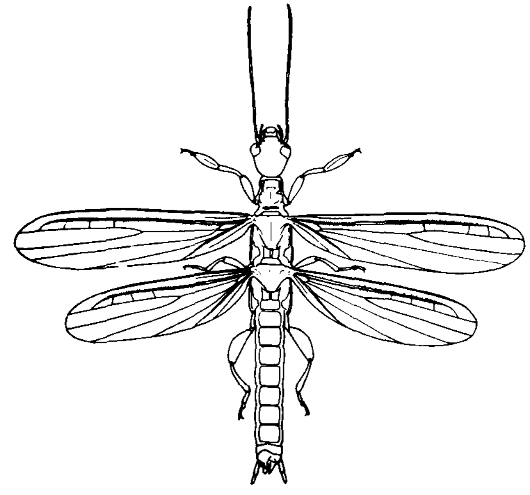


Fig. 25-26 Orden EMBIÓPTEROS. *Oligotoma saundersi,* **9-12 mm de longitud.** *(E. S. Ross.)*

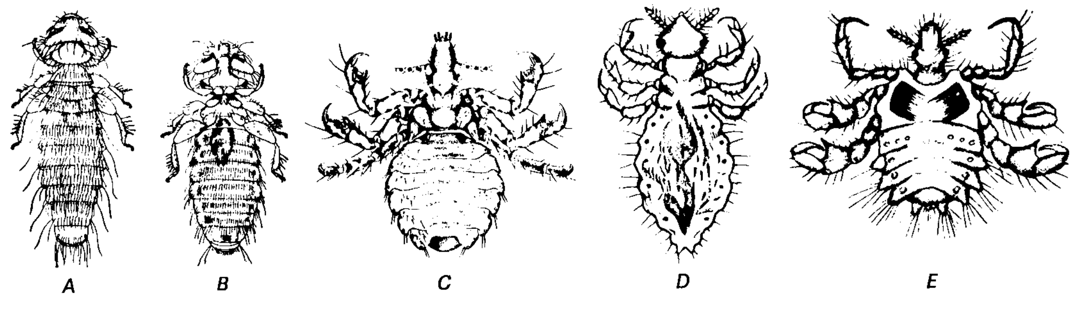


Fig. 25-27 Orden MALÓFAGOS. Piojo de las gallinas. *(Menacanthus stramineus),* 2-2,5 mm long. *A.* Macho. *B.* Hembra. Orden ANOPLUROS. *C.* Piojo del cerdo *(Haematopinus suis),* 5-6 mm. *D.* Piojo del hombre *(Pediculus humanus),* 3 mm. *E.* Ladilla *(Phthirus pubis),* 2 mm. *(Según el U.S. Department of Agriculture.)*

Echinophthirius horridus, en las focas; otros en los leones de mar, morsas y focas peleteras.

Orden 10. Psocópteros (Psocoptera) o *Corrodentes (Corrodentia).* Piojos de los libros. Pequeños o diminutos; antenas delgadas; aparato bucal masticador; protórax pequeño; 4 alas (o ninguna), con venas, membranosas, en tejado sobre el abdomen cuando están en reposo; sin oviscapto; metamorfosis gradual; 13 familias, 1100 especies. Pérmico a Reciente.

PSÓCIDOS (PSOCIDAE). Antenas de 12 a 50 artejos; un pico maxilar; tarsos con 2 o 3 artejos; sin cercos; se alimentan de féculas, cereales, engrudo y substancias en descomposición; debajo de la corteza de los árboles, en los nidos de aves y entre los hongos, cuyas esporas transportan. *Psocus,* piojos de la corteza, alados, algunos dentro de una especie de tienda sedosa; *Liposcelis (Troctes) divinatoria,* piojo de los libros, áptero (fig. 25-28); otros alados, en los árboles, etc.

Orden 11. Zorápteros (Zoraptera). Antenas de 9 artejos; tarsos de 2 artejos; cercos cortos; las alas se desprenden por fractura basal. *Zorotypus,* 16 especies, menos de 3 mm de longitud, Texas, Florida, etc. Debajo de la corteza de los árboles, en el humus, cerca de los nidos de termes, etc.

Orden 12. Hemípteros (Hemiptera). Chinches verdaderas. En su mayoría grandes; piezas bucales chupadoras-perforadoras; pico articulado que se une a la cabeza en la parte anterior de ésta, formado por el labio y las mandíbulas y maxilas perforadoras; pronoto grande; escutelo triangular entre las bases de las alas; 4 alas (o ninguna), alas anteriores gruesas y córneas en la base, detrás membranosas, cruzadas en el reposo; alas posteriores membranosas, plegadas debajo de las anteriores; acuáticos o terrestres; se alimentan de la savia de los vegetales y de los líquidos animales; muchos son importantes económicamente; 56 familias, 40 000 especies; Triásico a Reciente (figuras 25-29).

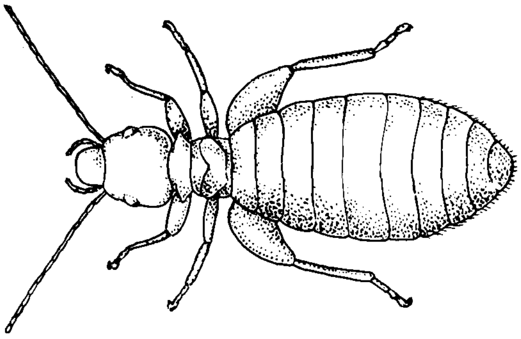


Fig. 25-28 Orden PSOCÓPTEROS. Piojo de los libros *(Liposcelis divinatoria),* **1 mm de longitud.** *(Según el U.S. Dept. Agr. Farmer's Bull.* 1104.)

Suborden 1. Criptocerados (Cryptocerata). Antenas cortas, debajo de la cabeza; acuáticas; principalmente depredadores.

CORÍXIDOS (CORIXIDAE). Barqueros. Nadan erguidos mediante las patas posteriores, de forma de remo; comen microplantas y animales. *Sigara, Cenocorixa,* corrientes y charcas de agua dulce; *Trichocorixa,* aguas salobres.

NOTONÉCTIDOS (NOTONECTIDAE). Nadadores de espaldas. Nadan mediante las patas posteriores, largas, con la superficie dorsal convexa hacia abajo; chupan la sangre; pueden picar al hombre. *Notonecta; Buenoa,* con hemoglobina rojiza.

NÉPIDOS (NEPIDAE). Escorpiones de agua. De ordinario delgados, de forma de bastón, de 25 a 50 mm de longitud; largo tubo respiratorio anal; se arrastran en aguas poco profundas. *Ranatra,* delgado; *Nepa,* ancho.

BELOSTOMÁTIDOS (BELOSTOMATIDAE). Chinches de agua gigantes. Hasta 115 mm de longitud; pico corto, pero robusto, muerden fuertemente si se les coge con la mano; abdomen con 2 colas cortas, a menudo debajo de las boyas; *Lethocerus; Abedus, Belostoma,* las hembras adhieren los huevos al dorso del macho.

Suborden 2. Gimnocerados (Gymnocerata). Chinches de antenas largas. Antenas largas, visibles por encima, de ordinario con 4 artejos; principalmente terrestres o en la superficie del agua.

GÉRRIDOS (GERRIDAE). Zapateros. Delicados, con patas largas, andan sobre la superficie del agua; depredadores. *Gerris,* en las aguas dulces; *Halobates,* en los mares cálidos, incluso lejos de tierra.

REDÚVIDOS (REDUVIIDAE). Chinches asesinas. Cabeza estrecha, pico potente, curvado bajo la cabeza y metido en el surco estridulador del pros-

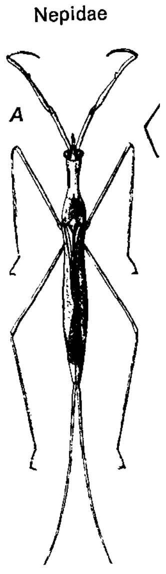


Fig. 25-29
(Gerris),
E. Coríxid
gante *(Let*
plantas *(L*
(Según va

ternito; depredac
insectos, también
Rhodnius y *Tria*
mamíferos; *T. p*
gitud, Texas a C
rido *Neotoma* y e
nudo está infecta
produce la enferm
Sur (pár. 15-14).

CIMÍCIDOS (CIMIC
Deprimidos, oval
res; nocturnos,
Cimex lectularius,
especies en el hor
nas y las golondri

MÍRIDOS (MIRIDA
Hasta 14 mm de
riores con fractu
chas plantas agríc

TÍNGIDOS (TINGII
ocelos; pronoto

as (o ninguna), alas
en la base, detrás
reposo; alas poste-
debajo de las ante-
se alimentan de la
s líquidos animales;
ómicamente; 56 fa-
ico a Reciente (figu-

Cryptocerata). Ante-
eza; acuáticas; prin-

queros. Nadan ergui-
eriores, de forma de
y animales. *Sigara,*
ircas de agua dulce;
.

DAE). Nadadores de
as patas posteriores,
orsal convexa hacia
ueden picar al hom-
a hemoglobina rojiza.

ones de agua. De or-
de bastón, de 25 a
ibo respiratorio anal;
profundas. *Ranatra,*

ATIDAE). Chinches de
m de longitud; pico
a fuertemente si se les
n con 2 colas cortas,
as; *Lethocerus; Abe-*
adhieren los huevos

Gymnocerata). Chin-
tenas largas, visibles
on 4 artejos; princi-
uperficie del agua.

teros. Delicados, con
superficie del agua;
aguas dulces; *Halo-*
ncluso lejos de tierra.

hinches asesinas. Ca-
curvado bajo la ca-
stridulador del pros-

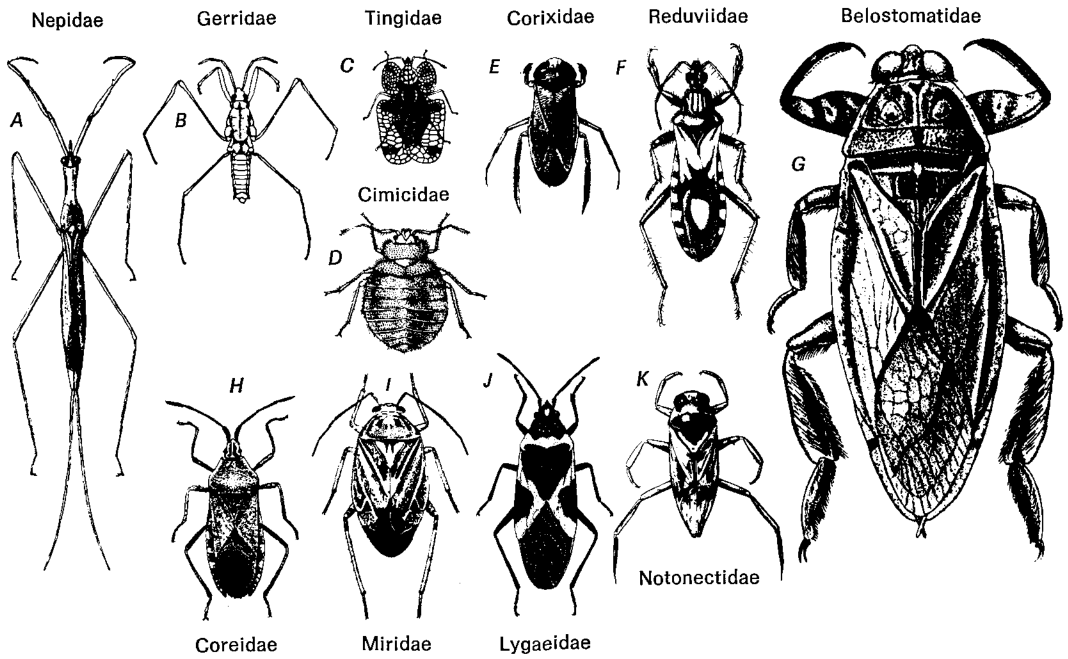


Fig. 25-29 Orden HEMÍPTEROS. *A.* Escorpión de agua *(Ranatra)*, 50 mm de longitud. *B.* Zapatero *(Gerris)*, 20 mm. *C.* Chinche de encaje *(Corythucha)*, 3 mm. *D.* Chinche de cama *(Cimex)*, 5 mm. *E.* Coríxido *(Cenocorixa)*, 10 mm. *F.* Chinche asesina *(Rasahus)*, 18 mm. *G.* Chinche de agua gigante *(Lethocerus)*, 60 mm. *H.* Chinche de las cucurbitáceas *(Anasa)*, 16 mm. *I.* Chinche de las plantas *(Lygus)*, 6 mm. *J.* Chinche de campo *(Lygaeus)*, 12 mm. *K.* Notonecta *(Notonecta)*, 12 mm. *(Según varios autores.)*

ternito; depredadores. *Rasahus,* depredador de insectos, también pica fuertemente al hombre; *Rhodnius* y *Triatoma,* chupan la sangre de los mamíferos; *T. protracta,* hasta 22 mm de longitud, Texas a California, en los nidos del múrido *Neotoma* y en las viviendas humanas, a menudo está infectado de *Trypanosoma cruzi,* que produce la enfermedad de Chagas en América del Sur (pár. 15-14).

CIMÍCIDOS (CIMICIDAE). Chinches de las camas. Deprimidos, ovales; solamente rudimentos alares; nocturnos, malolientes, chupan la sangre. *Cimex lectularius,* chinche de cama común; otras especies en el hombre, los murciélagos, las gallinas y las golondrinas.

MÍRIDOS (MIRIDAE). Chinches de las plantas. Hasta 14 mm de longitud; sin ocelos; alas anteriores con fractura. *Lygus lineolaris,* daña muchas plantas agrícolas.

TÍNGIDOS (TINGIDAE). Chinches de encaje. Sin ocelos; pronoto y alas expandidas y formando un encaje, con muchas celdillas. *Corythucha,* sobre las hojas de muchas plantas.

LIGEIDOS (LYGAEIDAE). Chinches de campo. Con ocelos; antenas debajo del centro del ojo. *Blissus leucopterus,* muy perjudicial para el trigo y otros cereales.

COREIDOS (COREIDAE). Chinches de las cucurbitáceas. *Anasa tristis,* perjudicial para los melones, etcétera.

PENTATÓMIDOS (PENTATOMIDAE). Chinches hediondas. Cuerpo oval o de forma de escudo; antenas de 5 artejos; escutelo sobre parte del abdomen o sobre todo él; huelen mal; algunos depredadores, muchos se alimentan de vegetales. *Murgantia histrionica* (fig. 25-30), en las crucíferas y otras plantas; *Perillus bioculatus,* come orugas y escarabajos.

Orden 13. Homópteros (Homoptera). Cigarras, pulgones, cochinillas, etc. En su mayoría pequeños; aparato bucal chupador-perforador; base del

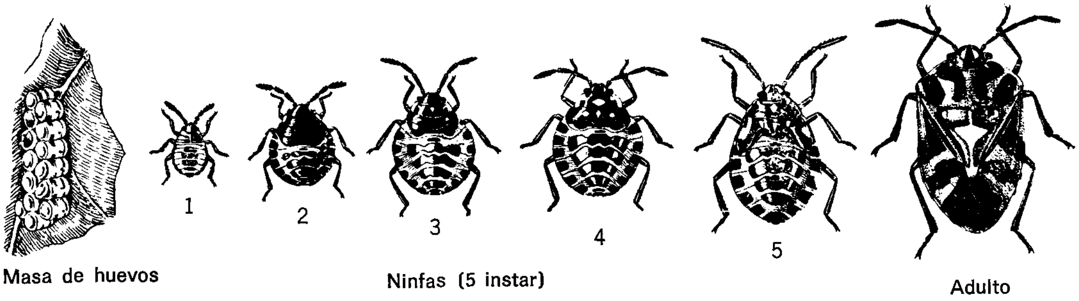


Fig. 25-30 Orden HEMÍPTEROS. *Murgantia histrionica,* adulto de 10 mm de longitud. *(Según el U.S. Dept. Agr. Farmer's Bull.* 1061.)

pico cerca del tórax; 4 alas (o ninguna) membranosas, todas de la misma textura, en tejado sobre el abdomen cuando están en reposo; pican a las plantas y se alimentan de la savia, muchos son destructores, algunos transmiten enfermedades; 63 familias, 32 000 especies; Pérmico a Reciente (figura 25-31).

Suborden 1. Auquenorrincos (Auchenorhyncha). Rostro (libre) sobre la cabeza; antenas cortas, una cerda en el extremo; tarsos triarticulados; activos.

CICÁCIDOS (CICADIDAE). Cigarras. De ordinario grandes; fémur de las patas anteriores ensanchado; los machos «cantan» fuertemente mediante dos series de láminas vibrátiles situadas en la parte anterior del abdomen o dan un chasquido con las alas. *Magicicada septendecim,* cigarra periódica, las ninfas crecen durante trece a diecisiete años en el suelo, chupan los jugos de las raíces de las plantas y luego emergen como adultos voladores; ponen los huevos mediante un oviscapto en forma de cincel, con el que dañan los árboles frutales.

CERCÓPIDOS (CERCOPIDAE). Hasta 12 mm de longitud; dos ocelos o ninguno; las tibias suelen ser espinosas; pardos; las ninfas se esconden en una espuma blanca batida. *Aphrophora.*

CICADÉLIDOS (CICADELLIDAE). (Yásidos, Jassidae). «Cigarrillas» o cicadelas. Pequeños; antenas semejantes a cerdas, entre los ojos; pueden correr

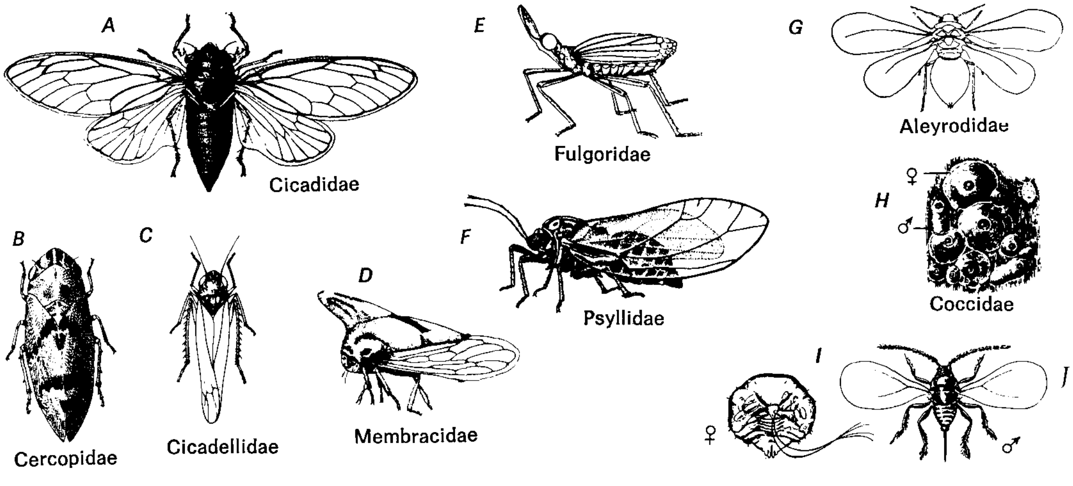


Fig. 25-31 Orden HOMÓPTEROS. *A.* Cigarra periódica *(Magiciada septendecim),* 25 mm de longitud. *B.* Cercópido *(Aphrophora),* 10 mm. *C.* Cigarrilla *(Empoasca),* 3,5 mm. *D.* Membrácido *(Platycotis),* 10 mm. *E.* Fulgórido *(Scolops),* 6 mm. *F.* Psílido *(Paratrioza),* 1,4 mm. *G.* Aleuródido *(Dialeurodes),* 2 mm. *H-I.* Cochinilla de San José *(Aspidiotus perniciosus): H.* Cochinillas sobre la corteza de un árbol; *I.* Hembra, 1,0 mm. *J.* Macho alado. *(Según varios autores.)*

---

de lado. *Circul*
de la remolacha
la encrespadura

MEMBRÁCIDOS (
longitud; protó
con salientes de
sobre varios árb

FULGÓRIDOS (FU
gitud; cabeza
longada. *Scolop*
hierbas y arbust

Suborden 2. Es
queños; el rost
antenas más la
artejos.

PSÍLIDOS (PSYL
plantas. Hasta
diante sus pata
das. *Psylla pyri*
los manzanos.

ÁFIDOS (APHID
nutos, delicado
(cornículos), po
ción azucarada,
siempre ápteros,
bras son alados;
la partenogénesi

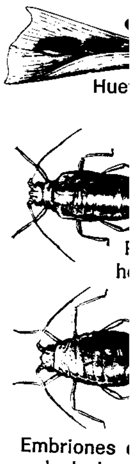
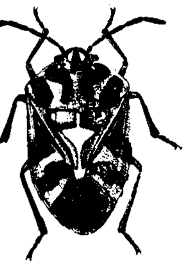


Fig. 25-3
gramíne
desarroll
por una

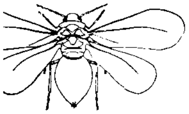


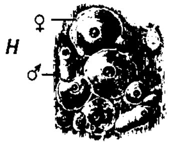
(Según el

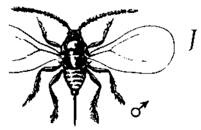
o dan un chasquido
septendecim, cigarra
durante trece a die-
ıpan los jugos de las
emergen como adul-
huevos mediante un
el, con el que dañan

Hasta 12 mm de lon-
no; las tibias suelen
ıinfas se esconden en
Aphrophora.

). (Yásidos, Jassidae).
'equeños; antenas se-
ojos; pueden correr







ım de longi-
ácido (Platy-
lido (Dialeu-
re la corteza

---

de lado. *Circulifer (Eutettix) tenellus,* cicadelas de la remolacha, transmiten el virus que produce la encrespadura de la remolacha azucarera.

Membrácidos (Membracidae). Hasta 10 mm de longitud; protórax diversamente ensanchado y con salientes de formas extrañas. *Ceresa bubalus,* sobre varios árboles.

Fulgóridos (Fulgoridae). Hasta 40 mm de longitud; cabeza diversamente ensanchada y prolongada. *Scolops,* de 6 a 8 mm de longitud, en hierbas y arbustos.

Suborden 2. Esternorrincos (Sternorhyncha). Pequeños; el rostro sale aparentemente del tórax; antenas más largas, sin cerdas; tarsos de 1 o 2 artejos.

Psílidos (Psyllidae). Piojos saltadores de las plantas. Hasta 6 mm de longitud; saltan mediante sus patas posteriores, que son ensanchadas. *Psylla pyricola,* en los perales; *P. mali,* en los manzanos.

Áfidos (Aphidae). Pulgones. Pequeños o diminutos, delicados; generalmente con dos tubos (cornículos), por donde sale melazo, una secreción azucarada, en el dorso del abdomen; casi siempre ápteros, pero los machos y algunas hembras son alados; tarsos con 2 artejos; es común la partenogénesis (fig. 25-32); chupan los jugos de las plantas, que luego secretan en forma de melazo y que a menudo consumen las hormigas. *Phylloxera vitifoliae,* filoxera de la vid, daña las raíces; *Anuraphis maidiradicis,* daña la raíz, principalmente del maíz; *Aphis gossypii,* pulgón del algodón y del melón, en varios vegetales.

Aleuródidos (Aleyrodidae). Moscas blancas. 1 a 3 mm de longitud, cuerpo y alas cubiertos de un polvo blanco; las ninfas planas, de forma de cochinilla, sedentarias; todos los adultos alados. *Trialeurodes vaporiarorum,* mosca blanca de invernadero.

Cóccidos (Coccidae). Cochinillas y chinches harinosas. Pequeños o diminutos; los machos con un par de alas; las hembras en su mayoría sin ojos, patas ni alas, cubiertas por una costra cérea secretada o una lámina en forma de concha; tarsos de 1 artejo; muchos son dañinos para las plantas agrícolas y de jardín. *Saissetia oleae,* en muchas plantas, causa grandes daños; *Aspidiotus perniciosus,* cochinilla de San José, muy perjudicial (fig. 25-31*H-I*); *Pseudococcus citri,* chinche harinosa del naranjo, perjudica varias plantas; *Laccifer lacca,* insecto de la laca, del sudeste de Asia, su secreción se utiliza para fabricar la goma laca.

Orden 14. Tisanópteros (Thysanoptera). Trips. Generalmente diminutos (0,5 a 8 mm), delgados;

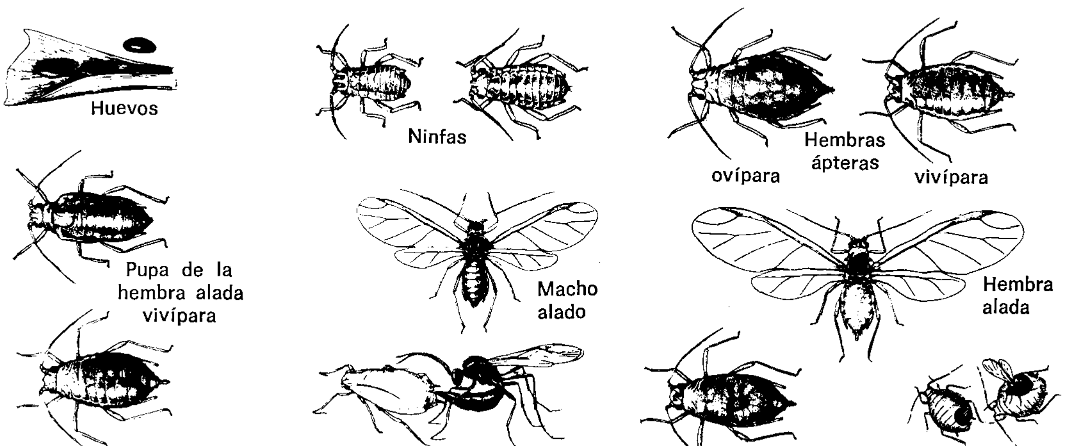

Huevos
Ninfas
ovípara
Hembras ápteras
vivípara
Pupa de la hembra alada vivípara
Macho alado
Hembra alada
Embriones dentro de la hembra
Avispa bracónida depositando sus huevos en un pulgón
Parásito en un pulgón
Salida de la avispa parásita

Fig. 25-32 Orden HOMÓPTEROS. Familia ÁFIDOS. Estadios en el ciclo biológico del pulgón de las gramíneas (*Toxoptera graminum,* macho adulto 1,5 mm de longitud.), un insecto que experimenta desarrollo partenogenético y desarrollo sexual normal. Se muestra también un pulgón parasitario por una avispa. (*Según el U.S. Bur. Entomology Bull.* 110.)

piezas bucales cónicas, chupadoras-roedoras; antenas con 6 o 10 artejos; 4 alas, iguales, estrechas, con pocas venas, con numerosos pelos largos en el borde, que, en reposo, mantienen planas sobre el cuerpo; algunos ápteros; tarsos de 1 o 2 artejos, terminando en una vejiga protráctil; sin cercos; es común la partenogénesis, en algunas especies se desconocen los machos; las larvas son a menudo gregarias; metamorfosis gradual o completa; 1 a 10 generaciones por año, según las especies; tanto las larvas como los adultos raen la epidermis de las flores, hojas y frutos, con el objeto de chupar los jugos de las plantas y dejan cicatrices blancuzcas; muchas especies son perjudiciales para las plantas agrícolas y algunas les transmiten enfermedades víricas; 19 familias, 4000 especies; Jurásico a Reciente.

Suborden 1. Terebrantes (Terebrantia). Hembras con oviscapto en forma de sierra para depositar los huevos en la epidermis de las plantas. *Thrips tabaci,* trips (o piojillo) de la cebolla, distribuido por todo el mundo sobre centenares de plantas huésped; *Hercothrips fasciatus* (fig. 25-33), trips del fríjol, sobre muchas plantas de cultivo; *Heliothrips haemorrhoidalis,* trips de los invernaderos, en las rosas, y en los tomates; *Scirtothrips citri,* trips de los cítricos, 0,75 mm de longitud, daña las naranjas y limones.

Suborden 2. Tubulíferos (Tubulifera). Las hembras carecen de oviscapto, ponen los huevos sobre las plantas; menos perjudiciales. *Leptothrips.*

División 2. *Holometábolos (Holometabola)* o *Endopterigotos (Endopterygota).* Las fases jóvenes son larvas sin ojos compuestos; las alas se desarrollan interiormente, metamorfosis completa (complicada).

Orden 15. Mecópteros (Mecoptera). Moscas escorpión. Pequeños a grandes; antenas y patas largas; aparato bucal masticador en el pico que se proyecta hacia abajo; 4 alas iguales, delgadas, membranosas, con numerosas venaciones; cercos pequeños: algunos machos llevan el extremo del abdomen curvado hacia arriba como los escorpiones; habitan entre hierbas densas; las larvas y los adultos son carnívoros; las larvas son parecidas a orugas, con 3 pares de patas torácicas y 8 falsas patas en el abdomen, viven en galerías y se alimentan en la superficie del suelo; 5 familias, 400 especies; Pérmico a Reciente. *Panorpa,* mosca escorpión (fig. 25-35*H*); *Bittacus,* semeja una típula; *Boreus,* en la nieve.

Orden 16. Neurópteros (Neuroptera). Hormigas león, etc. Grandes a pequeños; antenas largas, aparato bucal masticador; 4 alas iguales, grandes, membranosas, con numerosas venaciones transversas, en tejado sobre el abdomen durante el reposo; tarsos de cinco artejos; sin cercos; las larvas, fusiformes, con mandíbulas surcadas, chupadoras, carnívoras; metamorfosis completa; 23 familias, 4700 especies; Pérmico a Reciente (fig. 25-34).

Suborden 1. Megalópteros (Megaloptera). Venas no bifurcadas cerca del borde del ala; protórax corto; no hay oviscapto largo; larvas con piezas bucales masticadoras, acuáticas, con largas branquias laterales. *Corydalis cornuta,* macho con mandíbulas enormes pero inofensivo; *Sialis.*

Suborden 2. Rafidiodeos (Raphidiodea). Venas de ordinario no bifurcadas cerca del borde de las alas; protórax largo; oviscapto largo y delgado; larvas con piezas bucales masticadoras, terrestres. *Agulla, Inocellia,* devoran pequeños insectos debajo de la corteza o en el follaje (figura 25-34*C* y *D*).

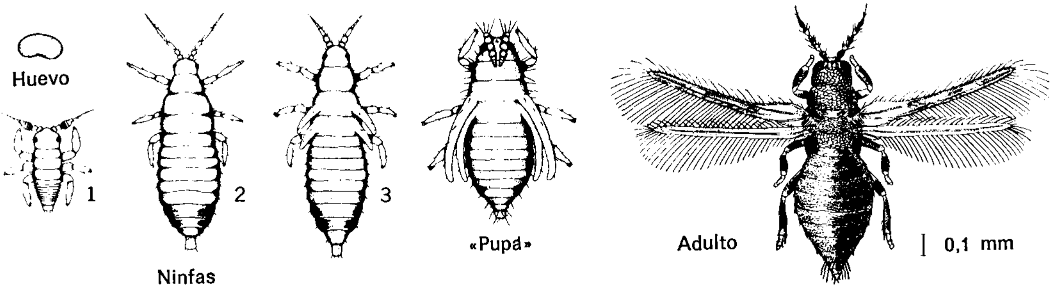


Fig. 25-33 Orden TISANÓPTEROS: Trips del fríjol *(Hercothrips fasciatus),* **adulto 1 mm de longitud.** *(De Stanley F. Bailey.)*

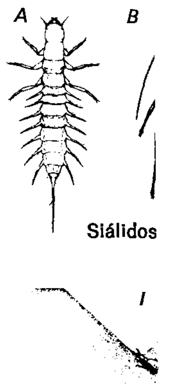


Fig. 25-34
to, 20 mm
de longitu
insecto, c
20 mm de

Suborden 3. Pla
bifurcadas cerca
generalmente corl
vas de ordinario
chupadoras.

CRISÓPIDOS (CHR
los pulgones. Pec
huevos sobre pe
tas depredadoras
pulgones. *Chryso*

SISÍRIDOS (SISYR
Alas pardas, poc
bifurcadas; los l
sobre las plantas
ticas con piezas
penetrar en los
dulce (pár. 16-10

MIRMELEÓNTIDOS
león. Los adultos
tienen las anten
en la arena o en
un cráter cónico
nes, etc., que cae
dos del cuerpo.

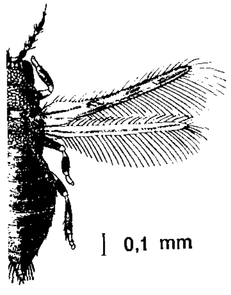
Orden 17. Tric
Adultos de 3 a 25
do; piezas bucales
largas; 4 alas me

ecoptera). Moscas es-
antenas y patas lar-
or en el pico que se
as iguales, delgadas,
s venaciones; cercos
llevan el extremo del
ba como los escorpio-
ensas; las larvas y los
larvas son parecidas a
s torácicas y 8 falsas
n galerías y se alimen-
o; 5 familias, 400 es-
. *Panorpa,* mosca es-
us, semeja una típula;

Neuroptera). Hormigas
os; antenas largas, apa-
alas iguales, grandes,
as venaciones transver-
men durante el reposo;
cercos; las larvas, fu-
surcadas, chupadoras,
completa; 23 familias,
Reciente (fig. 25-34).

os (Megaloptera). Venas
borde del ala; protórax
largo; larvas con piezas
uáticas, con largas bran-
is cornuta, macho con
o inofensivo; *Sialis.*

s (Raphidiodea). Venas
das cerca del borde de
; oviscapto largo y del-
s bucales masticadoras,
ellia, devoran pequeños
rteza o en el follaje (fi-



1 mm de longi-

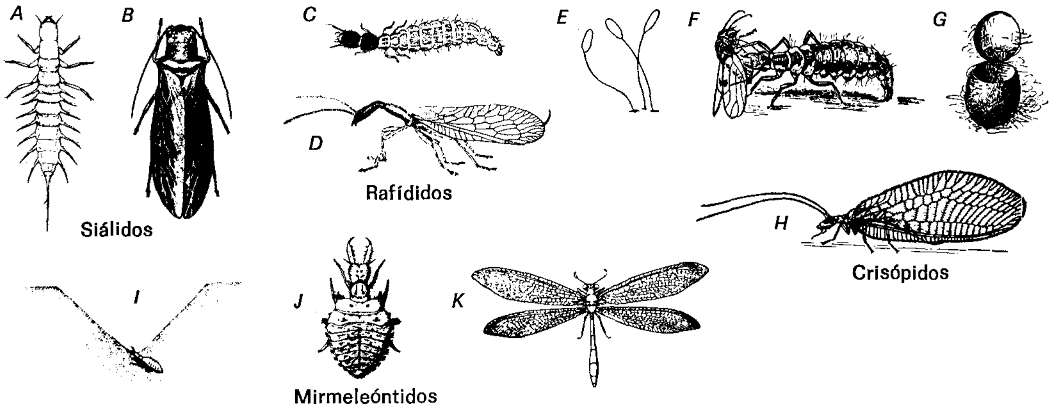


Fig. 25-34 **Orden NEURÓPTEROS.** *A, B.* Suborden MEGALÓPTEROS. SIÁLIDOS. *Sialis:* larva y adulto, 20 mm de longitud. *C, D.* Suborden RAFIDIODEOS. RAFÍDIDOS. *Agulla:* larva y adulto, 15 mm de longitud. *E-H.* Suborden PLANIPENNES. CRISÓPIDOS. *Chrysopa:* huevos, larva comiendo un insecto, capullo, adulto, 12 mm de longitud. *I-K.* MIRMELEÓNTIDOS, *Myrmeleon,* hormiga león, 20 mm de longitud; larva en el fondo de la fosa, larva y adulto. *(Según varios autores.)*

Suborden 3. Planipennes (Planipennia). Venas bifurcadas cerca del borde de las alas; protórax generalmente corto; no hay oviscapto largo; larvas de ordinario terrestres, con piezas bucales chupadoras.

CRISÓPIDOS (CHRYSOPIDAE). Crisopos, lobos de los pulgones. Pequeños; alas delicadas, verdes; huevos sobre pedúnculos adheridos a las plantas depredadoras, beneficiosas, se alimentan de pulgones. *Chrysopa.*

SISÍRIDOS (SISYRIDAE). Comedores de esponjas. Alas pardas, pocas venas anteriores, raramente bifurcadas; los huevos se depositan en racimos sobre las plantas, encima del agua; larvas acuáticas con piezas bucales parecidas a cerdas para penetrar en los tejidos de las esponjas de agua dulce (pár. 16-10). *Sisyra, Climacia.*

MIRMELEÓNTIDOS (MYRMELEONTIDAE). Hormigas león. Los adultos se parecen a las libélulas, pero tienen las antenas mazudas; ponen los huevos en la arena o en tierra suelta; la larva construye un cráter cónico para atrapar hormigas, pulgones, etc., que caen dentro, y les chupa los líquidos del cuerpo. *Myrmeleon, Hesperoleon.*

Orden 17. Tricópteros (Trichoptera). Friganas. Adultos de 3 a 25 mm de longitud, de cuerpo blando; piezas bucales rudimentarias; antenas y patas largas; 4 alas membranosas, numerosas venaciones longitudinales y pocas transversas, en tejado sobre el abdomen cuando están en reposo; cuerpo y alas recubiertos de pelos, escamiformes en algunos casos; las larvas son carnívoras o se alimentan de algas, son acuáticas, cada especie vive dentro de una cápsula característica construida con hojas, tallitos de plantas, arena o grava, unidas mediante un revestimiento de seda, secretada por glándulas que se abren cerca de la boca; algunos construyen redes o embudos, en aguas de rápida corriente, para capturar presas; se emplean a menudo como cebo para pescar; 19 familias, 4500 especies; Jurásico a Reciente. *Limnophilus; Hydropsyche* (fig. 25-35*A-G*).

Orden 18. Lepidópteros (Lepidoptera). Mariposas diurnas y nocturnas. Polillas. Tamaño variable, envergadura comprendida entre 3 y 250 mm; aparato bucal masticador en las larvas, chupador en el adulto; de ordinario sin mandíbulas; maxilas fusionadas formando un tubo arrollado (espiritrompa) para chupar líquidos; antenas largas; ojos grandes; cuatro alas membranosas, generalmente anchas, con pocas venas transversales y cubiertas de escamas microscópicas imbricadas; cuerpo escamoso o velloso; coloración brillante u oscura; larvas (orugas) vermiformes, con tres pares de patas y falsas patas en el abdomen; 2 glándulas de la seda en el labio, que son utilizadas para hilar el capullo que aloja a la pupa; 118 familias, 112 000 especies; Jurásico a Reciente (figs. 25-36, 25-37 y 25-38).

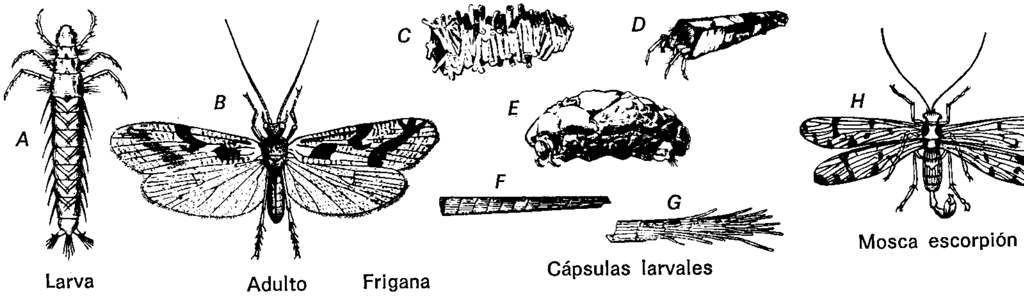


Fig. 25-35 Orden TRICÓPTEROS. Frigana. *A.* Larva, 15 mm de longitud. *B.* Adulto *(Phryganea)*, 10 mm. *C-G.* Cápsulas de varias larvas. *H.* Orden MECÓPTEROS. Mosca escorpión *(Panorpa)*. *(Según varios autores.)*

Suborden 1. Zeuglópteros (Zeugloptera). Polillas diurnas metálicas muy pequeñas; mandíbulas funcionales; la venación de las anteriores y posteriores es similar; palpos maxilares con 5 segmentos, plegados; tibia media sin espolones; 1 familia. MICROPTERÍGIDOS (MICROPTERYGIDAE). *Micropteryx.*

Suborden 2. Monotrisios (Monotrysia). Polillas pequeñas a muy grandes; la hembra con 1 o 2 aberturas genitales en los esternitos 9-10; no hay abertura copuladora separada en el esternito 8 (la abertura genital sirve en la copulación); 9 familias. HEPIÁLIDOS (HEPIALIDAE). Piezas bucales rudimentarias. *Hepialus.*

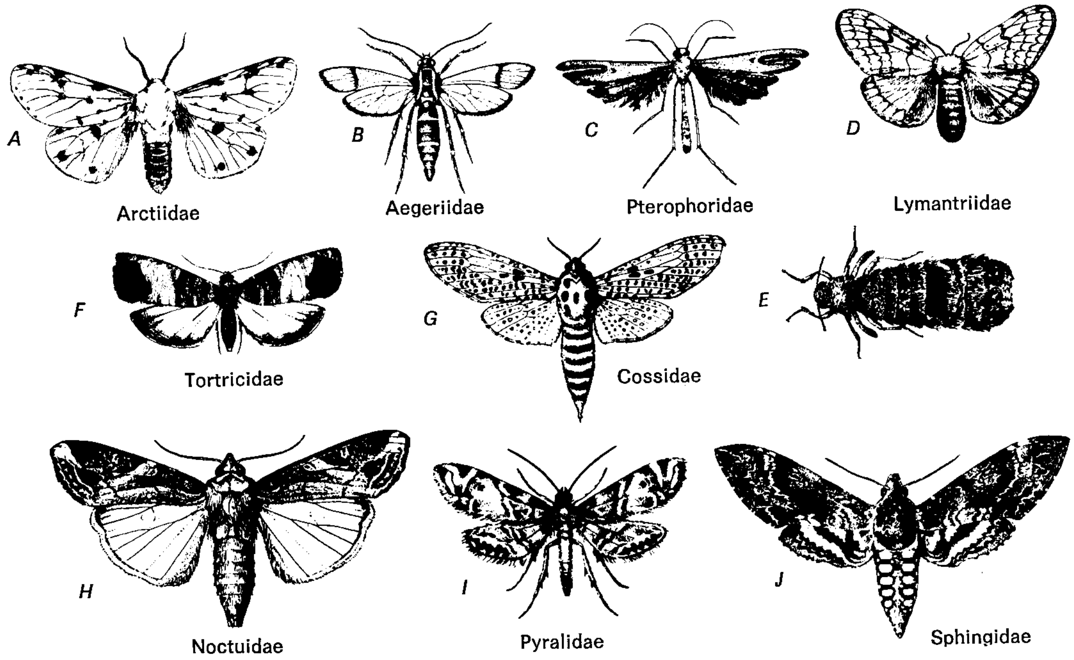


Fig. 25-36 Orden LEPIDÓPTEROS. Mariposillas nocturnas. Las cifras se refieren a la envergadura. *A.* Árctido *(Estigmene acraea)*, 35 mm. *B.* Sesia *(Aegeria)*, 30 mm. *C.* Alucita *(Adaina)*, 14 a 20 mm. *D.* Lagarta peluda de los encinares *(Porthetria dispar)*, 50 a 60 mm. *E.* Falena de penacho *(Hemerocampa vetusta)*, hembra, alas reducidas, long. 12 a 15 mm. *F.* Polilla de las menzanas *(Carpocapsa pomonella)*, 15 a 22 mm. *G.* Taladro amarillo de los troncos *(Zeuzera pyrina)*, 60 mm. *H.* Gusano cogollero del maíz *(Laphygma frugiperda)*, 25 a 30 mm. *I.* Mariposa nocturna acuática *(Parargyractis)*, 20 mm. *J.* Gusano de cuerno *(Protoparce sexta)*, 100 a 125 mm. *(Según varios autores.)*

Suborden 3.
ñas a muy
hembra con
puladora en
los esternitos
mariposas.

AEGÉRIDOS (A
riposillas noc
neralmente la
los adultos pa
las larvas mi
arbustos. *San*
del melocoton
grosellero.

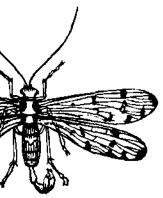
GELÉQUIDOS
minadoras en
hojas. *Sitotro*
les, de 12 mm
y en el maíz;
rosado del alg
algodón; 4 a

TINEIDOS (TI
ños, originari
tribuidos. *Tin*
larvas dentro
biertas por re
na, las pieles

CÓSIDOS (Cos
de 180 mm de
la madera con
dos o tres añ
rojo de los tro
rillo de los tr

TORTRÍCIDOS (
jas. Las larvas
alimentan de
lla de las mar
larva en las m
raciones en la

PIRÁLIDOS (P
milímetros; l
arrollan las ho
teriales almace
maíz; *Plodia i*
cos; *Galleria*
la larva se con
phula, Paragy

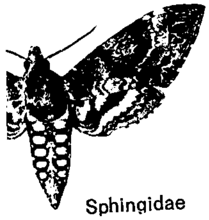


ca escorpión

'Phryganea),
(Panorpa).

'Monotrysia). Polillas
la hembra con 1 o 2
sternitos 9-10; no hay
ada en el esternito 8
ı la copulación); 9 fa-
LIDAE). Piezas bucales

Lymantriidae



Sphingidae

la envergadura.
(Adaina), 14 a
lena de penacho
le las menzanas
pyrina), 60 mm.
ıocturna acuática
ı. *(Según varios*

Suborden 3. Ditrisios (Ditrysia). Polillas pequeñas a muy grandes y todas las mariposas; la hembra con 2 aberturas genitales, abertura copuladora en el esternito 8 y abertura genital en los esternitos 9-10; 89 familias de polillas, 12 de mariposas.

AEGÉRIDOS (AEGERIIDAE). (Sésidos, Sesiidae). Mariposillas nocturnas de alas claras o sesias. Generalmente las alas sin escamas, transparentes; los adultos parecen avispas, pero son más lentos; las larvas minan en la madera de los árboles y arbustos. *Sanninoidea (Aegeria) exitiosa,* sesia del melocotonero; *Ramosia tipuliformis,* sesia del grosellero.

GELÉQUIDOS (GELECHIIDAE). Pequeños; larvas minadoras en las semillas, tubérculos, ramitas u hojas. *Sitotroga cerealella,* polilla de los cereales, de 12 mm de anchura, larvas en los cereales y en el maíz; *Pectinophora gossypiella,* gusano rosado del algodonero, larvas en las cápsulas del algodón; 4 a 6 generaciones por año.

TINEIDOS (TINEIDAE). Polillas de la ropa. Pequeños, originarios de Europa y ampliamente distribuidos. *Tinea pellionella,* polilla de la ropa, larvas dentro de cápsulas tapizadas de seda, cubiertas por restos de alimento; destruyen la lana, las pieles y las plumas.

CÓSIDOS (COSSIDAE). Adultos grandes, algunos de 180 mm de envergadura; las larvas minan en la madera compacta de los árboles caídos, viven dos o tres años. *Prionoxystus robiniae,* taladro rojo de los troncos; *Zeuzera pyrina,* taladro amarillo de los troncos.

TORTRÍCIDOS (TORTRICIDAE). Enrolladores de hojas. Las larvas a menudo arrollan las hojas y se alimentan de ellas. *Carpocapsa pomonella,* polilla de las manzanas, del sudeste de Europa; la larva en las manzanas y peras; dos o tres generaciones en las regiones cálidas; muy dañina.

PIRÁLIDOS (PYRALIDAE). Envergadura hasta 25 milímetros; las larvas a menudo escondidas, arrollan las hojas o minan los tallos, frutos o materiales almacenados. *Pyrausta nubilalis,* piral del maíz; *Plodia interpunctella,* en los alimentos secos; *Galleria mellonella,* polilla de las colmenas, la larva se come los panales de las abejas; *Nymphula, Parargyractis,* larvas acuáticas.

PTEROFÓRIDOS (PTEROPHORIDAE). Alucitas. Envergadura hasta 25 mm; alas profundamente escotadas y plumosas. *Adaina ambrosiae,* la larva es de color verde pálido.

PSÍQUIDOS (PSYCHIDAE). Larvas en cápsulas de seda y de trozos de hojas, las hembras ápteras, permanecen dentro de las cápsulas. *Thyridopteryx ephemeraeformis.*

LASIOCÁMPIDOS (LASIOCAMPIDAE). Mariposas de anillos. Adultos con la espiritrompa atrofiada, no pueden comer; las hembras hilan una tela de araña entre las ramas de los árboles y van a buscar alimento fuera. *Malacosoma americanum,* gusano telarañoso (fig. 25-37), puede dejar los árboles sin hojas.

ESFÍNGIDOS (SPHINGIDAE). Esfinges. Alas anteriores estrechas, vuelo rápido, revolotean por las flores, hacia el atardecer, para alimentarse con la larga espiritrompa. *Sphinx chersis; Protoparce sexta* y *P. quinquemaculata,* toritos, ambos con larvas desnudas de hasta 100 mm de longitud, los adultos tienen 125 mm de envergadura.

GEOMÉTRIDOS (GEOMETRIDAE). Orugas geómetras. Muchos tienen el aspecto de mariposas, algunas hembras son ápteras; larvas desnudas, se alimentan de follaje y andan curvando el cuerpo, que sólo tiene patas cerca de los extremos. *Paleacrita vernata,* en los árboles.

SATÚRNIDOS (SATURNIIDAE). Algunos producen capullos de seda. *Hyalophora (Simia) cecropia,* Norteamérica, envergadura 165 mm; *Antheraea polyphemus,* envergadura hasta 120 mm; *Attacus,* en los trópicos, hembras de 240 mm de envergadura.

BOMBÍCIDOS (BOMBYCIDAE). *Bombyx mori,* gusano de seda, nativo de China, enteramente domesticado; las larvas se alimentan de hojas de morera e hilan densos capullos que producen la seda blanca y amarilla del comercio; es un insecto muy valioso; las larvas son atacadas por una enfermedad llamada pebrina (causada por *Nosema bombycis,* un esporozoo), estudiada por Louis Pasteur.

ÁRCTIDOS (ARCTIIDAE). Adultos de colores brillantes; las larvas densamente velludas. *Hyphantria cunea; Estigmene acraea.*

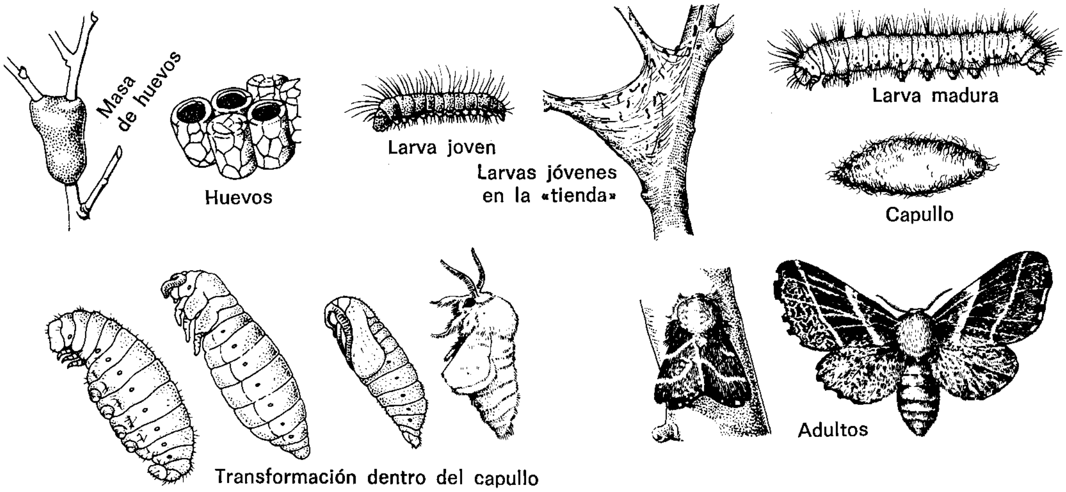

Masa de huevos
Huevos
Larva joven
Larvas jóvenes en la «tienda»
Larva madura
Capullo
Transformación dentro del capullo
Adultos

Fig. 25-37 Orden LEPIDÓPTEROS. Ciclo biológico de *Malacosoma americanum;* **adulto, 20 mm de longitud.** Los estadios de transformación o metamorfosis tienen lugar dentro del capullo. No a escala. *(Según Snodgrass, Insects, Smithsonian Institution Series, Inc.)*

NOCTUIDOS (NOCTUIDAE). Mariposas molineras o mochuelos. Colores oscuros, algunos adultos tienen una envergadura de 150 mm; las larvas tienen una alimentación variada, algunas viven en el suelo (orugas cortadoras). *Heliothis zea,* noctua del tomate; *Pseudaletia unipuncta,* oruga negra, las larvas a veces marchan por el campo en gran número; *Erebus agrippina,* la mayor mariposa nocturna.

LIPÁRIDOS (LIPARIDAE). (Limántridos, Limantriidae). Las larvas densamente cubiertas de pelos. *Porthetria dispar,* lagarta peluda de los encinares, y *Nygmia phaeorrhoea,* mariposa blanca de cola parda, ambas en Europa y en los Estados del Noreste de los EE.UU., dejan sin hojas y matan a los árboles de sombra. *Hemerocampa vetusta,* falena de penacho, la hembra con las alas reducidas.

HESPÉRIDOS (HESPERIIDAE). Antenas con el extremo ganchudo, abdomen pesado; larvas con constricciones detrás de la cabeza. *Atalopedes campestris; Calpodes ethlius.*

PAPILIÓNIDOS (PAPILIONIDAE). Mariposas «de cola de golondrina». Envergadura hasta 125 mm; coloración brillante; generalmente poseen un saliente en forma de cola en la parte posterior de cada ala; larvas en su mayor parte desnudas; pupas angulosas, sin capullo. *Papilio* (fig. 25-38*C-F*).

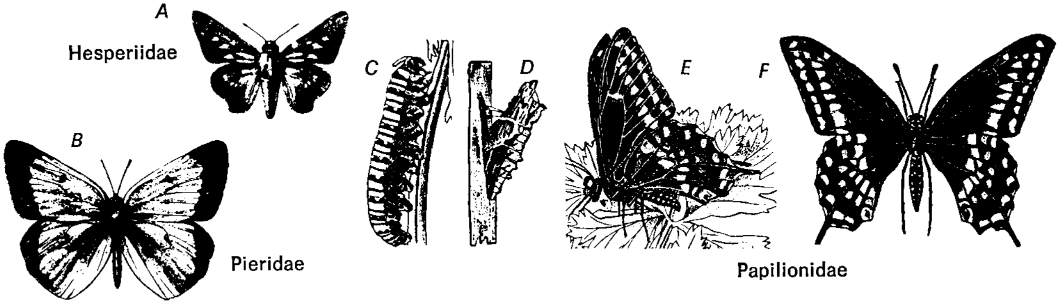
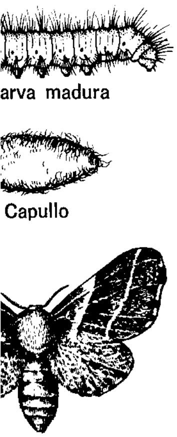


Fig. 25-38 Orden LEPIDÓPTEROS. Mariposas diurnas. *A.* Hespérido *(Calpodes ethlius)*, 25-30 mm. *B.* Mariposa de la alfalfa *(Colias eurytheme)*, 40-60 mm. *C-F.* Mariposa «cola de golondrina» negra *(Papilio polyxenes)*. 80-100 mm. *C.* Larva. *D.* Pupa. *E.* Adulto en reposo. *F.* Adulto con alas extendidas. *(Según varios autores.)*

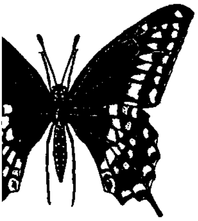


o, 20 mm de
ullo. No a es-

ombra. *Hemerocampa*
o, la hembra con las

). Antenas con el ex-
n pesado; larvas con
la cabeza. *Atalopedes*
ius.

AE). Mariposas «de co-
gadura hasta 125 mm;
ieralmente poseen un
la en la parte poste-
s en su mayor parte
sas, sin capullo. *Papi-*



us), 25-30 mm.
londrina» negra
con alas exten-

PIÉRIDOS (PIERIDAE). Abdomen alargado. *Pieris rapae,* mariposa de la col, alas blancas, en la col, etc. *Colias euhytheme,* mariposa de la alfalfa.

NINFÁLIDOS (NYMPHALIDAE). Patas anteriores reducidas, no funcionales, plegadas debajo del cuerpo; tibias peludas. *Danaus plexippus,* monarca pardo y negro; *Nymphalis (Aglais) antiopa,* negruzca; *N. californica,* ocasionalmente irrumpe y emigra en gran número; *Vanessa cardui,* mariposa de los cardos; *Limenitis (Basilarchia) archippus,* coloración mimética de *Danaus plexippus* (fig. 14-17).

LICÉNIDOS (LYCAENIDAE). Generalmente pequeños, delicados, a menudo pardos, ojos bordeados de blanco; tarsos anteriores reducidos en los machos; larvas parecidas a babosas; *Lycaena hypophloeas; Feniseca tarquinius,* las larvas se alimentan de pulgones lanudos; *Strymon melinus,* alas grises.

Orden 19. Dípteros (Diptera). Moscas y mosquitos. Alas anteriores transparentes, pocas venaciones; alas posteriores representadas por unos halterios cortos y nudosos; algunos ápteros; piezas bucales chupadoras-perforadoras, formando a menudo una probóscide; división del cuerpo clara; abdomen formado por 4 a 9 somitos visibles; larvas de ordinario sin patas; metamorfosis completa; en su mayor parte diurnos; 138 familias, más de 85 000 especies; Pérmico superior a Reciente (figura 25-39).

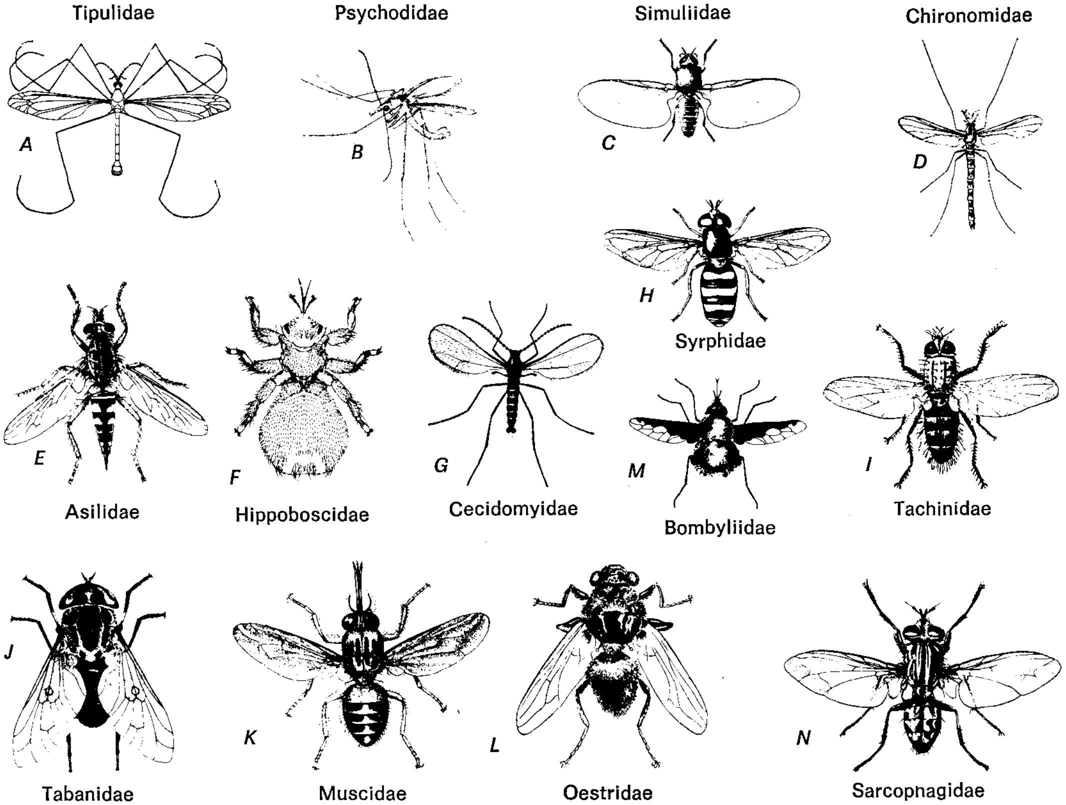


Fig. 25-39 Orden DÍPTEROS. Moscas. *A.* Típula *(Tipula),* 10-25 mm de longitud. *B.* Psicódido *(Phlebotomus),* 1,5 mm. *C.* Mosca negra *(Simulium),* 2 mm. *D.* Quironómido *(Tendipes = Chironomus),* 3-10 mm. *E.* Asílido *(Erax),* 25 mm. *F.* Mosca de los carneros *(Melophagus ovinus),* 6 mm. *G.* Mosca de Hesse *(Phytophaga destructor),* 2,5 mm. *H.* Sírfido *(Syrphus),* 10 mm. *I.* Taquínido *(Tachina),* 8 mm. *J.* Tábano *(Tabanus),* 25 mm. *K.* Mosca tsetsé *(Glossina),* 13 mm. *L.* Rezno del ganado *(Hypoderma bovis),* 12 mm. *M.* Mosca abejorro *(Bombylius),* 10 mm. *N.* Mosca de la carne *(Sarcophaga),* 7 mm. *(Según varios autores.)*

Suborden 1. Nematóceros (Nematocera). Antenas largas, de 6 a 39 artejos.

TIPÚLIDOS (TIPULIDAE). Típulas. Delgados, como mosquitos de gran tamaño, patas largas y frágiles, alas estrechas; una marca en forma de V sobre el dorso; las larvas (gusanos de cuero) viven en las raíces de las hierbas o son semiacuáticas. *Tipula.*

PSICÓDIDOS (PSYCHODIDAE). Moscas-polilla. Hasta 4 mm de longitud, velludos, alas aterciopeladas; larvas y adultos en las alcantarillas y en los residuos orgánicos húmedos, algunas larvas acuáticas. *Psychoda; Phlebotomus,* chupa la sangre de los vertebrados, transmite las fiebres tercianas en la región mediterránea y la verruga peruana en los Andes peruanos.

CULÍCIDOS (CULICIDAE). Mosquitos. Delgados, delicados; probóscide larga y punzante en las hembras; cuerpo giboso; alas bordeadas de escamas; larvas con cabeza grande, abdomen largo y sifón respiratorio, en distintas aguas; los machos adultos chupan los jugos de las plantas; las hembras adultas chupan la sangre de las aves, mamíferos y el hombre; abundantes, molestos, algunos transmiten enfermedades graves (fig. 25-40); 1500 especies. *Culex,* numerosas especies; *C. pipiens,* mosquito común, transmite la malaria de las aves; *Anopheles,* algunas especies transmiten el *Plasmodium* (ESPOROZOOS), agente de la malaria humana (fig. 15-21); *Aëdes,* distintas especies en marismas y pantanos salobres, huecos de los árboles y agua de nieve; *Aëdes (Stegomyia) aegypti,* trópicos y subtrópicos, transmite el dengue y la fiebre amarilla.

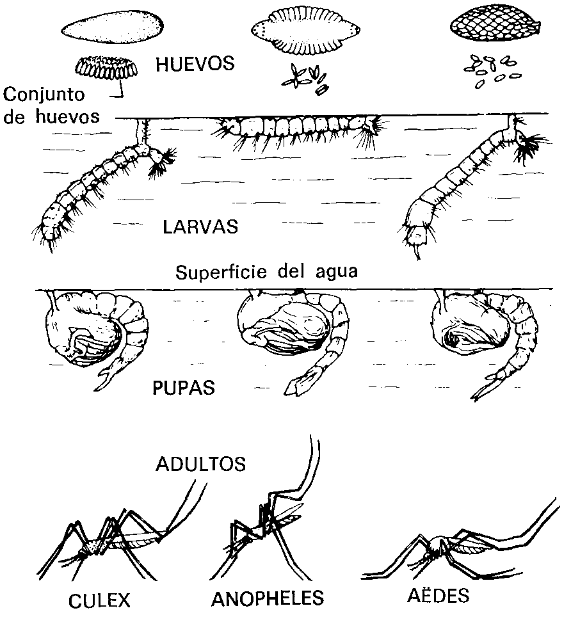


Fig. 25-40 Orden DÍPTEROS: Familia CULÍCIDOS. Estadios en el ciclo biológico de tres importantes tipos de mosquitos. Larvas y pupas en sus posiciones típicas dentro del agua; adultos en posición de reposo o de picar.

QUIRONÓMIDOS (CHIRONOMIDAE). Mosquitos «danzantes». Generalmente diminutos, delicados, semejantes a mosquitos, piezas bucales cortas, alas sin escamas; larvas en el agua o en los lugares húmedos; los adultos a menudo «danzan» en enjambres, en el aire, al terminar el día; pocos marinos; algunos se reproducen partenogenéticamente. *Chironomus (= Tendipes),* las larvas son rojas, importantes como alimento de los peces.

CECIDÓMIDOS (CECIDOMYIDAE). Mosquitos de agallas, cínifes productores de agallas. Diminutos, semejantes a mosquitos, antenas con cerdas rizadas; muchos producen agallas en las plantas, en las cuales se crían las larvas; otros son depredadores o parásitos, o se alimentan de substancias en descomposición o son fitófagos. *Phytophaga destructor,* la mosca de Hesse, que se alimenta de los tallos del trigo, es muy perjudicial; *Diarthronomyia chrysanthemi,* cínife de los crisantemos, produce agallas; *Miastor,* se reproduce por pedogénesis en las larvas.

MICETOFÍLIDOS (MYCETOPHILIDAE). Cínifes de los hongos. Pequeños, delicados, semejantes a mosquitos; antenas y coxas largas; en bosques húmedos, sótanos, etcétera; las larvas se alimentan de hongos, algunas son gregarias. *Mycetophila mutica,* en las setas.

SIMÚLIDOS (SIMULIDAE). Moscas negras. Cortos, gruesos, alas anchas; primer artejo tarsal dilatado; las larvas se adhieren por el extremo anal a las rocas en el agua corriente. *Simulium,* las hembras chupan la sangre de las aves, mamíferos domésticos y el hombre; *S. pecuarum,* cínife del búfalo.

Suborden 2. Braquíceros (Brachycera). Antenas cortas, generalmente 5 o menos segmentos.

TABÁNIDOS
ojos grande
probóscide
o en los lug
jugos de las
pan la sang
ballos y al
mite la tula

ASÍLIDOS (
po cerdoso;
cogen insect
Erax; Asilu

BOMBÍLIDOS
Densamente
las patas y
larvas son
los adultos
tan de ellas,

Suborden 3.
con 3 segme
es un pupari
se abre por
ciforme (pti
de la mosca
formar la re

Tribu 1. Asqu
rededor de la

SÍRFIDOS (S
cerdas, mir
larvas se al
queños insec
los adultos
tan de ellas
larvas dañar

Tribu 2. Esqu
alrededor de l

TRIPÉTIDOS
de las frut
Ceratitis ca
terráneo, y
frutales; las
los frutos c

DROSOFÍLID
nagre. Mosc
ordinario r

ives (fig. 25-40);
as especies; *C. pi-*
nite la malaria de
especies transmi-
os), agente de la
Aëdes, distintas es-
s salobres, huecos
ve; *Aëdes (Stego-*
trópicos, transmite
.

). Mosquitos «dan-
itos, delicados, se-
ucales cortas, alas
a o en los lugares
udo «danzan» en
inar el día; pocos
n partenogenética-
es), las larvas son
ento de los peces.

Mosquitos de aga-
gallas. Diminutos,
nas con cerdas ri-
las en las plantas,
s; otros son depre-
nentan de substan-
n fitófagos. *Phyto-*
Hesse, que se ali-
s muy perjudicial;
cínife de los cri-
iastor, se reprodu-
as.

AE). Cínifes de los
semejantes a mos-
en bosques húme-
rvas se alimentan
arias. *Mycetophila*

as negras. Cortos,
artejo tarsal dilata-
r el extremo anal
nte. *Simulium,* las
las aves, mamífe-
. pecuarum, cínife

chycera). Antenas
os segmentos.

TABÁNIDOS (TABANIDAE). Tábanos. Robustos; ojos grandes, laterales, a menudo con bandas; probóscide saliente; huevos y larvas en el agua o en los lugares húmedos; los machos chupan los jugos de las plantas y el polen, las hembras chupan la sangre. *Tabanus,* zumba y pica a los caballos y al ganado; *Chrysops; C. discalis,* transmite la tularemia de los roedores al hombre.

ASÍLIDOS (ASILIDAE). Grandes, robustos; cuerpo cerdoso; «barba» de quetas cerca de la boca; cogen insectos en el aire y chupan sus líquidos. *Erax; Asilus.*

BOMBÍLIDOS (BOMBYLIIDAE). Moscas abejorro. Densamente velludos, se parecen a las abejas; las patas y la probóscide largas, delgadas; las larvas son parásitas o devoran otros insectos; los adultos revolotean por las flores y se alimentan de ellas, inofensivos. *Bombylius.*

Suborden 3. Ciclorrafos (Cyclorrhapha). Antenas con 3 segmentos y aristas; la última piel larvaria es un pupario duro con un opérculo circular, que se abre por la protrusión de una estructura sacciforme (ptilino) que se proyecta de la cabeza de la mosca que emerge; una sutura puede o no formar la retracción siguiente del ptilino.

Tribu 1. Asquizos (Aschiza). Sin sutura frontal alrededor de la base de las antenas.

SÍRFIDOS (SIRPHIDAE). De colores brillantes, sin cerdas, mimetizan a las avispas y abejas; las larvas se alimentan de pulgones y de otros pequeños insectos o de substancias en putrefacción; los adultos revolotean por las flores y se alimentan de ellas. *Syrphus; Lampetia, Eumerus,* las larvas dañan a los narcisos y a las cebollas, etc.

Tribu 2. Esquizóforos (Schizophora). Una sutura alrededor de la base de las antenas.

TRIPÉTIDOS (TRYPETIDAE). Moscas barrenadoras de las frutas. Extremo del abdomen estrecho. *Ceratitis capitata,* mosca de las frutas, del Mediterráneo, y *Dacus dorsalis,* mosca oriental de los frutales; las larvas minadoras de ambas dañan a los frutos carnosos.

DROSOFÍLIDOS (DROSOPHILIDAE). Moscas del vinagre. Moscas pequeñas, de color pardo, ojos de ordinario rojos. *Drosophila melanogaster,* en la fruta en descomposición; muy empleada en genética (fig. 11-1).

ANTÓMIDOS (ANTHOMYIIDAE). Larvas en las raíces o en materias en descomposición, algunas carnívoras. *Hylemyia brassicae,* mosca de la col, y *H. antiqua,* mosca de la cebolla, ambas perjudican a las plantas agrícolas.

MÚSCIDOS (MUSCIDAE). Moscas domésticas, etc. Arista de ordinario con el extremo plumoso; las larvas se desarrollan en las substancias orgánicas en descomposición; los adultos junto a los mamíferos domésticos y salvajes, y el hombre; molestas y perjudiciales; *Musca domestica,* mosca común (fig. 25-41), con piezas bucales que esponjan las materias puede infectar el alimento con la suciedad y transmitir enfermedades; *Calliphora vomitoria,* moscardón azul de la carne, y *Phaenicia (Lucilia) sericata,* mosca verde dorada, ambas ponen sus huevos en la carne; *Stomoxys calcitrans,* mosca de establo, y *Haematobia irritans,* ambas pican a los animales domésticos; *Callitroga hominivorax,* gusano tornillo, las cresas en las heridas, en la nariz o el ombligo de los animales domésticos, produce daños y muerte; *Glossina,* mosca tsetsé, transmite los tripanosomas, agentes de la enfermedad africana del sueño (fig. 16-16).

SARCOFÁGIDOS (SARCOPHAGIDAE). Moscas de la carne. Las larvas consumen los animales muertos, las heces, la basura, etc., o viven en insectos. *Sarcophaga.*

TAQUÍNIDOS (TACHINIDAE). Los huevos o las larvas depositados en los insectos, a los que destruyen; los adultos se alimentan de flores. *Gonia,* en las orugas cortadoras.

ESTRIDOS (OESTRIDAE). Estros o reznos. Adultos grandes, de aspecto de abeja, peludos, junto

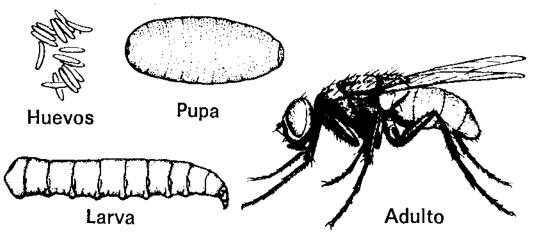


Fig. 25-41 Orden DÍPTEROS. Mosca doméstica *(Musca domestica),* 4 a 6 mm de longitud. *(Según W. B. Herms.)*

a los animales domésticos. *Gasterophilus intestinalis,* rezno de las caballerías, pone los huevos sobre los pelos del caballo, que éste limpia con la lengua; las larvas pasan de la boca al estómago y la pupa emerge con las heces; *Hypoderma bovis,* las larvas viven debajo de la piel del dorso del ganado, los huéspedes se debilitan y los pellejos pierden su valor para cuero; *Oestrus ovis,* en el cordero, ponen las larvas vivas cerca de la nariz, y en su fase larvaria viven en la región nasal; *Cuterebra,* debajo de la piel de los roedores.

Hipobóscidos (Hippoboscidae). Cuerpo plano, semejante a un piojo; alados o ápteros; abdomen elástico, dilatado; depositan las pupas en los huéspedes; ectoparásitos, chupan la sangre. *Melophagus ovinus,* mosca de los carneros, 6 mm de longitud, en los corderos domésticos, dañino; *Lynchia,* en los palomos domésticos; *Ornithoica,* en las aves salvajes.

Bráulidos (Braulidae). Piojos de las abejas. *Braula coeca,* diminuta, sin alas, en las reinas y zánganos de las abejas.

Orden 20. Sifonápteros (Siphonaptera). Pulgas. Cuerpo comprimido lateralmente, resistente; ápteros; aparato bucal perforador-chupador; antenas cortas, en surcos; ojos simples o sin ellos; patas largas, adaptadas al salto, coxas ensanchadas, tarsos de cinco artejos; ponen los huevos en el hábitat del huésped o encima del mismo; larvas diminutas, sin patas, se alimentan de restos orgánicos; pupas en capullos; los adultos periódicamente ectoparásitos y chupadores de la sangre de las aves y los mamíferos, evitan la luz y buscan el calor; metamorfosis completa; 7 familias, 1100 especies; Oligoceno a Reciente. *Pulex irritans,* pulga del hombre, también en las ratas, etc.; *Ctenocephalides canis,* pulga del perro, y *C. felis,* pulga del gato (fig. 25-42), ambas en el perro, en el gato y en el hombre; *Xenopsylla cheopis,* pulga de las ratas, en la India, transmite *Pasteurella pestis,* que produce la peste bubónica; también transmite el tifus de las ratas en los Estados del Sur de los Estados Unidos; *Ceratophyllus,* varias especies en las aves salvajes y en los mamíferos; *Echidnophaga gallinacea,* la pulga de las gallinas a menudo dañina; *Tunga (Dermatophilus) penetrans,* la nigua, en los pies del hombre y de los mamíferos, las hembras penetran en la piel y el abdomen se dilata hasta el tamaño de un pequeño guisante; *Hystricopsylla gigas,* la mayor pulga, 5 mm de longitud, en algunos roedores de California.

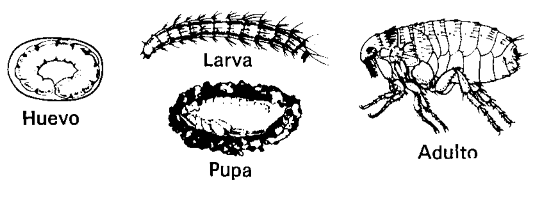


Fig. 25-42 Orden SIFONÁPTEROS. Pulga del gato *(Ctenocephalides felis),* **2,5 m de longitud.** *(Según W. B. Herms.)*

Orden 21. Coleópteros (Coleoptera). Escarabajos, gorgojos, etc. Diminutos o grandes, cutícula dura; aparato bucal masticador, en algunos en forma de hocico; alas anteriores (élitros) gruesos, coriáceos, sin venas, se juntan a lo largo de la línea dorsal media; alas posteriores membranosas, pocas venas, durante el reposo se pliegan hacia adelante, debajo de las alas anteriores; algunos ápteros; anteras de ordinario con once artejos; protórax grande, móvil; meso y metatórax unidos al abdomen; larvas vermiformes, usualmente con tres pares de patas; pupas raramente en capullos; metamorfosis completas; 184 familias, más de 280 000 especies; fines del Pérmico a Reciente (fig. 25-43).

Suborden 1. Adéfagos (Adephaga). Primer segmento abdominal completamente dividido en 2 o 3 partes por las coxas posteriores; larvas con patas de 5 segmentos y 2 uñas.

Cicindélidos (Cicindelidae). Cicindelas. Adultos con patas largas y colores brillantes, corren activamente en lugares abiertos, vuelan rápidamente; las larvas en profundas galerías, cazan insectos en la superficie. *Cicindela,* en los lugares arenosos; *Omus,* negros, sin alas, nocturnos.

Carábidos (Carabidae). Cárabos. Generalmente negros, de patas largas, terrestres; tarsos de 5 artejos; adultos y larvas generalmente carnívoros; algunos minan, otros son ciegos y viven en cavernas, y otros emiten un gas maloliente si se les molesta. *Calosoma,* grande, se alimenta de orugas y otras larvas de insecto.

Ditíscidos (Dytiscidae). Escarabajos buceadores. Hasta 37 mm de longitud; ovales, lisos, brillantes; patas posteriores planas, bordeadas de pelos, que sirven de remos para nadar; almacenan aire debajo de los élitros cuando bucean; adultos
se alimentan
Dytiscus.

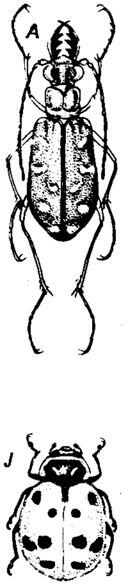


Fig. 2
longitu
D. Est
necróf
5-12 m
(Derm
N. Lar
(Chrys
ninus)

Girínidos (G
queños, ovales
talmente; pa
superficie del
Gyrinus.

Suborden 2.
mento abdom
con 4 artejos

Estafilínidos
trechos; élitr
nas simples y
segmentos; se
predadores. *C*
vas de las m
se parece a la

teurella pestis, que
nbién transmite el
os del Sur de los
varias especies en
ieros; *Echidnopha-*
linas a menudo da-
enetrans, la nigua,
namíferos, las hem-
abdomen se dilata
› guisante; *Hystri-*
5 mm de longitud,
ıia.

?optera). Escaraba-
› grandes, cutícula
, en algunos en for-
élitros) gruesos, co-
o largo de la línea
ıembranosas, pocas
gan hacia adelante,
lgunos ápteros; an-
:jos; protórax gran-
nidos al abdomen;
con tres pares de
ıllos; metamorfosis
e 280 000 especies;
ig. 25-43).

›haga). Primer seg-
ente dividido en 2
teriores; larvas con
ias.

ı. Cicindelas. Adul-
:s brillantes, corren
·tos, vuelan rápida-
ıdas galerías, cazan
ıdela, en los lugares
alas, nocturnos.

abos. Generalmente
tres; tarsos de 5 ar-
ılmente carnívoros;
:gos y viven en ca-
maloliente si se les
se alimenta de oru-

scarabajos buceado-
l; ovales, lisos, bri-
anas, bordeadas de
·s para nadar; al-
élitros cuando bu-

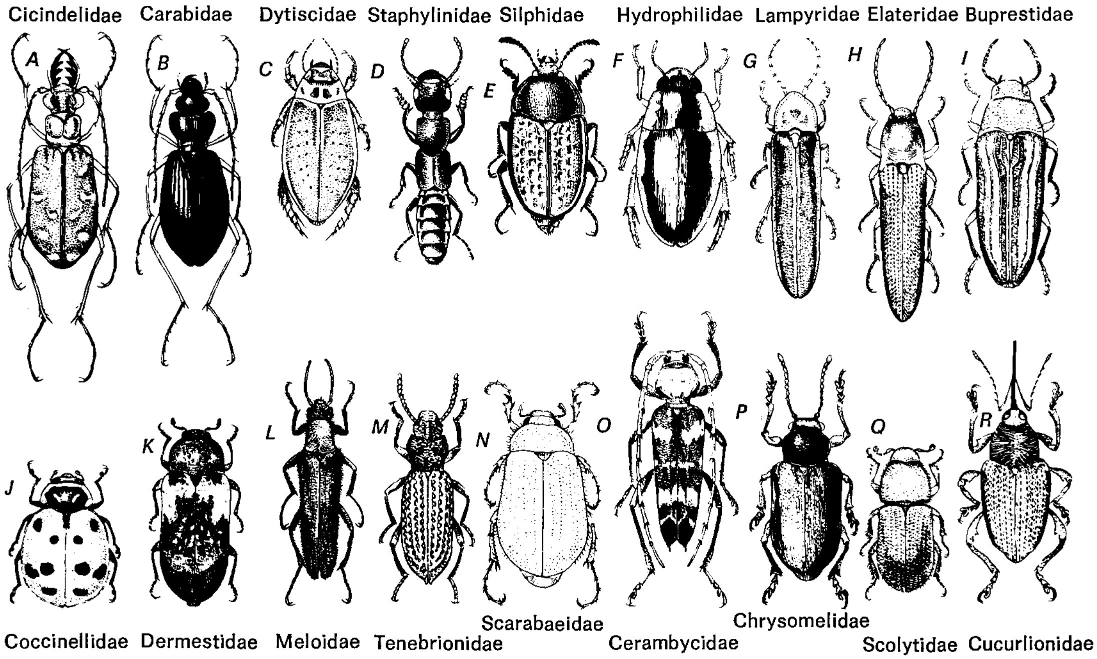


Fig. 25-43 Orden COLEÓPTEROS. Escarabajos. No a escala. *A.* Cicindela *(Cicindela),* 14-16 mm de longitud *B.* Cárabo *(Pterostichus),* 8-17 mm. *C.* Escarabajo de agua depredador *(Rhantus),* 10-12 mm. *D.* Estafilínido *(Staphylinus),* 12-15 mm. *E.* Necróforo *(Silpha),* 11-18 mm. *F.* Escarabajo de agua necrófago *(Tropisternus),* 8-11 mm. *G.* Luciérnaga *(Photinus),* 6-14 mm. *H.* Elatérido *(Limonius),* 5-12 mm. *I.* Bupréstido *(Buprestis),* 14-19 mm. *J.* Mariquita *(Hippodamia),* 6-8 mm. *K.* Derméstido *(Dermestes),* 6-7 mm. *L.* Carraleja *(Epicauta),* 7-14 mm. *M.* Tenebrio *(Nyctoporis),* 11-15 mm. *N.* Lamelicornio *(Phyllophaga),* 13-24 mm. *O.* Longicornio *(Megacyllene),* 13-23 mm. *P.* Crisomela *(Chrysochus),* 9-11 mm. *Q.* Escarabajo de la corteza *(Dendroctonus),* 5-8 mm. *R.* Gorgojo *(Balaninus),* 5-9 mm. *(Dibujados por Frieda L. Abernathy.)*

cean; adultos y larvas acuáticos y depredadores; se alimentan de larvas digeridas exteriormente. *Dytiscus.*

GIRÍNIDOS (GYRINIDAE). Escribanos de agua. Pequeños, ovales, lustrosos, ojos divididos horizontalmente; patinan con mucha rapidez por la superficie del agua; gregarios; depredadores. *Gyrinus.*

Suborden 2. Polífagos (Polyphaga). Primer segmento abdominal completo; patas de las larvas con 4 artejos y 1 uña; algunos sin patas.

ESTAFILÍNIDOS (STAPHYLINIDAE). Alargados y estrechos; élitros cortos, alas posteriores con venas simples y rectas; abdomen debajo, con 7 o 8 segmentos; se alimentan de carroña o son depredadores. *Creophilus,* se alimenta de las larvas de las moscas de la carroña; *Myrmedonia,* se parece a las hormigas y vive en los nidos de hormigas; *Termitomimus,* en los nidos de termes, ovovivíparo.

SÍLFIDOS (SILPHIDAE). Necróforos. Diminutos, hasta 37 mm de longitud; caracteres como los anteriores, pero el abdomen con 6 segmentos ventrales visibles; muchos son aplanados; comen carroña, hongos o substancias en descomposición. *Necrophorus,* escarabajo enterrador, entierra pequeños animales para que se alimenten su larvas; *Silpha,* algunos se alimentan de plantas agrícolas.

HIDROFÍLIDOS (HYDROPHILIDAE). Se parecen a los DITÍSCIDOS; negros, una quilla longitudinal debajo del cuerpo; antenas más cortas que los palpos, con una maza vellosa que rompe la superficie para obtener aire; comen substancias en descomposición, en el agua o en los lugares húmedos. *Hydrous triangularis,* hasta 27 mm de longitud.

COCCINÉLIDOS (COCCINELLIDAE). Mariquitas. Muchos de 3 a 6 mm de longitud, redondeados, convexos, los élitros cubren el abdomen; de colores brillantes, manchados; cabeza dirigida hacia abajo, en una escotadura de protórax; todos los tarsos de 3 artejos; larvas blandas, espinosas; tanto las larvas como los adultos son beneficiosos pues se alimentan de pulgones y cochinillas. *Coccinella* e *Hippodamia,* depredadores; *Epilachna varivestis,* mexicano, come judías y otras plantas agrícolas, dañino.

DERMÉSTIDOS (DERMESTIDAE). Pequeños, oscuros, velludos; todos los tarsos de 5 artejos; tanto los adultos como las larvas son destructores, comen pieles, lanas, carne y cueros. *Anthrenus scrophulariae,* escarabajo de las alfombras, 3 mm de longitud, muy dañino.

LAMPÍRIDOS (LAMPYRIDAE). Luciérnagas o gusanos de luz. Hasta 12 mm de longitud, bordes del cuerpo paralelos; protórax semicircular, cubriendo la cabeza, dirigida hacia abajo; todos los tarsos de 5 artejos; nocturnos; con órganos productores de luz en el abdomen. *Lampyris, Photinus.*

ANÓBIDOS (ANOBIIDAE). Carcomas. Longitud 3 a 8 mm; cilíndricos o globulosos, oscuros; todos los tarsos con 5 artejos. *Stegobium paniceum,* daña los materiales vegetales almacenados y las tapicerías; *Xestobium rufovillosum,* el «reloj de la muerte», la larva mina en la madera, los adultos dan golpes con la cabeza.

BUPRÉSTIDOS (BUPRESTIDAE). Carcomas metálicas. Cuerpo de brillo metálico; antenas aserradas; todos los tarsos de 5 artejos; las larvas con el protórax extendido y aplanado, cabeza diminuta. *Chrysobothris femorata,* minador del manzano, de cabeza, las larvas se alimentan debajo de la corteza.

ELATÉRIDOS (ELATERIDAE). Escarabajos «de resorte». Adultos duros, estrechos; pueden saltar cuando se les coloca sobre el dorso, al soltar el extremo de una quilla ventral; todos los tarsos con 5 artejos, las larvas, «gusanos de alambre», tienen una cutícula muy resistente, algunas son perjudiciales para las semillas y raíces de las plantas. *Alaus,* hasta 45 mm de longitud; *Melanotus.*

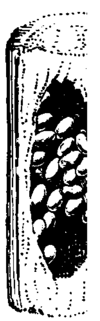
TENEBRIÓNIDOS (TENEBRIONIDAE). Tenebrios. Algunos se parecen a los CARÁBIDOS, pero los tarsos posteriores tienen 4 artejos; forma del cuerpo variada. *Tenebrio molitor,* tenebrio de la harina o escarabajo molinero, las larvas (gusanos de la harina) dañan a los cereales almacenados, se emplean para alimentar a las aves de jaula; *Tribolium confusum,* larvas en la harina, etc.

MELOIDOS (MELOIDAE). Carralejas y cantáridas. Longitud 7 a 30 mm; protórax estrecho, de aspecto de cuello; tarsos posteriores de 4 artejos; algunos sin alas posteriores, otros con hipermetamorfosis (fases larvarias supernumerarias y prepupa); los adultos se alimentan de follaje y flores. *Epicauta,* los adultos perjudican a las plantas agrícolas; *Lytta,* las larvas se comen los huevos de los saltamontes y *L. vesicatoria,* cantárida oficinal, produce la cantaridina empleada en cataplasmas; *Meloe,* escarabajo aceitero o carraleja, *Sitaris,* las larvas en los nidos de las abejas solitarias.

LUCÁNIDOS (LUCANIDAE). Mandíbulas a menudo enormes en los machos; tibias anteriores ensanchadas para cavar en el suelo; antenas flojamente mazudas y acodadas; abdomen con 5 segmentos visibles; las larvas en las raíces o en la madera, debajo del suelo, algunas viven cuatro o más años. *Lucanus cervus,* ciervo volante.

ESCARABEIDOS (SCARABEIDAE). Escarabajos lamelicornios. Pequeños o grandes; cuerpo ancho, alto, convexo; patas espinosas; antenas ovales, en maza o acodadas, con tres a siete láminas; abdomen con 6 segmentos visibles; nocturnos. *Phyllophaga,* las larvas, o «gusanos blancos», en las raíces de las hierbas, etc., adultos en el follaje; *Popillia japonica,* destructor, introducido en los Estados del Este de los Estados Unidos. *Macrodactylus,* los adultos comen hojas de los árboles y arbustos cultivados; *Scarabaeus sacer,* escarabajo pelotero, escarabajo sagrado de los antiguos egipcios, los adultos hacen pelotas de estiércol para alimentar las larvas.

CRISOMÉLIDOS (CHRYSOMELIDAE). Crisomelas. Hasta 12 mm de longitud; colores brillantes, a menudo metálicos; todos los tarsos de 4 artejos patentes; los adultos comen hojas; las larvas frecuentemente en el suelo, se alimentan de raíces; muchos son destructores. *Leptinotarsa decemlineata,* dorífora del Colorado, ampliamente



Huevos en

Fig. 25
longitu

distribuido. *Di*
obtienen oxíge
y perforando

CERAMBÍCIDOS
gicornios. Ala
frecuentemente
nudo más larg
de 4 artejos a
o corteza blar
nen la cabeza
dera sólida, p
candida, sape
tes carpintero.

CURCULIÓNIDOS
queños, hasta
perficie rugosa
con la cabeza
los fémures
muertos cuand
viven en el in
o raíces; much
tas cultivadas.
la cápsula del
gojo del trigo;
falfa.

ESCOLÍTIDOS
cilíndricos; a
larvas se alim
truyendo unos
gulosus, barre
varios árboles
ras; *Xyleboru*

\E). Tenebrios. Al-
ıIDOS, pero los tar-
s; forma del cuer-
tenebrio de la hari-
larvas (gusanos de
es almacenados, se
aves de jaula; *Tri-*
a harina, etc.

lejas y cantáridas.
ax estrecho, de as-
iores de 4 artejos;
otros con hiperme-
ernumerarias y pre-
an de follaje y flo-
judican a las plan-
s se comen los hue-
esicatoria, cantárida
ıa empleada en ca-
) aceitero o carra-
nidos de las abejas

ıdíbulas a menudo
ıs anteriores ensan-
; antenas flojamen-
domen con 5 seg-
ı las raíces o en la
gunas viven cuatro
ciervo volante.

. Escarabajos lame-
es; cuerpo ancho,
as; antenas ovales,
es a siete láminas;
visibles; nocturnos.
ısanos blancos», en
., adultos en el fo-
ructor, introducido
os Estados Unidos.
omen hojas de los
; *Scarabaeus sacer,*
o sagrado de los an-
acen pelotas de es-
rvas.

DAE). Crisomelas.
colores brillantes, a
tarsos de 4 artejos
ı hojas; las larvas
e alimentan de raí-
s. *Leptinotarsa de-*
orado, ampliamente

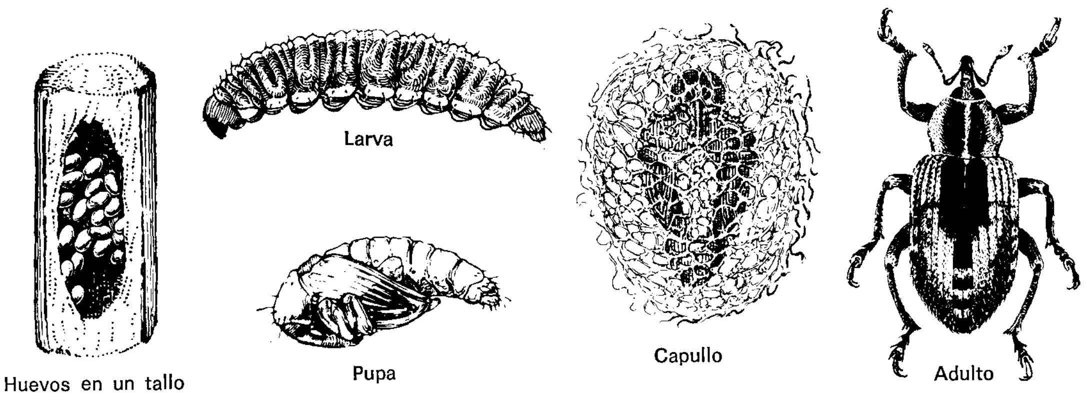


Fig. 25-44 Orden COLEÓPTEROS. El gorgojo de la alfalfa *(Hypera postica);* **Adulto, 3 a 5 mm de longitud.** *(Según el U.S. Bur. Entomology. Circ.* 137.)

distribuido. *Diabrotica; Donacia,* larva acuática, obtienen oxígeno picando a las plantas acuáticas y perforando las cámaras de aire de los tallos.

CERAMBÍCIDOS (CERAMBYCIDAE). Escarabajos longicornios. Alargados, hasta 75 mm de longitud; frecuentemente colores brillantes; antenas a menudo más largas que el cuerpo; todos los tarsos de 4 artejos aparentes; los adultos comen follaje o corteza blanda de los árboles; las larvas tienen la cabeza redondeada y minan en la madera sólida, pero generalmente muerta. *Saperda candida,* saperda del manzano; *Ergates,* ergates carpintero.

CURCULIÓNIDOS (CURCULIONIDAE). Gorgojos. Pequeños, hasta 50 mm; duros, a menudo de superficie rugosa; antenas de ordinario acodadas; con la cabeza prolongada en un pico; a menudo los fémures hinchados; los adultos se fingen muertos cuando se les molesta; larvas sin patas, viven en el interior de las semillas, frutos, tallos o raíces; muchos muy destructores para las plantas cultivadas. *Anthonomus grandis,* gorgojo de la cápsula del algodón; *Sitophilus granarius,* gorgojo del trigo; *Hypera postica,* gorgojo de la alfalfa.

ESCOLÍTIDOS (SCOLYTIDAE). Barrenillos. Cortos, cilíndricos; antenas mazudas; los adultos y las larvas se alimentan debajo de la corteza, construyendo unos conductos ramificados. *Scolytus rugulosus,* barrenillo pequeño de los frutales, en varios árboles; *Dendroctonus,* en varias coníferas; *Xyleborus,* cultiva hongos para alimentarse.

Orden 22. Estrepsípteros (Strepsiptera). Estílopes. Diminutos; metatórax ensanchado; aparato bucal masticador, pero poco desarrollado o sin él; machos con las alas posteriores en abanico, pero las anteriores reducidas a unos halterios mazudos; móviles, viven uno o dos días; las hembras con aspecto de larva, sin antenas, ojos, alas y patas; la cabeza y el tórax fusionados; hembras y larvas permanentemente parásitas en la cavidad del cuerpo de las abejas, avispas y Homópteros, etc.; se nutren del huésped y modifican la estructura de éste; hipermetamorfosis; 8 familias, 300 especies; Oligoceno a Reciente (fig. 26-45). *Stylops,* en las abejas *(Andrena); Xenos,* en las avispas *(Polistes).*

Orden 23. Himenópteros (Hymenoptera). Avispas, hormigas, abejas, etc. Aparato bucal masticador o masticador-lamedor; cuatro alas (o ninguna), pequeñas, membranosas, con pocas venas, unidas durante el vuelo; hembras con oviscapto en forma

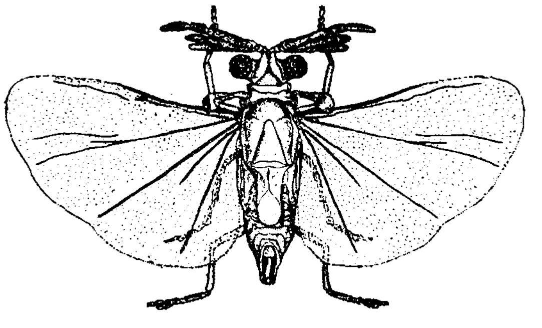


Fig. 25-45 Orden ESTREPSÍPTEROS. *Stylops,* macho, 2 mm de longitud. *(Según Bohart,* 1941).

CATOLICA DE

de sierra, taladro o aguijón; las larvas con aspecto de oruga o sin patas; pupas comúnmente en capullos; metamorfosis completa; la mayor parte de las especies solitarias, pero algunas sociales en colonias, otras parásitas en la fase larvaria; 109 familias, 105 000 especies; Jurásico a Reciente (figura 25-46).

Suborden 1. Sínfitos (Symphyta) o *Calastrogastros (Chalastrogastra).* Abdomen anchamente unido al tórax; larvas parecidas a orugas, con patas, se alimentan de plantas.

SIRÍCIDOS (SIRICIDAE). Sírices. Cuerpo de bordes paralelos; abdomen con una espina en el extremo; las hembras con un oviscapto saliente para taladrar; larvas en la madera de los árboles o arbustos. *Sirex; Tremex,* hasta 50 mm de longitud.

TENTREDÍNIDOS (TENTHREDINIDAE). Moscas portasierra o moscas de sierra. Cuerpo robusto; hembras con el oviscapto escondido y en forma de sierra; partenogénesis común; las larvas comen follaje o taladran en los tallos, etc. *Cimbex americanus,* mosca de sierra americana, anchura de las alas 50 mm; *Caliroa cerasi,* babosita del cerezo, la larva se come la epidermis de las hojas de los árboles.

Suborden 2. Apócritos (Apocrita) o *Clistogastros (Clistogastra).* Base del abdomen en la forma de

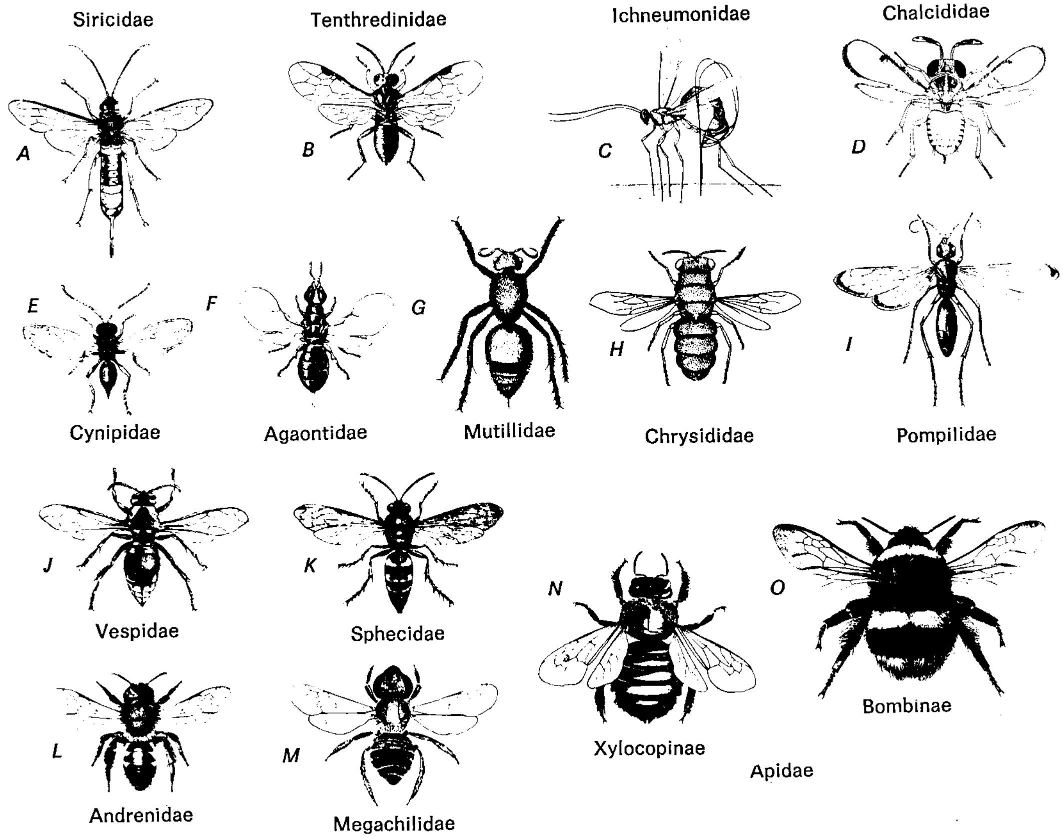


Fig. 25-46 Orden HIMENÓPTEROS. *A.* Sírice *(Urocerus* o *Sirex),* 30 mm. *B.* Mosca de sierra *(Endelomyia),* 15 mm. *C.* Icneumónido *(Megarhyssa),* hasta 38 mm. *D.* Avispa calcídida *(Aphytis),* 0,8 mm. *E.* Avispa productora de agallas en los rosales *(Rhodites),* 3 mm. *F.* Avispa del higo *(Blastophaga psenes),* 2,5 mm. *G.* Hormiga aterciopelada *(Sphaerophthalma),* 12 mm. *H.* Avispa cuclillo *(Parnopes),* 6 a 12 mm. *I.* Avispa de las arañas *(Pepsis),* 20 a 40 mm. *J.* Avispa colonial *(Vespula maculata),* 12 a 19 mm. *K.* Avispa alfarera *(Sphecius),* 12 a 20 mm. *L.* Abeja minadora *(Andrena),* 6 a 18 mm. *M.* Abeja cortadora de hojas *(Megachile),* 12 mm. *N.* Abeja carpintera *(Xylocopa),* 12 a 20 mm. *O.* Abejorro *(Bombus),* 10 a 20 mm. *(Según varios autores.)*

---

una estrecha ci
patas.

ICNEUMÓNIDOS
mónidas. Longi
largo (hasta 15
sitas de orugas
en el huésped.

BRACÓNIDOS (B
Generalmente r
tumbres pareci
len pupar fuer
gatus, en las l
bus testaceipes,

CALCÍDIDOS (C
Generalmente
nas de las alas
semillas o en l
en otros parásit
milla del trébol
tallos de trigo,
se crían a mill
tra ciertos inse
plo, el barrena
de las cochinill

AGAÓNTIDOS (A
2,5 mm de lon
ápteros; *Blasto*
del higo, hace c
polinizar las hi

CINÍPIDOS (CY
agallas. Pequeñ
primido lateral
tejidos de las p
bles, donde se

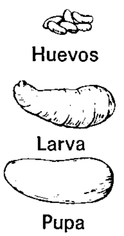


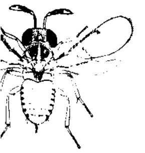
Fig. 25-4
vos, lar
sin alas

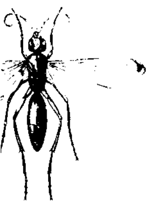
madera de los ár-
nex, hasta 50 mm de

NIDAE). Moscas por-
a. Cuerpo robusto;
condido y en forma
mún; las larvas co-
s tallos, etc. *Cimbex*
americana, anchura
cerasi, babosita del
epidermis de las ho-

rita) o *Clistogastros*
men en la forma de

halcididae





ompilidae

inae

ierra *(En-*
(Aphytis),
igo *(Blas-*
pa cuclillo
(Vespula
Andrena),
Xylocopa),

---

una estrecha cintura, detrás del tórax; larvas sin patas.

ICNEUMÓNIDOS (ICHNEUMONIDAE). Avispas icneumónidas. Longitud de 4 a 38 mm; oviscapto muy largo (hasta 150 mm en *Thalessa*); larvas parásitas de orugas y otros insectos, viven y pupan en el huésped. *Therion; Ephialtes.*

BRACÓNIDOS (BRACONIDAE). Avispas bracónidas. Generalmente menos de 3 mm; de forma y costumbres parecidas a las icneumónidas, pero suelen pupar fuera del huésped. *Apanteles congregatus,* en las larvas de los esfíngidos; *Lysiphlebus testaceipes,* en los pulgones (fig. 25-32).

CALCÍDIDOS (CHALCIDIDAE). Avispas calcídidas. Generalmente diminutos; antenas acodadas; venas de las alas reducidas; algunas larvas en las semillas o en los tallos, otras parásitas, algunas en otros parásitos. *Bruchophagus,* larvas en la semilla del trébol; *Harmolita grandis,* larvas en los tallos de trigo, dañinas; *Trichogramma minutum,* se crían a millones, para soltarlos y luchar contra ciertos insectos perjudiciales como, por ejemplo, el barrenador del maíz. *Aphytis,* parásito de las cochinillas.

AGAÓNTIDOS (AGAONTIDAE). Avispas de los higos. 2,5 mm de longitud; antenas acodadas; machos ápteros; *Blastophaga psenes,* calcídido o avispa del higo, hace cría en los cabrahigos y sirve para polinizar las higueras.

CINÍPIDOS (CYNIPIDAE). Avispas productoras de agallas. Pequeños o diminutos; abdomen comprimido lateralmente; ponen los huevos en los tejidos de las plantas, principalmente en los robles, donde se forman agallas hinchadas alrededor de las larvas en desarrollo; machos raros, partenogénesis común. *Andricus,* en los robles; *Diplolepis,* en las raíces de los rosales.

FORMÍCIDOS (FORMICIDAE). Hormigas. Longitud de 2 a 18 mm; pronoto ensanchado; pedículo abdominal estrecho; polimorfos, con hembras sexuales (reinas), machos y obreras (hembras) ápteras; en algunas especies otras castas secundarias; sociales, en colonias de pocos a 100 000 individuos; la reina pierde las alas después del vuelo nupcial; inicia una colonia, luego sólo pone huevos y se alimenta con líquidos que le suministran las obreras con la boca; la mayor parte de las especies se alimentan de substancias de desecho y son útiles por limpiar de materias muertas; pocos depredadores; muchos comen semillas y a menudo son perjudiciales; algunos crían pulgones y son muy perjudiciales para la agricultura. *Ponera,* primitiva, colonias de pocos individuos; *Eciton,* hormigas legionarias de los trópicos y de los estados del Sur de los Estados Unidos, sin nidos permanentes, marchan en grandes compañías, depredadoras; *Monomorium,* pequeña hormiga negra, nidos en el suelo o en la madera; *Solenopsis germinata,* hormiga de fuego, pica fuertemente, perjudica a las plantas agrícolas; *Pogonomyrmex,* hormiga cosechadora, come semillas y a menudo limpia el suelo, alrededor de la entrada del nido; *Atta,* hormiga parasol, se alimenta de hongos que cultiva sobre restos orgánicos, en galerías subterráneas; *Formica,* construye grandes conos con detritos, sobre el nido; *F. sanguinea,* cría obreras de *F. rufa* que le sirven de esclavas; *Iridomyrmex humilis,* hormiga argentina, una gran peste de las casas y para la agricultura, cultiva y cuida pulgones y cochinillas para obtener sus jugos azucarados como alimento; *Camponotus,* hormiga carpintera,

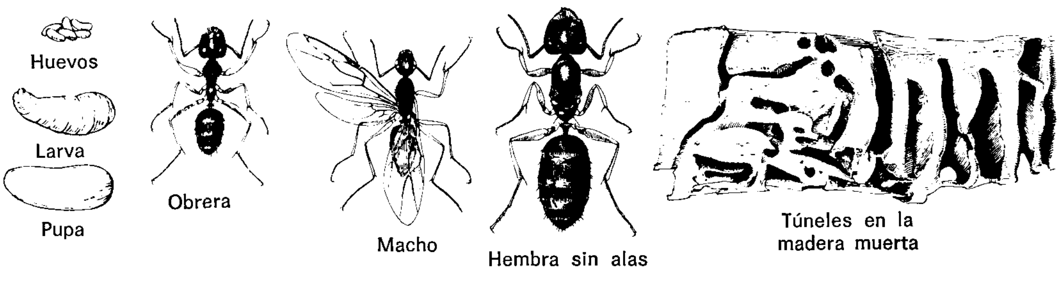


Fig. 25-47 Orden HIMENÓPTEROS: Familia FORMÍCIDOS. Hormiga carpintera *(Camponotus):* huevos, larva, pupa (capullo); obrera 6-10 mm de longitud, macho alado 6-10 mm de longitud, hembra sin alas hasta 15 mm de longitud.

grande, en la madera muerta o en el suelo. Muchos escarabajos y otros insectos habitan en los nidos de las hormigas y entre ellos hay: 1) depredadores; 2) huéspedes indiferentes; 3) huéspedes verdaderos, que son alimentados e incluso criados por las hormigas, y 4) parásitos.

MUTÍLIDOS (MUTILLIDAE). Hormigas aterciopeladas. Cuerpo negro, densamente cubierto de pelos de color; machos alados, hembras ápteras; larvas parásitas en capullos de avispas solitarias y abejas. *Mutilla.*

ESCÓLIDOS (SCOLIIDAE). Avispas cavadoras. Grandes, negros, peludos; larvas parásitas en larvas de escarabeidos. *Scolia.*

CRISÍDIDOS (CHRYSIDIDAE). Avispas cuclillo. Tegumento duro; colores metálicos; abdomen plano por debajo, lo encorvan bajo el cuerpo cuando son atacados; larvas en las celdas de los nidos de las avispas solitarias y abejas. *Chrysis.*

POMPÍLIDOS (POMPILIDAE). Avispas de las arañas. Abdomen no estrechado en la base; con el aguijón paralizan a las arañas; hacen el nido en el suelo. *Pepsis,* grandes, azules o negras, algunas con alas de color naranja.

VÉSPIDOS (VESPIDAE). Sociales y solitarias. Pican fuertemente; las hembras jóvenes hibernan y cada una de ellas inicia una colonia que dura una estación; nido de papel (madera masticada) con panales horizontales con celdas para contener las larvas; numerosas hembras pequeñas u obreras; los machos aparecen a fines de verano a partir de huevos no fecundados; los adultos se alimentan de néctar y jugos azucarados de pulgones o de frutos; individuos jóvenes carnívoros. *Polistes,* nido plano y abierto por debajo, una hembra; *Vespa diabolica,* anida en el suelo o encima del mismo, panales dentro de paredes de papel; *Vespula maculata,* 12 a 19 mm de longitud, nidos grandes, cerrados, en árboles. *Eumenes,* avispas alfareras, solitarias, construyen nidos de barro o en los tallos de las plantas, cada uno provisto de una presa paralizada pero no muerta, destinada a alimentar a la larva.

ESFÉCIDOS (SPHECIDAE). Algunos con una cintura muy fina; otros con el cuerpo rechoncho. *Sphex, Sceliphron,* avispas alfareras, cintura muy fina, abdomen delgado, largo, ensanchado en el extremo, construyen nidos en el suelo o celdas de barro aprovisionadas con una presa paralizada para alimento de las larvas; *Bembix,* semejante a una abeja, viven en nidos separados pero muy juntos; las larvas en celdas abiertas, alimentadas diariamente por los adultos.

ANDRÉNIDOS (ANDRENIDAE). Abejas minadoras. Cada hembra prepara un nido, pone los huevos y alimenta con néctar y polen a las larvas; nidos próximos entre sí. *Andrena.*

MEGAQUÍLIDOS (MEGACHILIDAE). Abejas cortadoras de hojas. Abejas constructoras. Parecidas a las abejas melíferas, cabeza ancha, lengua larga, mandíbulas cortantes; nidos en los tallos de las plantas, la madera o el suelo y provistos de néctar y polen. *Megachile,* abeja cortadora de hojas; nidos tapizados de discos de hojas cortadas; *Anthidium,* abeja constructora; nidos de barro, celdas tapizadas de pelos vegetales, etc.

HALÍCTIDOS (HALICTIDAE). Pequeños, desde coloración oscura hasta verde pardusco o metálico; construyen el nido en galerías excavadas en el suelo, a menudo en colonias, generalmente en áreas de escasa vegetación; los miembros de la puesta comparten el camino de salida al exterior; hay nidos de almacenamiento de polen y néctar. *Halictus.*

ABEJAS (APIDAE). Los dos primeros segmentos de los palpos labiales son alargados y aplanados; lengua larga y delgada. Las abejas melíferas tienen los ojos vellosos; las obreras poseen cestos del polen en las patas posteriores; nativas del Viejo Mundo, probablemente de Asia. *Apis mellifera,* abeja melífera (figs. 25-12 a 25-13); *Xylocopa,* abejas carpinteras, grandes y negras, parecidas a los abejorros pero menos velludas; mandíbulas potentes utilizadas para minar en la madera dura y construir allí sus nidos; *Bombus (Bremus),* abejorros, tamaño mediano a grande, muy vellosos; lengua larga, por lo que son muy útiles para polinizar el trébol y otras plantas agrícolas; las jóvenes reinas invernantes establecen nuevas colonias que duran una estación y que están constituidas por una reina, muchas hembras obreras, y zánganos; colonias en nidos de ratones o galerías pertenecientes a roedores, rodeados de hierba, con celdas de cera para alojar las larvas y celdas abiertas («odres de miel») para almacén de alimento.

La bibliografía enton
mero y variedad de
más de numerosos t
ral, existen otros d
especie, y a las fa
nadas regiones, gra
da aquí una pequeña

Albrecht, F. O. 1953
locust. Londres, A
figs. *Anatomía co*
disección.
Bishopp, F. C. y otr
of Agriculture. Wa
Printing Office. XV
merosas figs. *Esp*
importancia econó
———, **D. M. Delon**
troduction to the
Holt, Rinehart and
Borror, D. J. y **R. E.**
insects of America
ton Mifflin Co. XI
figs.
Brues, C. T., A. L. M
Classification of in
Museum of Compa
V + 917 pp., 1219
milias y subfamili
y los fósiles.
Campbell, F. L. (dir.)
velopment. Chica
Press. XIV + 167 p
Chapman, R. F. 1969.
tion. Nueva York
Company, Inc. XII
Chinery, M. 1980. Gu
España y de Euro
S. A. 402 pp., ilus.
Chu, H. F. 1949. Hov
Dubuque, Iowa, W
pp., 631 figs. *Clav*
munes.
Clark, L. R., P. W. G
1967. The ecology
Metheun & Co., L
DeBach, Paul (dir.).
pests and weeds.
poration. XXIV + 8
Elzinga, R. J. 1977. F
va York, Prentice-
Gilmour, Darcy, 1965
Francisco, W. H. F
Grassé, Piérre-P. y
París, Masson et

n el suelo o celdas
una presa paraliza-
vas; *Bembix*, seme-
iidos separados pero
celdas abiertas, ali-
os adultos.

Abejas minadoras.
do, pone los huevos
n a las larvas; nidos

AE). Abejas cortado-
uctoras. Parecidas a
ancha, lengua larga,
en los tallos de las
y provistos de néc-
cortadora de hojas;
hojas cortadas; *An-*
nidos de barro, cel-
tales, etc.

Pequeños, desde co-
pardusco o metálico;
rías excavadas en el
as, generalmente en
los miembros de la
o de salida al exte-
iamiento de polen y

rimeros segmentos de
rgados y aplanados;
abejas melíferas tie-
breras poseen cestos
teriores; nativas del
e de Asia. *Apis me-*
25-12 a 25-13); *Xy-*
andes y negras, pare-
ienos velludas; man-
para minar en la ma-
sus nidos; *Bombus*
mediano a grande,
por lo que son muy
l y otras plantas agrí-
ivernantes establecen
una estación y que
ina, muchas hembras
as en nidos de rato-
a roedores, rodeados
cera para alojar las
dres de miel») para

Bibliografía

La bibliografía entomológica comprende un gran número y variedad de libros, artículos y revistas. Además de numerosos trabajos sobre entomología general, existen otros dedicados a un orden, familia o especie, y a las faunas entomológicas de determinadas regiones, grandes o entomológicas. Sólo se da aquí una pequeña selección.

Albrecht, F. O. 1953. The anatomy of the migratory locust. Londres, Athlone Press. XVI + 118 pp., 141 figs. *Anatomía completa e instrucciones para la disección.*

Bishopp, F. C. y otros. 1952. Insects: The Yearbook of Agriculture. Washington, D. C., U.S. Government Printing Office. XVIII + 780 pp., 72 láms. color, numerosas figs. *Especies perjudiciales y útiles de importancia económica; popular.*

———, **D. M. Delong** y **C. A. Triplehorn.** 1976. An introduction to the study of insects. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston, Inc. XIII + 852 pp., ilus.

Borror, D. J. y **R. E. White.** 1970. A field guide to the insects of America north of Mexico. Boston, Houghton Mifflin Co. XI + 404 pp., 16 láms., numerosas figs.

Brues, C. T., A. L. Melander y **F. M. Carpenter.** 1954. Classification of insects. Ed. rev. Cambridge, Mass. *Museum of Comparative Zoology Bulletin,* vol. 108, V + 917 pp., 1219 figs. *Extensas claves para las familias y subfamilias; incluye las fases inmaturas y los fósiles.*

Campbell, F. L. (dir.). 1959. Physiology of insect development. Chicago, The University of Chicago Press. XIV + 167 pp., ilus.

Chapman, R. F. 1969. The insects: structure and function. Nueva York, American Elsevier Publishing Company, Inc. XII + 819 pp., 509 figs.

Chinery, M. 1980. Guía de Campo de los Insectos de España y de Europa. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. 402 pp., ilus.

Chu, H. F. 1949. How to know the immature insects. Dubuque, Iowa, W. C. Brown Co. Publishers, 234 pp., 631 figs. *Claves ilustradas para los tipos comunes.*

Clark, L. R., P. W. Geier, R. D. Hughes y **R. F. Morris.** 1967. The ecology of insect populations. Londres, Metheun & Co., Ltd. XIII + 232 pp., 43 figs.

DeBach, Paul (dir.). 1964. Biological control of insect pests and weeds. Nueva York, Reinhold Book Corporation. XXIV + 844 pp., 123 figs.

Elzinga, R. J. 1977. Fundamentals of entomology. Nueva York, Prentice-Hall, Inc. 320 pp., ilus.

Gilmour, Darcy, 1965. The metabolism of insects. San Francisco, W. H. Freeman and Co. 195 pp., 32 ilus.

Grassé, Piérre-P. y otros. 1949. Traité de zoologie. París, Masson et Cie. Insects, vol. 9, 1117 pp., 752 figs.; vol. 10 (2 pts.), 1948 pp., 1648 figs. *Exposición completa, pero sin claves de identificación.*

Herms, W. B. 1969. Medical entomology. 6.ª ed. Rev. por M. T. James. Nueva York, The Macmillan Co. XI + 484 pp.

Holland, W. J. 1951. The butterfly book. Ed. rev. Garden City, N.Y., Doubleday & Co., Inc. XII + 424 pp., 198 figs. 77 láms. en su mayoría en color. *Guías populares y científicas para la biología y la identificación.*

———. 1968. The moth book; a guide to the moths of North America. Rev. por A. E. Brower. Nueva York, Dover Publications, Inc. XXIV + 479 pp., 48 láms. en color, 262 figs.

Horn, D. J. 1976. Biology of insects. Filadelfia, W. B. Saunders Company. 439 pp., ilus.

Imms, A. D. 1964. A general textbook of entomology. 9.ª ed. rev. por O. W. Richards y R. G. Davies. Londres, Methuen & Co., Ltd. X + 886 páginas, 609 figuras.

Jacobson, M. 1972. Insect sex feromones. Nueva York, Academic Press, Inc. 382 pp.

Jaques, H. E. 1947. How to know the insects. 2.ª ed. Dubuque, Iowa, W. C. Brown Co. Editores. 205 pp., 411 figs. *Claves para las familias comunes.*

Jeannel, R. 1960. Introduction to entomology. Londres, Hutchinson & Co. (Editores) Ltd. 344 pp., láms. en color, 150 figs. Anatomía general y clasificación, biología, paleontología, y distribución geográfica de los insectos; excelente información sobre los fósiles.

Johnson, C. G. 1969. Migration and dispersal of insects by flight. Londres, Methuen & Co., Ltd. XXII + 763 pp., 217 figs.

Kilgore, W. W., y **R. L. Doutt.** 1967. Pest control. Nueva York, Academic Press, Inc. XII + 477 pp. *Métodos químicos, biológicos, físicos y seleccionados para el control de los insectos y vertebrados perjudiciales.*

Klots, A. B., y **E. B. Klots.** 1959. Living insects of the world. Garden City, N.Y., Doubleday & Co., Inc. 304 pp., ilus.

Lanham, Urless. 1964. The insects. Nueva York, Columbia University Press. 240 pp., ilus.

Metcalf, C. L., y **W. P. Flint.** 1962. Destructive and useful insects. 4.ª ed. Rev. por R. L. Metcalf. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. XII + 1099 pp., ilus.

Michener, C. D., y **Mary H. Michener.** 1951. American social insects. Princeton, N.J., D. Van Nostrand Co., Inc. XIV + 267 pp., 109 figs., algunas en color.

Novak, V. J. A. 1975. Hormones. 2.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. 600 pp.

Oldroyd, Harold. 1958. Collecting, preserving and studying insects. Londres, Hutchinson & Co., Ltd. 327 pp., 15 láms., 136 figs.

Patton, R. L. 1963. Introductory insect physiology. Philadelphia, W. B. Saunders Co. VI + 245 pp., ilus.

Tratado general resumido con referencias a literatura reciente.

Pesson, Paul. 1959. The world of insects. Traducido del francés por R. B. Freeman. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. 204 pp., 225 fotos, incl. 52 en color. *Semipopular, gráfico.*

Pimentel, David (dir.). 1975. Insects, science and society. Nueva York, Academic Press, Inc. 284 pp.

Price, Peter W. 1975. Insect ecology. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. 514 pp.

Pringle, J. W. S. 1957. Insect flight. Nueva York, Cambridge University Press. Monographs in Experimental Biology, no. 9. VIII + 132 pp. 52 figs.

Rockstein, Morris (dir.). Physiology of the Insecta. 2.ª ed. Nueva York, Academic Press, Inc. Vol. 1, 1973, 544 pp.; vol. 2, 568 pp.; vol. 3, 517 pp.; vol. 4, 448 pp.; vol. 5, 682 pp.; vol. 6, 548 pp.

Roeder, K. D. (dir.). 1953. Insect physiology. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XIV + 1100 pp., 257 figs. *Estructura, fisiología, comportamiento y desarrollo.*

Romoser, W. S. (dir.). 1973. The science of entomology. Nueva York, The Macmillan Company, 449 pp. ilus.

Snodgrass, R. E. 1952. A textbook of arthropod anatomy. Ithaca, N.Y., Comstock Publishing Associates. VIII + 363 pp., 88 figs.

———. 1956. Anatomy of the honey bee. Ithaca, N.Y., Comstock Publishing Associates. XIV + 334 pp., 107 figs.

Steinhaus, E. A. (dir.). 1963. Insect pathology. Nueva York, Academic Press Inc. Vol. 1, XVII + 661 pp., ilus. Vol. 2, XIV + 689 pp., ilus. *Un estudio a nivel superior, con capítulos redactados por autoridades en la materia.*

Swain, R. B. 1948. The insect guide (to) orders and major families of North American insects. Garden City, N.Y., Doubleday & Co., Inc. XLVI + 261 pp., 454 figs., incl. 330 en color.

Usinger, R. L. (dir.). 1956. Aquatic insects of California, with keys to North American genera and California species. Berkeley, University of California Press. 518 pp., ilus.

von Frisch, Karl. 1967. The dance language and orientation of bees. Traducido por Leigh E. Chadwick. Cambridge, Mass., The Belknap Press. Harvard University Press. XIV + 556 pp. ilus.

Wigglesworth, V. B. 1964. The life of insects. Cleveland, Ohio, The World Publishing Co. XII + 360 pp., 164 figs. (8 en color). *Introducción general a la biología de los insectos, referencias y glosario.*

———. 1972. The principles of insect physiology. 7.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. 827 pp., ilus.

Williams. C. B. 1958. Insect migration. Nueva York, William Collins Sons & Co., Ltd. XIII + 235 pp., 49 figs., 11 láms. color.

Wilson, E. O. 1971. Insect Societies. Cambridge, Harvard University Press.

26

Tipo Eq

Los Equinodermos
piel) constituyen u
ticos y fácilmente
Comprenden las est
teleroideos), los e
deos), los lirios de
bros de mar u ho
más de varias clase
Son animales grand
sito o colonial. Vir
cos y permanecen u
desplazan con lentit
terizan por carecer
leto interno, larvas
fosis, dan lugar a a
celoma subdividido
ra desplazarse y c
tualidad todos los
munes y abundant
con los Cordados
terostomas.

26-1 Característic

1 Simetría de ordi
lateral en las la

ıct pathology. Nueva
l. 1, XVII + 661 pp.,
ıs. *Un estudio a ni-
dactados por autori-*

ıide (to) orders and
ican insects. Garden
Inc. XLVI + 261 pp.,

ic insects of Califor-
can genera and Cali-
versity of California

ı language and orien-
Leigh E. Chadwick.
p Press. Harvard Uni-
lus.
ife of insects. Cleve-
ng Co. XII + 360 pp.,
*łucción general a la
·encias y glosario.*
insect physiology. 7.ª
& Sons, Inc. 827 pp.,

igration. Nueva York,
Ltd. XIII + 235 pp.,

ıties. Cambridge, Har-

26

Tipo Equinodermos

Los EQUINODERMOS (Gr. *echinos,* erizo + *derma,* piel) constituyen uno de los tipos más característicos y fácilmente reconocibles del reino animal. Comprenden las estrellas de mar y las ofiuras (ESTELEROIDEOS), los erizos y dólares de mar (EQUINOIDEOS), los lirios de mar (CRINOIDEOS) y los cohombros de mar u holoturias (HOLOTUROIDEOS), además de varias clases extinguidas (figs. 26-1 y 26-2). Son animales grandes, y ninguno de ellos es parásito o colonial. Virtualmente son de hábitos bénticos y permanecen unidos al fondo del océano o se desplazan con lentitud sobre el substrato. Se caracterizan por carecer de cabeza y poseer un esqueleto interno, larvas simétricas que, por metamorfosis, dan lugar a adultos de simetría radial, y un celoma subdividido internamente que emplean para desplazarse y capturar el alimento. En la actualidad todos los equinodermos son marinos, comunes y abundantes en todos los océanos. Junto con los CORDADOS constituyen los principales deuterostomas.

26-1 Características

1 Simetría de ordinario radial en los adultos, bilateral en las larvas; tres capas germinativas; la mayor parte de los órganos son ciliados; ni la larva ni el adulto presentan segmentación.
2 Superficie del cuerpo formada por cinco áreas radiales simétricas o ambulacros, de los cuales salen los pies ambulacrales y, alternando entre éstos hay cinco interambulacros (interradios).
3 Cuerpo cubierto por una delicada epidermis sobre un endoesqueleto mesodérmico resistente, formado por placas móviles o fijas, calcáreas de ordinario y con una disposición definida; a menudo con espinas (piel correosa y placas generalmente microscópicas en los HOLOTUROIDEOS).
4 Sin cabeza, cuerpo dispuesto sobre un eje oral-aboral.
5 Celoma enterocelo, grande, revestido de peritoneo ciliado y subdividido durante el desarrollo para originar el único sistema vascular acuoso, con los pies ambulacrales para la locomoción, la manipulación del alimento y la respiración; sistema hemal complejo.
6 Respiración por diminutas branquias o pápulas dérmicas que sobresalen en el celoma, por pies ambulacrales y, en las holoturias, por árboles respiratorios cloacales.
7 Sistema nervioso con un anillo circumoral y nervios radiales.

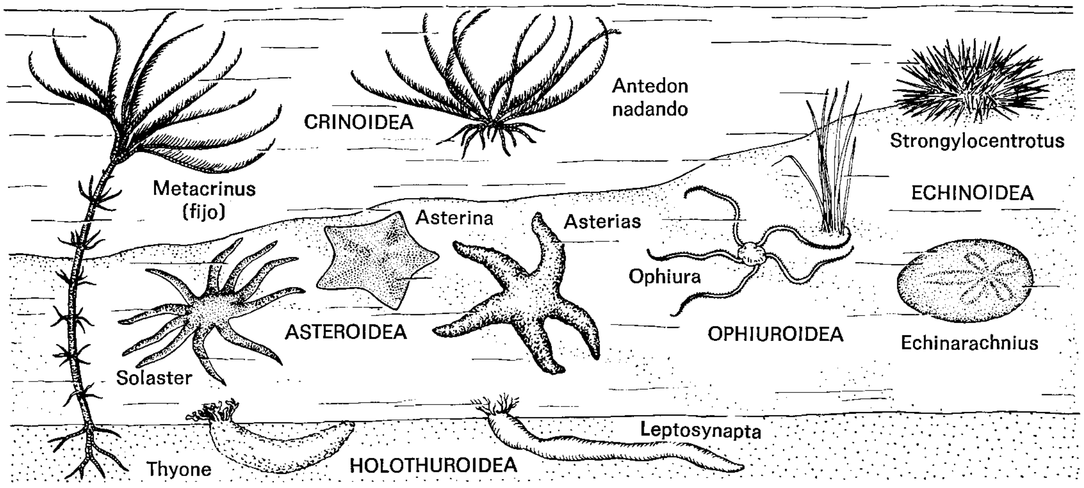


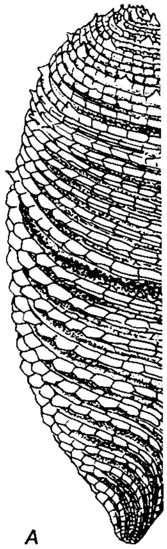
Fig. 26-1 Tipo EQUINODERMOS. Formas representativas tal como viven en el mar; todas reducidas, pero no a la misma escala. Clase CRINOIDEOS: crinoides *(Metacrinus*, fijo; *Antedon*, de vida libre). Subclase ASTEROIDEOS: estrellas de mar comunes *(Asterias, Asterina)*; estrella de mar sol *(Solaster)*. Subclase OFIUROIDEOS: ofiura *(Ophiura)*. Clase EQUINOIDEOS: erizo de mar *(Strongylocentrotus)*, dólar de arena *(Echinarachnius)*. Clase HOLOTUROIDEOS: cohombros de mar *(Thyone, Leptosynapta)*.

8 Sexos separados (las excepciones son raras), iguales externamente; gónadas grandes, con conductos simples; huevos abundantes, de ordinario fecundados en el mar; larvas bilaterales, microscópicas, ciliadas, transparentes y de ordinario nadadoras, con metamorfosis.

26-2 Relaciones y filogenia

Los equinodermos son un antiguo grupo de animales con un abundante registro fósil que se remonta a principios del Cámbrico. No obstante, al igual que en los otros tipos dominantes, tales como los MOLUSCOS y ARTRÓPODOS, los fósiles no indican ni el origen ni las relaciones del tipo. Muchas de las deducciones sobre el origen y las relaciones de este grupo único provienen, por tanto, del estudio de los miembros vivientes, en especial del desarrollo embrionario. Los equinodermos vivientes presentan la embriología típica de los deuterostomas: la segmentación es radial e indeterminada en el óvulo fecundado, la boca surge aparte del blastóporo y el celoma se forma de las bolsas que se producen en el arquénteron (enterocelo). Además, las formas larvarias tienen simetría bilateral y se caracterizan por una serie de bandas complejas ciliadas y una metamorfosis muy desarrollada. El que la larva presente simetría bilateral hace suponer que los equinodermos ancestrales eran también animales con simetría bilateral y que la actual simetría radial está asociada con su modo de vida actual, sedentario o sésil, como en otros grupos sésiles (CNIDARIOS, PORÍFEROS). Los CORDADOS son el único de los tipos principales que comparte todas las características embrionarias deuterostómicas ya mencionadas. Además, los cordados y los equinodermos poseen un esqueleto interno bien desarrollado. Por ello, se ha creído durante mucho tiempo que los equinodermos son los que estaban más estrechamente emparentados con los cordados y que los dos tipos pueden proceder de un antepasado común. Sin embargo, los actuales rasgos anatómicos divergentes de los adultos de los dos grupos y el registro fósil, antiguo y diferente, indican que evolucionaron separadamente durante un gran período de tiempo. No se conocen formas fósiles intermedias.

Existe una considerable controversia sobre qué grupos del tipo son los más primitivos; algunos zoólogos creen que las formas sésiles y fijas tales como los crinoideos vivientes son las más primitivas, mientras que otros consideran más primitivas a las formas de vida libre o a sus antepasados. Entre los equinodermos fósiles más antiguos hay representantes de las dos formas, por lo que el registro fósil no puede dar la solución (fig. 26-2). Al mismo tiempo que los crinoideos se distinguen cla-



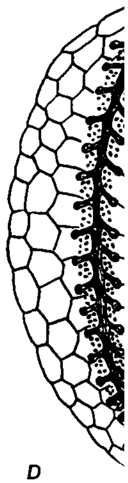
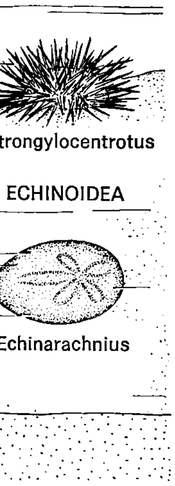


Fig.
DEO
† Le
F. C
Tech



s reducidas,
on, de vida
de mar sol
mar *(Stron-*
mar *(Thyo-*

ancestrales eran tam-
ilateral y que la ac-
ada con su modo de
, como en otros gru-
EROS). Los CORDADOS
cipales que comparte
rionarias deuterostó-
ís, los cordados y los
eleto interno bien de-
reído durante mucho
son los que estaban
dos con los cordados
oceder de un antepa-
s actuales rasgos ana-
lultos de los dos gru-
o y diferente, indican
ente durante un gran
nocen formas fósiles

ntroversia sobre qué
primitivos; algunos
as sésiles y fijas tales
son las más primiti-
ideran más primitivas
a sus antepasados. En-
más antiguos hay re-
ıas, por lo que el re-
olución (fig. 26-2). Al
leos se distinguen cla-

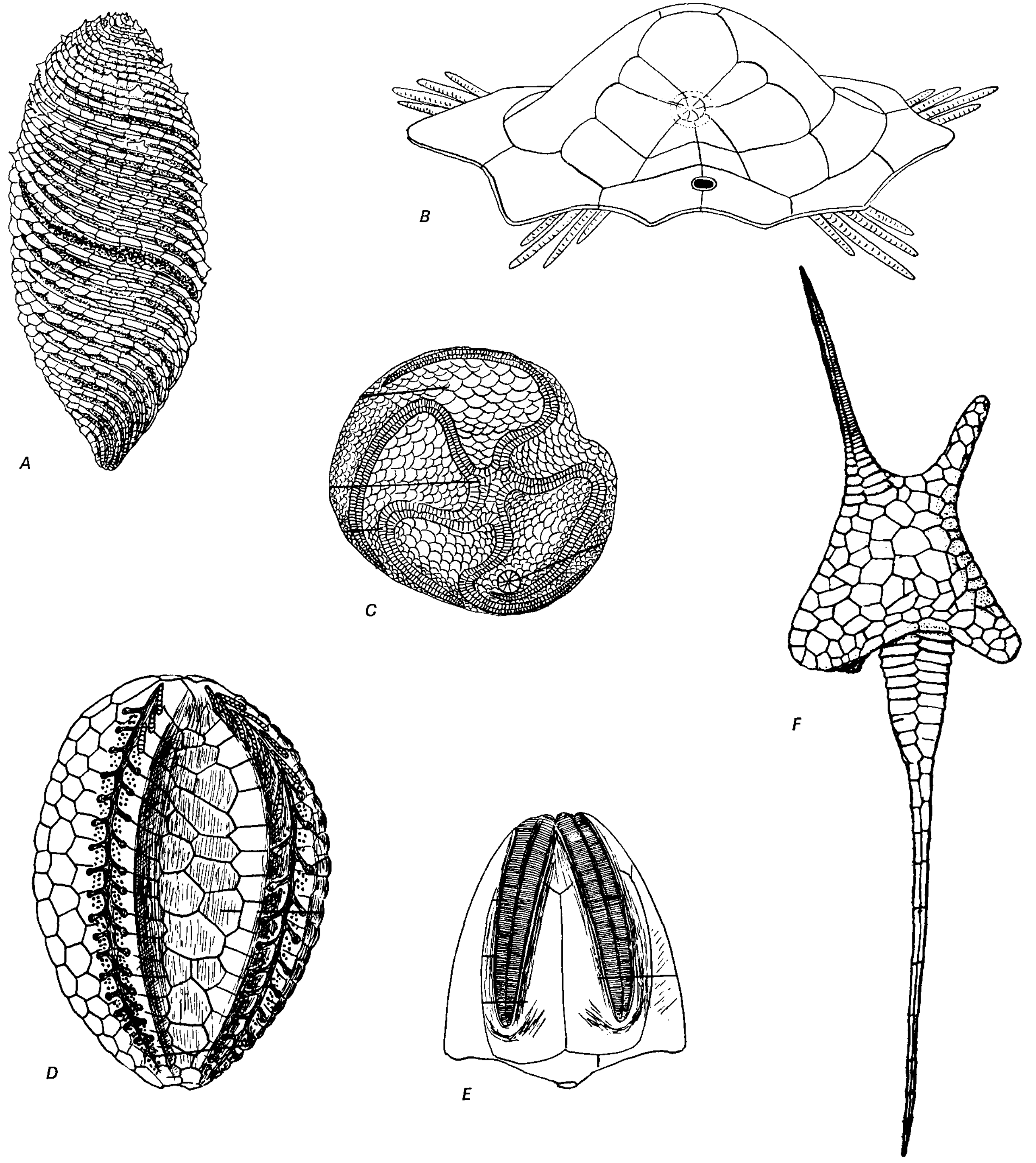


Fig. 26-2 Representantes de seis clases extinguidas de equinodermos. *A.* Clase † HELICOPLACOIDEOS: † *Helicoplacus. B.* Clase † OFIOCISTOIDEOS: † *Volchovia. C.* Clase † EDRIOASTEROIDEOS: † Lepidodiscus. *D.* Clase † CISTOIDEOS: † *Proteroblastus. E.* Clase † BLASTOIDEOS: † *Pentremites. F.* Clase † HOMOSTELOS: † *Dendrocystites. (A, de MacGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology; B-F, según Hyman.)*

ramente de las otras clases vivientes por la estructura del adulto y del embrión. Las relaciones entre las otras clases vivientes están oscurecidas porque las estructuras de los adultos y las de las larvas son contradictorias. Así los adultos de los Asteroideos y los Ofiuroideos se asemejan entre sí más que cualquier otra clase o subclase, pero las formas larvarias son diferentes, siendo la larva de los ofiuroideos parecida a las de los equinoideos. Del mismo modo, los adultos de los Holoturoideos y los Asteroideos son muy diferentes, pero sus larvas presentan una estructura similar. No es posible, por tanto, establecer unas relaciones aceptables entre las clases vivientes. También es de destacar la controversia existente con respecto a la clasificación superior del tipo, debido a las pruebas encontradas sobre las relaciones y a las numerosas formas fósiles.

26-3 Rasgos generales

Los equinodermos son animales únicos y gran parte de las diferencias con respecto a los otros invertebrados radica en las elaboradas divisiones del celoma y en el uso que de él hacen. Los equinodermos son los únicos organismos con simetría radial que poseen un celoma. El celoma de los equinodermos se divide durante el desarrollo en tres partes: 1) un sistema conspicuo de tubos llenos de líquido, el **sistema vascular acuoso** o **acuífero,** que se manifiesta sobre la superficie externa del cuerpo en los **pies ambulacrales** o **podios,** 2) un segundo grupo, poco patente, de tubos internos que contienen tejido, el **sistema perihemático** o **perihemal** y 3) un gran **celoma perivisceral** que rodea los órganos internos. El sistema vascular acuoso es un sistema hidráulico que funciona de diverso modo para la locomoción, la alimentación y la respiración, según la clase de equinodermo. En las formas más comunes, como las estrellas de mar y los erizos de mar, el sistema sirve principalmente para la locomoción (véase pár. 26-5), aunque probablemente existe un cierto intercambio de gas a través de las paredes permeables de los pies ambulacrales. En las ofiuras y crinoideos, los pies ambulacrales carecen de ventosas y no se emplean en la locomoción. En estas formas, los pies ambulacrales sirven para la captura del alimento. Si los crinoideos pueden considerarse los representantes más primitivos del tipo, entonces la función primitiva del sistema vascular acuoso fue, primariamente, la captura del alimento y tal vez, secundariamente, la respiración. Todos los sistemas vascular acuosos tienen un conducto anular en torno a la boca, tubos radiales que salen hacia los pies ambulacrales y un componente axial que va del conducto anular en dirección aboral hasta la **placa madrepórica.** Esta placa permite que entre el líquido en el sistema y compense los cambios de presión y las pérdidas debidas a fracturas de los pies ambulacrales, etc. Dado que todo el sistema funciona hidráulicamente (el líquido está bajo presión), debe mantenerse una presión positiva.

No se comprende bien el sistema perihemal. Los tubos de este sistema son paralelos a los del sistema vascular acuoso, pero existe también un **órgano axial** que parece un engrosamiento del sistema ambulacral. La función de todo el sistema no es clara de ninguna manera. Puede intervenir en el transporte de algunos materiales y también en la producción de amebocitos que defienden al animal de las enfermedades y eliminan los desechos.

Sólo los Cordados y los Equinodermos poseen un esqueleto interno. Éste se forma en la dermis de los equinodermos y está constituido por unidades separadas que se denominan **osículos,** que crecen a medida que el animal crece. En algunas formas, como las estrellas y los erizos de mar, estos osículos presentan proyecciones que atraviesan la dermis y aparecen en la superficie. Normalmente estas espinas parecen desprovistas de cubierta, lo que ha dado origen a la creencia de que son externas y, por tanto, de que estos animales tienen esqueleto externo. No obstante, en todos los casos, una delgada capa de epidermis las cubre, y forman parte del esqueleto interno. Los osículos tienen por función el proporcionar un esqueleto rígido sobre el que los músculos puedan actuar, procurar protección a los sistemas internos y dar la rigidez necesaria que permita a los pies ambulacrales actuar en la locomoción.

Un rasgo poco común para un grupo tan avanzado es el hecho de que los equinodermos carezcan de un sistema nervioso centralizado. Éste está pobremente desarrollado y consta de varios filamentos paralelos al sistema vascular acuoso y unidos normalmente a un nervio anular existente en torno a la zona bucal. No existe cerebro. A pesar de carecer de cerebro y de ganglios en general, los equinodermos pueden, de algún modo, ejercer una coordinación en casos tales como el movimiento, la captura del alimento y el enderezarse cuando están invertidos. Parece que todos los tipos de recepción sensorial —tacto, quimio y fotorreceptora— radican en c
das que se encuen
No suele haber
ni respiratorios (
tienen órganos res
ción es realizada
tos que se hallan
ral. Estos ameboci
globar los material
En la excreción
gano axial. La au
finidos indica tam
nen poca o ning
(pár. 2-11), por l
trata de un grupo
de hecho, son. De
pies ambulacrales
algunas proyeccion
celoma periviscera
micas o **pápulas**
boles respiratorios
difunden en el líq
través del cuerpo
lómico. Al faltar
do, el gran celom
para transportar e
jidos y para elim
el anhídrido carbo
La orientación
la boca y hacia
respectivamente,
aboral. La mayo
orientados con la
to. Los crinoideo
aboral contra el
turias se orientan
Los equinoderm

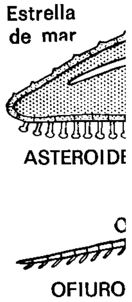


Fig. 26-3
vivientes
digestiv

os los sistemas vas-
ucto anular en torno
salen hacia los pies
te axial que va del
aboral hasta la **pla-**
mite que entre el lí-
los cambios de pre-
fracturas de los pies
todo el sistema fun-
uido está bajo pre-
resión positiva.
stema perihemal. Los
ralelos a los del sis-
xiste también un **ór-**
ngrosamiento del sis-
de todo el sistema
. Puede intervenir en
eriales y también en
que defienden al ani-
liminan los desechos.
QUINODERMOS poseen
forma en la dermis de
stituido por unidades
osículos, que crecen
. En algunas formas,
s de mar, estos osícu-
ue atraviesan la der-
icie. Normalmente es-
as de cubierta, lo que
de que son externas
nimales tienen esque-
todos los casos, una
las cubre, y forman
os osículos tienen por
esqueleto rígido sobre
actuar, procurar pro-
s y dar la rigidez ne-
s ambulacrales actuar

a un grupo tan avan-
equinodermos carez-
centralizado. Éste está
consta de varios fila-
vascular acuoso y uni-
io anular existente en
xiste cerebro. A pesar
anglios en general, los
ún modo, ejercer una
como el movimiento,
el enderezarse cuando
todos los tipos de re-
uimio y fotorrecepto-

ra— radican en células sensoriales no especializadas que se encuentran en la epidermis.

No suele haber órganos excretores, circulatorios ni respiratorios (aunque algunos HOLOTUROIDEOS tienen órganos respiratorios especiales). La excreción es realizada probablemente por los amebocitos que se hallan en el líquido celómico perivisceral. Estos amebocitos poseen la capacidad de englobar los materiales y salir del celoma al exterior. En la excreción puede intervenir también el órgano axial. La ausencia de órganos excretores definidos indica también que los equinodermos tienen poca o ninguna capacidad osmorreguladora (pár. 2-11), por lo que se podría esperar que se trata de un grupo completamente marino, lo que, de hecho, son. De la respiración se encargan los pies ambulacrales del sistema vascular acuoso o algunas proyecciones de fuera o de dentro del gran celoma perivisceral, tales como las **branquias dérmicas** o **pápulas** de las estrellas de mar o los **árboles respiratorios** de las holoturias. Los gases se difunden en el líquido celómico y su transporte a través del cuerpo es realizado por el líquido celómico. Al faltar un sistema circulatorio separado, el gran celoma con su líquido celómico sirve para transportar el alimento y el oxígeno a los tejidos y para eliminar los desechos metabólicos y el anhídrido carbónico.

La orientación es hacia la superficie que lleva la boca y hacia la superficie opuesta. Estas son, respectivamente, la **superficie oral** y la **superficie aboral.** La mayoría de los equinodermos están orientados con la superficie oral contra el substrato. Los crinoideos se orientan con la superficie aboral contra el substrato, mientras que las holoturias se orientan lateralmente (fig. 26-3).

Los equinodermos, con escasas excepciones, tienen los sexos separados. No existen órganos copuladores ni diferencia externa entre los sexos. Los óvulos y espermatozoides son liberados en el agua, donde tiene lugar la fecundación. Para asegurar la fecundación del mayor número de óvulos, la liberación de los gametos por parte de un animal, cualquiera que sea su sexo, estimula a los que se encuentran en la misma zona a hacer lo mismo, efecto que se ve intensificado por la distribución gregaria o agrupada de muchas especies. El óvulo fecundado se desarrolla normalmente dando lugar a una larva nadadora con simetría bilateral (aunque algunos equinodermos incuban a las crías, que emergen como adultos inmaduros). Estas larvas son características (fig. 26-4), con muchos conductos ciliados. Los dos tipos principales son las larvas **pluteus** y **auricularia.** Existe la hipótesis de que ambas se originaron a partir de una forma **dipléurula** ancestral (fig. 26-4). Son las únicas larvas que experimentan tal vez las metamorfosis más complejas, transformándose en adultos con simetría radial (fig. 26-12). Los equinodermos adultos suelen ser sésiles o sedentarios, por lo que estas larvas nadadoras constituyen el principal mecanismo de dispersión.

26-4 Tamaño

La mayoría de los equinodermos son de tamaño moderado. La mayor estrella de mar *(Pycnopodia helianthoides)* alcanza 80 centímetros. El mayor erizo de mar de aguas profundas *(Echinosoma hoplacantha)* tiene una concha de unos 30 cm de diámetro, y las espinas de algunos erizos tropicales *(Diadema)* llegan a los 30 cm. Un cohombro de mar, *Synapta maculata,* llega a tener 2 m de lon-

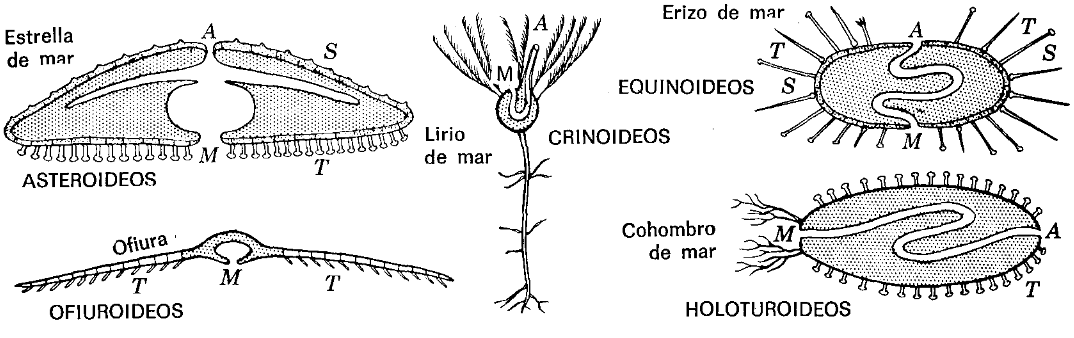


Fig. 26-3 Tipo EQUINODERMOS. Secciones esquemáticas que muestran, en las clases y subclases vivientes, las relaciones de la boca *(B)*, ano *(A)*, pies ambulacrales *(P)* y espinas *(E)*. El tubo digestivo está esbozado.

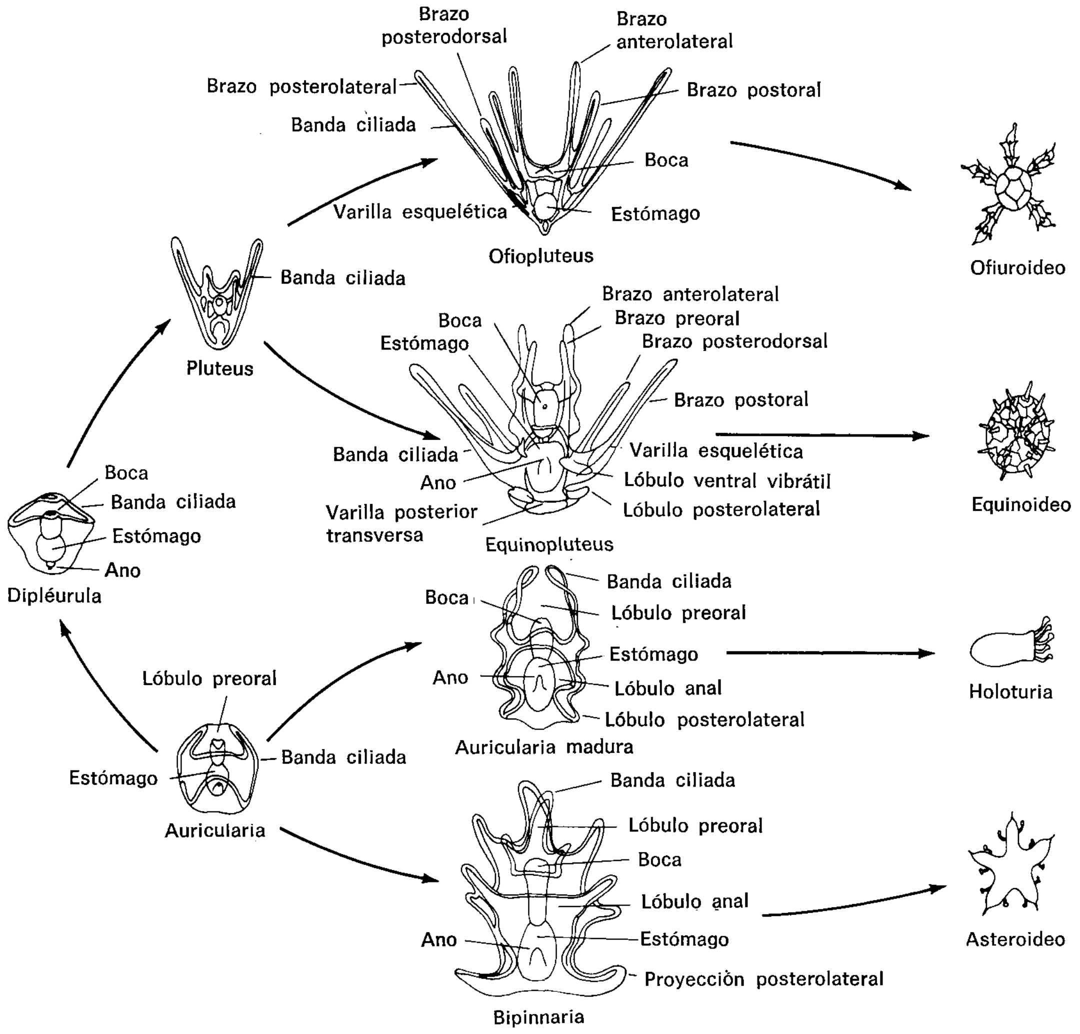

Brazo posterodorsal
Brazo anterolateral
Brazo posterolateral
Brazo postoral
Banda ciliada
Boca
Varilla esquelética
Estómago
Ofiopluteus
Ofiuroideo
Banda ciliada
Pluteus
Brazo anterolateral
Boca
Brazo preoral
Estómago
Brazo posterodorsal
Brazo postoral
Banda ciliada
Varilla esquelética
Ano
Lóbulo ventral vibrátil
Varilla posterior transversa
Lóbulo posterolateral
Equinopluteus
Equinoideo
Boca
Banda ciliada
Estómago
Ano
Dipléurula
Banda ciliada
Boca
Lóbulo preoral
Estómago
Ano
Lóbulo anal
Lóbulo posterolateral
Holoturia
Lóbulo preoral
Banda ciliada
Estómago
Auricularia
Auricularia madura
Banda ciliada
Lóbulo preoral
Boca
Lóbulo anal
Ano
Estómago
Proyección posterolateral
Asteroideo
Bipinnaria

Fig. 26-4 Esquema general que indica las relaciones existentes entre las larvas de los equinodermos y la larva dipléurula hipotética. *(De McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology.)*

gitud por 5 cm de diámetro. Algunos dólares de arena fósiles miden sólo 6 mm, mientras que el tallo de un crinoideo fósil medía 21 m de longitud.

Clase Esteleroideos

Subclase Asteroideos (estrellas de mar)

Las estrellas de mar abundan en la mayoría de costas marinas, especialmente en las rocosas y en los muelles, donde hay pilotes sumergidos. Las distintas especies viven entre la línea de marea hasta profundidades considerables, sobre la arena y el barro (fig. 26-5). Las especies norteamericanas comunes son *Asterias forbesi,* desde el Golfo de México hasta Maine; *A. vulgaris,* desde el cabo de Hatteras hasta el Labrador, y *Pisaster ochraceus,* a lo largo de la costa del Pacífico. A continuación se da una descripción de la estructura generalizada de una estrella de mar.

26-5 Estructura

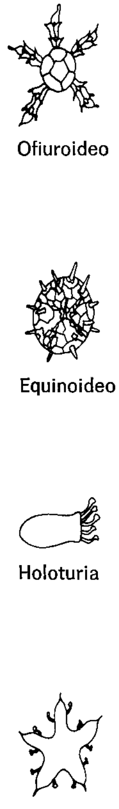
El cuerpo (figs. 26-6 y 26-7) está formado por un **disco** central y cinco **brazos** triangulares. Los ejes

A.

Fig. 26-5 *A*
(Cortesía d

de los brazos se de
del disco situados e
la **superficie aboral**
pinas calcáreas rom
queleto. Pequeñas b
pulas), sobresalen d
tre las espinas, y f
para la excreción.
tre las pápulas hay
jantes a pinzas (fig.
bulas movidas por
rran al tocarlas; co
libre de detritos y

Fig. 26-6


Ofiuroideo
Equinoideo
Holoturia
Asteroideo

s equinoder-
Technology.)

sobre la arena y el
s norteamericanas co-
lesde el Golfo de Mé-
ris, desde el cabo de
y *Pisaster ochraceus,*
cífico. A continuación
structura generalizada

está formado por un
triangulares. Los ejes

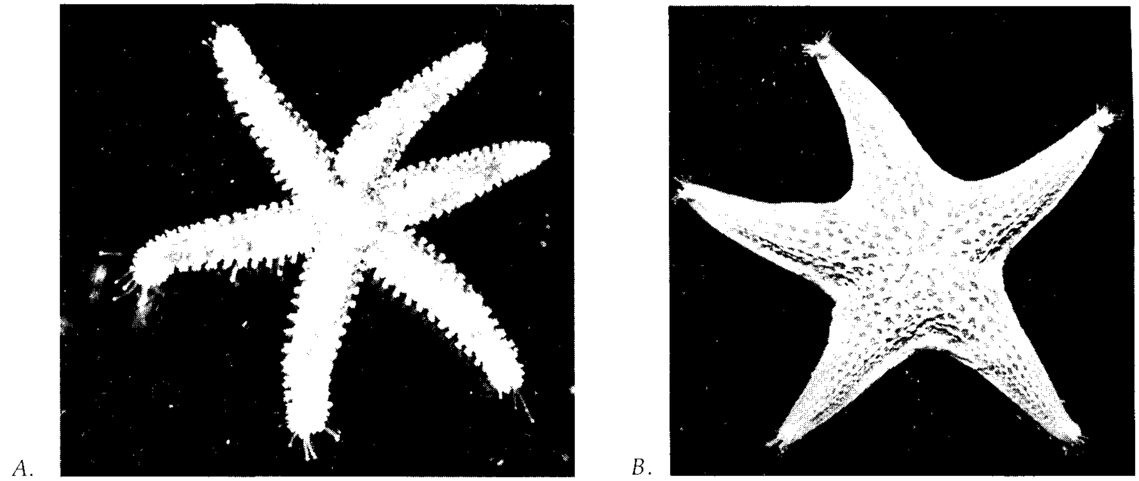


Fig. 26-5 *A.* La estrella de mar *Leptasterias hexactis. B.* La estrella de mar *Dermasterias imbricata. (Cortesía de G. McDonald.)*

de los brazos se denominan **radios** y los espacios del disco situados entre los brazos, **interradios.** En la **superficie aboral** o superior hay numerosas **espinas** calcáreas romas, que forman parte del esqueleto. Pequeñas **branquias dérmicas** blandas (pápulas), sobresalen de la cavidad del cuerpo y entre las espinas, y funcionan para la respiración y para la excreción. Alrededor de las espinas y entre las pápulas hay numerosos **pedicelarios** semejantes a pinzas (fig. 26-8). Éstos tienen dos mandíbulas movidas por músculos, que se abren y cierran al tocarlas; conservan la superficie del cuerpo libre de detritos y pequeños organismos y pueden ayudar en la captura de alimento. El **ano** es un pequeño orificio próximo al centro de la superficie aboral, y cerca de él se halla la **placa madrepórica,** redondeada. La **boca** está en el centro de la **superficie oral** o inferior, rodeada por una membrana peristómica blanda. La superficie oral de cada brazo está recorrida por un **surco ambulacral** medio, rodeado de grandes espinas; de él sobresalen numerosos **pies ambulacrales** dispuestos en cuatro (o dos) hileras. En el extremo de cada brazo hay un pequeño **tentáculo** blando, táctil, y una **mancha ocular** sensible a la luz.

Todo el cuerpo está cubierto por una **epidermis**

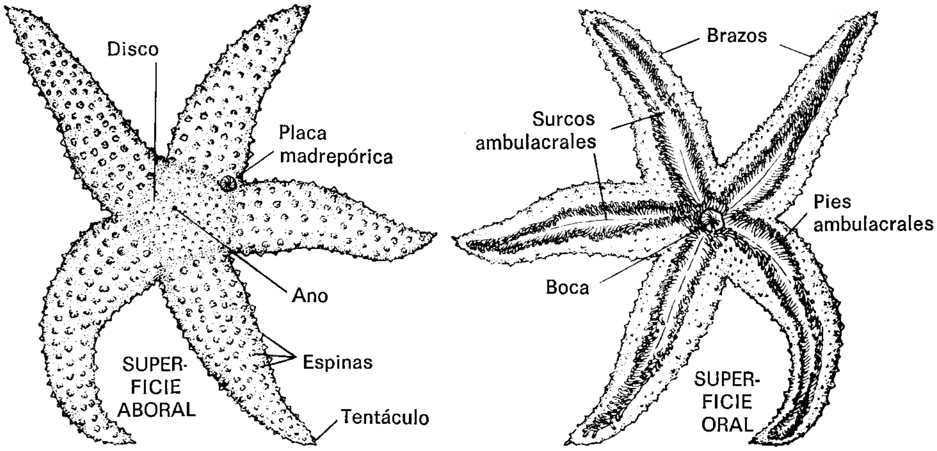

Disco
Placa madrepórica
Ano
Espinas
Tentáculo
SUPERFICIE ABORAL
Brazos
Surcos ambulacrales
Pies ambulacrales
Boca
SUPERFICIE ORAL

Fig. 26-6 **Subclase ASTEROIDEOS.** Estrella de mar, *Asterias forbesi.*

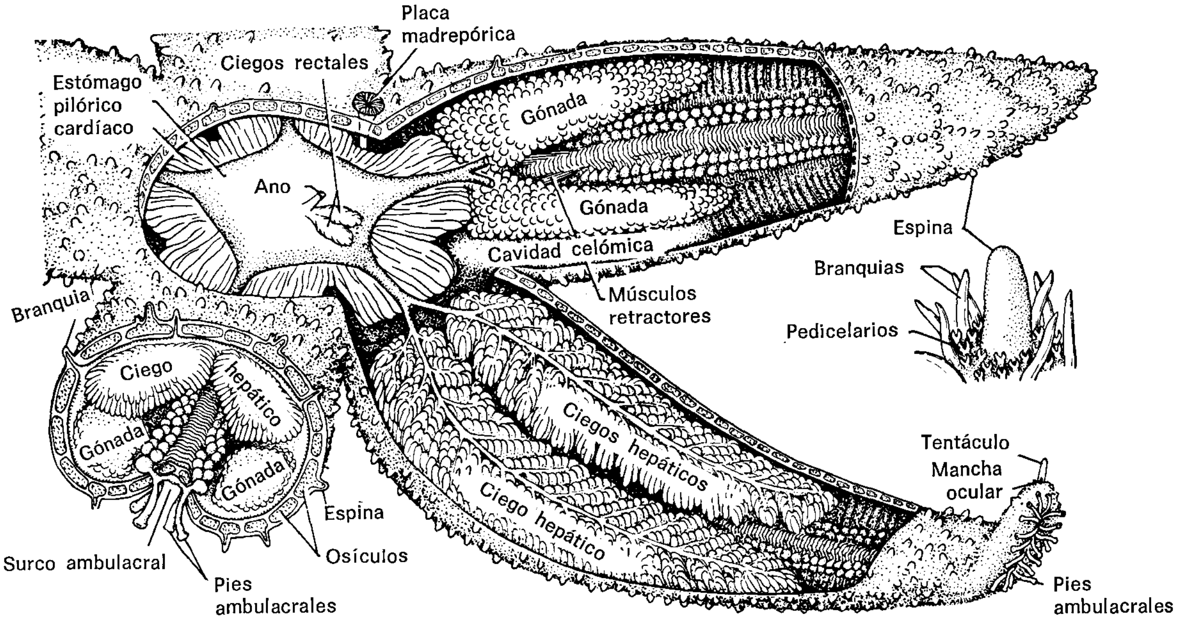

Placa madrepórica
Ciegos rectales
Estómago
pilórico
cardíaco
Gónada
Ano
Gónada
Cavidad celómica
Espina
Branquias
Músculos retractores
Pedicelarios
Branquia
Ciego
hepático
Gónada
Gónada
Ciegos hepáticos
Ciego hepático
Tentáculo
Mancha ocular
Espina
Osículos
Surco ambulacral
Pies ambulacrales
Pies ambulacrales

Fig. 26-7 Estrella de mar. Estructura general. Se han cortado tres brazos, uno se ve en sección transversal a la izquierda; en dos brazos el disco y la superficie aboral han sido levantados, y en el superior de estos se han eliminado los ciegos hepáticos. Un detalle aumentado muestra una espina, branquias y pedicelarios.

ciliada. Debajo está la dermis, que produce y contiene el **endoesqueleto,** una armazón de numerosos **osículos** calcáreos de formas variadas pero definidas y dispuesto según un modelo regular (fig. 26-9). Los osículos están unidos entre sí por tejido conjuntivo y articulados por fibras musculares. Dentro del esqueleto se halla el gran **celoma,** tapizado por un epitelio ciliado, que contiene los órganos internos. Está lleno de un líquido semejante a la linfa, que contiene amebocitos libres y contribuye a la circulación, respiración y excreción. Expansiones celómicas, que penetran en las branquias dérmicas, llevan el líquido cerca del agua de mar circundante, de la que le separa sólo un fino peritoneo y la epidermis externa, donde tienen lugar fácilmente los intercambios respiratorios. Los amebocitos recogen las substancias de desecho del líquido y luego, por las branquias, salen al exterior.

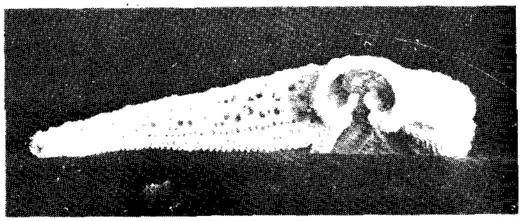


Fig. 26-9 Estrella de mar, *Pisaster ochraceus.* **Parte del esqueleto mostrando el armazón de osículos.**

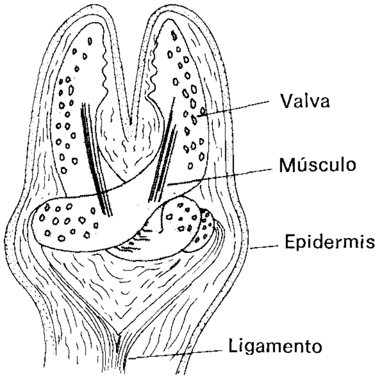

Valva
Músculo
Epidermis
Ligamento

Fig. 26-8 Pedicelarios de una estrella de mar mostrando su estructura. *(Modificado de Hyman.)*

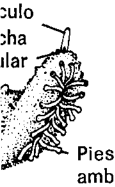
El sistema vascular acuífero (fig. 26-10) es una parte especializada del celoma. Está formado por: 1) la **placa madrepórica** o **madreporito,** de aspecto de colador, por la cual puede entrar el agua de mar; 2) el **conducto pétreo,** que se comunica con 3) el **conducto anular,** situado alrededor de la boca, del cual salen 4) cinco **conductos radiales** que van uno a cada brazo y pasan por encima del surco

Conducto pétre
Conducto anul
Ampolla
Pie ambulacral

Fig. 26-10 Estrella
acuífero. (*De Coe,* 1

ambulacral. De c
crales salen 5) nu
hacia cada 6) **pi**
valvas. En el bor
los **cuerpos de Ti**
bocitos libres exi
sistema. Cada pie
do con paredes m
en el extremo lib
forma de bulbo e
la cavidad del cu
polla, el líquido c
pie, que se extien
y flexible que pu
de los músculos c
un objeto, la con
levanta el centro
Esto disminuye la
su adherencia al
sión del agua del
de esta manera
La secreción de
buye a la adhere
culos del pie amb
a la ampolla y qu
animal hacia ade
actuar independie
Sirven para fijar
locomoción y pa

El **sistema dige**
estómago, en for
ción cardíaca in



en sección
levantados,
ado muestra

ochraceus. Parte del es-
osículos.

creción. Expansiones
s branquias dérmicas,
ua de mar circundan-
ın fino peritoneo y la
nen lugar fácilmente
. Los amebocitos re-
cho del líquido y lue-
al exterior.
o (fig. 26-10) es una
a. Está formado por:
ıadreporito, de aspec-
ede entrar el agua de
que se comunica con
alrededor de la boca,
ctos radiales que van
por encima del surco

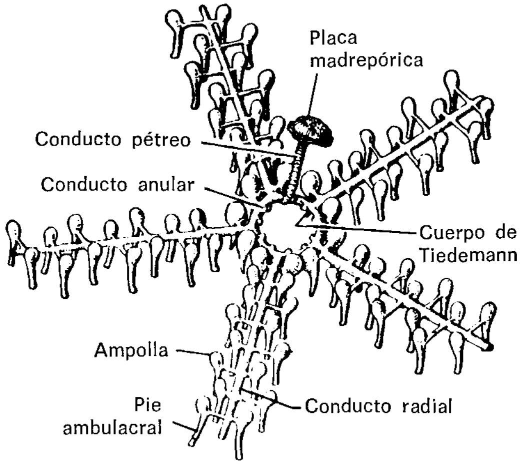


Fig. 26-10 Estrella de mar. Esquema del sistema vascular acuífero. (*De Coe,* 1912.)

ambulacral. De cada uno de estos surcos ambulacrales salen 5) numerosos **conductos laterales,** uno hacia cada 6) **pie ambulacral,** y todos ellos con valvas. En el borde del conducto anular se hallan los **cuerpos de Tiedemann,** que producen los amebocitos libres existentes en el líquido que llena el sistema. Cada pie ambulacral es un cilindro cerrado con paredes musculares, que posee una ventosa en el extremo libre y una **ampolla ambulacral** en forma de bulbo en su extremo interno, dentro de la cavidad del cuerpo. Cuando se contrae la ampolla, el líquido que contiene es forzado dentro del pie, que se extiende y forma un saliente alargado y flexible que puede arrollarse mediante la acción de los músculos de sus paredes. Si el extremo toca un objeto, la contracción de un músculo retractor levanta el centro de la punta del pie ambulacral. Esto disminuye la presión en la punta y determina su adherencia al substrato, debido a la mayor presión del agua del mar o de la atmósfera externa; de esta manera el pie actúa como una ventosa. La secreción de una substancia adhesiva contribuye a la adherencia. La contracción de los músculos del pie ambulacral hace que el líquido vuelva a la ampolla y que el pie se acorte, impulsando al animal hacia adelante. Cada pie ambulacral puede actuar independientemente o coordinado con otros. Sirven para fijar a la estrella al substrato, para la locomoción y para capturar el alimento.

El **sistema digestivo** comprende: 1) la **boca;** 2) el **estómago,** en forma de saco, formado por una porción cardíaca inferior, grande, de paredes musculosas con pliegues en la que se insertan cinco pares de músculos retractores, y una porción aboral más pequeña, o pilórica, donde desembocan los conductos en forma de ≺ de los cinco pares de **ciegos hepáticos** (glándulas digestivas) situadas en los brazos, y 3) un **intestino** delgado corto del que salen dos ciegos rectales y que conduce al 4) **ano.**

El **sistema perihemático** sanguíneo está reducido y es difícil de ver; comprende vasos que rodean la boca y cinco vasos radiales, uno en cada brazo, situados debajo del conducto radial del sistema vascular acuoso.

El **sistema nervioso** comprende un anillo nervioso circumoral y cordones nerviosos radiales en los brazos. En cada brazo hay: 1) cordón en la epidermis, dentro del surco ambulacral; 2) un par de nervios profundos dentro de la epidermis y 3) un cordón en el peritoneo, en el lado aboral. Pequeños nervios inervan los pies ambulacrales, la epidermis y las estructuras internas.

Los sexos están separados. En el celoma de cada brazo hay un par de **gónadas,** cada una de las cuales posee un pequeño conducto que se abre en la parte aboral del disco central.

26-6 Historia natural

Las estrellas de mar son sedentarias y pasan la mayor parte del tiempo adheridas tranquilamente a algún objeto sólido. El cuerpo parece duro y rígido, y si se trata con poco cuidado puede romperse fácilmente; no obstante, el animal puede curvar o girar voluntariamente, tanto el disco como los brazos, cuando se desplaza o cuando el cuerpo se adapta a los espacios irregulares entre las rocas y otros escondrijos. En una superficie rugosa o vertical el animal se mantiene y se traslada mediante los pies ambulacrales. Para moverse, el radio o radios que se hallan dirigidos apropiadamente se levantan algo y los pies ambulacrales que los recubren se estiran hasta unos 2,5 centímetros, más o menos; éstos se adhieren a la nueva superficie y luego se contraen, empujando el cuerpo hacia adelante. Algunas estrellas de mar viven en la arena o en el barro. Los pies ambulacrales de estas estrellas carecen de ventosas y penetran en el subtrato encajándose en él para hacer avanzar al animal. No hay «cabeza», ni tampoco un brazo que suela extenderse hacia adelante, aunque algunos experimentos sugieren que la región próxima al madreporito suele adelantar. Puede adiestrarse experimentalmente a una estrella de mar a emplear un brazo determinado, y el hábito persiste por algún tiempo. El animal puede avanzar sobre una superficie en cualquier dirección, pero una vez inicia la marcha muestra una acción coordinada de todos sus brazos y pies ambulacrales. Si se la invierte, los brazos se retuercen hasta que algunos pies ambulacrales tocan y se adhieren al substrato y entonces se pliega lentamente todo el cuerpo de manera que la superficie oral vuelva a quedar debajo (fig. 26-11).

Las estrellas de mar se alimentan de moluscos, crustáceos, gusanos tubícolas y otros invertebrados, incluidos los equinodermos. Algunas especies se alimentan de partículas en suspensión, atrapándolas con el mucus de su cuerpo y transportándolas luego a la boca. Pequeños animales activos, a veces incluso peces, pueden ser capturados por los pies ambulacrales o pedicelarios y llevados a la boca. Las estrellas de mar que consumen bivalvos se colocan sobre su presa a la espera de que abra la concha y una vez abierta insertan el estómago dentro de ella. También puede ejercer una tracción sobre las dos valvas opuestas con sus pies ambulacrales y separarlas gradualmente. Entonces la estrella de mar saca su estómago por la boca para rodear el blando cuerpo del bivalvo. El estómago secreta mucus y el píloro y los ciegos producen enzimas para digerir el alimento capturado; entonces el estómago, con su contenido, entra de nuevo en el cuerpo. Otras estrellas de mar no sacan el estómago, sino que incluyen los pequeños organismos directamente en el estómago. Los desperdicios un poco grandes son expulsados por la boca ya que el intestino delgado y el ano casi no son funcionales. Las estrellas de mar pueden alimentarse vorazmente, pero también pueden pasar largos períodos sin comer. En los criaderos de ostras comerciales, las estrellas de mar pueden causar serias pérdidas ya que se las comen. Los propietarios de estos criaderos emplean una draga de cuerda para capturar a las estrellas de mar, a las que matan entonces con agua caliente o las trasladan a la costa; también esparcen cal por el criadero para matarlas. Recientemente la estrella de mar *Acanthaster planci* ha experimentado una explosión de población en muchos arrecifes coralinos del Pacífico. Estos animales consumen sólo coral vivo y han destruido grandes áreas de arrecifes coralinos que pueden tardar años en regenerarse. En algunas zonas podría constituir una grave amenaza para todo el ecosistema de arrecifes de coral.

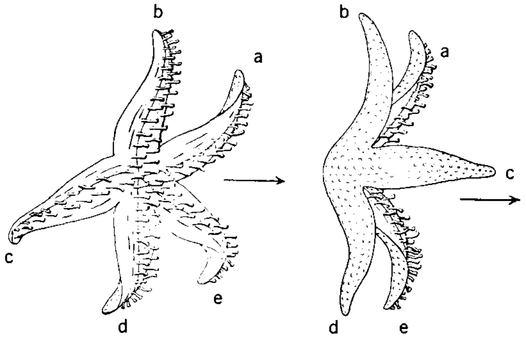


Fig. 26-11 Estrella de mar. Individuo invertido girándose (en la posición de las flechas); *a-e*, los mismos brazos en posiciones sucesivas. (*Según Cole*, 1913.)

26-7 Reproducción

A principios de verano, los óvulos y los espermatozoides son expulsados al agua de mar, donde tiene lugar la fecundación. La segmentación (figura 26-12*B-D*) es rápida, total, igual e indeterminada, formando al segundo día una **blástula** ciliada y esférica (*E*; 0,2 mm de diámetro), que nada libremente. Por invaginación se produce una **gástrula** (*G*) alargada y el blastóporo se convierte luego en el extremo anal, como en los cordados. El mesénquima se forma de células que proliferan en el extremo interno, ciego del tubo digestivo primitivo, donde se forman también dos evaginaciones que dan lugar al celoma y a su revestimiento mesodérmico. La boca (*I*) se forma a partir de una invaginación ectodérmica (estomodeo) que se comunica con el esófago, estómago e intestino, derivados del gastrocele. En el exterior se desarrollan bandas ciliadas (*I, J*) que sirven para la locomoción y captura del alimento. La larva, de simetría bilateral, nada con el extremo anterior dirigido hacia adelante, con un movimiento rotatorio dextrógiro, alimentándose durante toda su vida libre. Luego se forman tres lóbulos a cada lado del cuerpo, y se pasa a la fase larvaria de **bipinnaria.** Más adelante los lóbulos se modifican, transformándose en prolongaciones alargadas y ciliadas que se mueven y contraen; entonces la larva se denomina **braquiolaria** (2 a 3 mm de longitud). Después de seis o siete semanas la larva se fija en el fondo, la prolongación anterior se transforma en un pedúnculo mediante el cual se fija, y el extremo posterior se ensancha y curva hacia la izquierda. En el lado derecho de esta parte posterior se forman cinco lóbulos, y esto será la superficie aboral de la futura estrella de mar; el lado izquierdo produce la superficie oral.

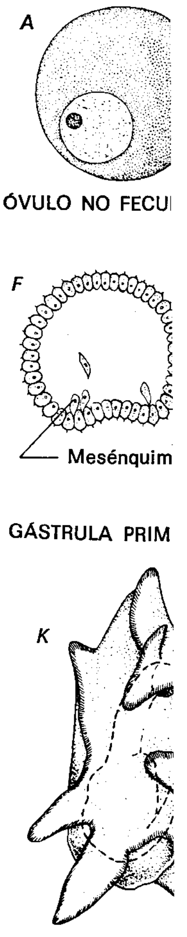


Fig. 26-1
están se
de las c
estomod
tres par
de la su
laria *(M,*

Los elementos esq
recen los primero
prolongaciones de
ten en los primero
la fijación. Durant
profunda reorgani
prende ninguna p
simetría bilateral
en la larva. Algun
***tasterias*; fig. 26-2**

r serias pérdidas ya
tarios de estos cria-
uerda para capturar
que matan entonces
lan a la costa; tam-
dero para matarlas.
r *Acanthaster planci*
ón de población en
Pacífico. Estos ani-
ivo y han destruido
ralinos que pueden
n algunas zonas po-
ıenaza para todo el
al.

vulos y los esperma-
ıgua de mar, donde
ı segmentación (figu-
igual e indetermina-
una **blástula** ciliada
imetro), que nada li-
se produce una **gás-**
ɔoro se convierte lue-
en los cordados. El
las que proliferan en
tubo digestivo primi-
én dos evaginaciones
su revestimiento me-
na a partir de una in-
nodeo) que se comu-
e intestino, derivados
se desarrollan bandas
la locomoción y cap-
de simetría bilateral,
dirigido hacia adelan-
rio dextrógiro, alimen-
a libre. Luego se for-
del cuerpo, y se pasa
ıria. Más adelante los
ɔrmándose en prolon-
que se mueven y con-
lenomina **braquiolaria**
ɔués de seis o siete se-
ondo, la prolongación
ı pedúnculo mediante
posterior se ensancha
En el lado derecho de
n cinco lóbulos, y esto
la futura estrella de
luce la superficie oral.

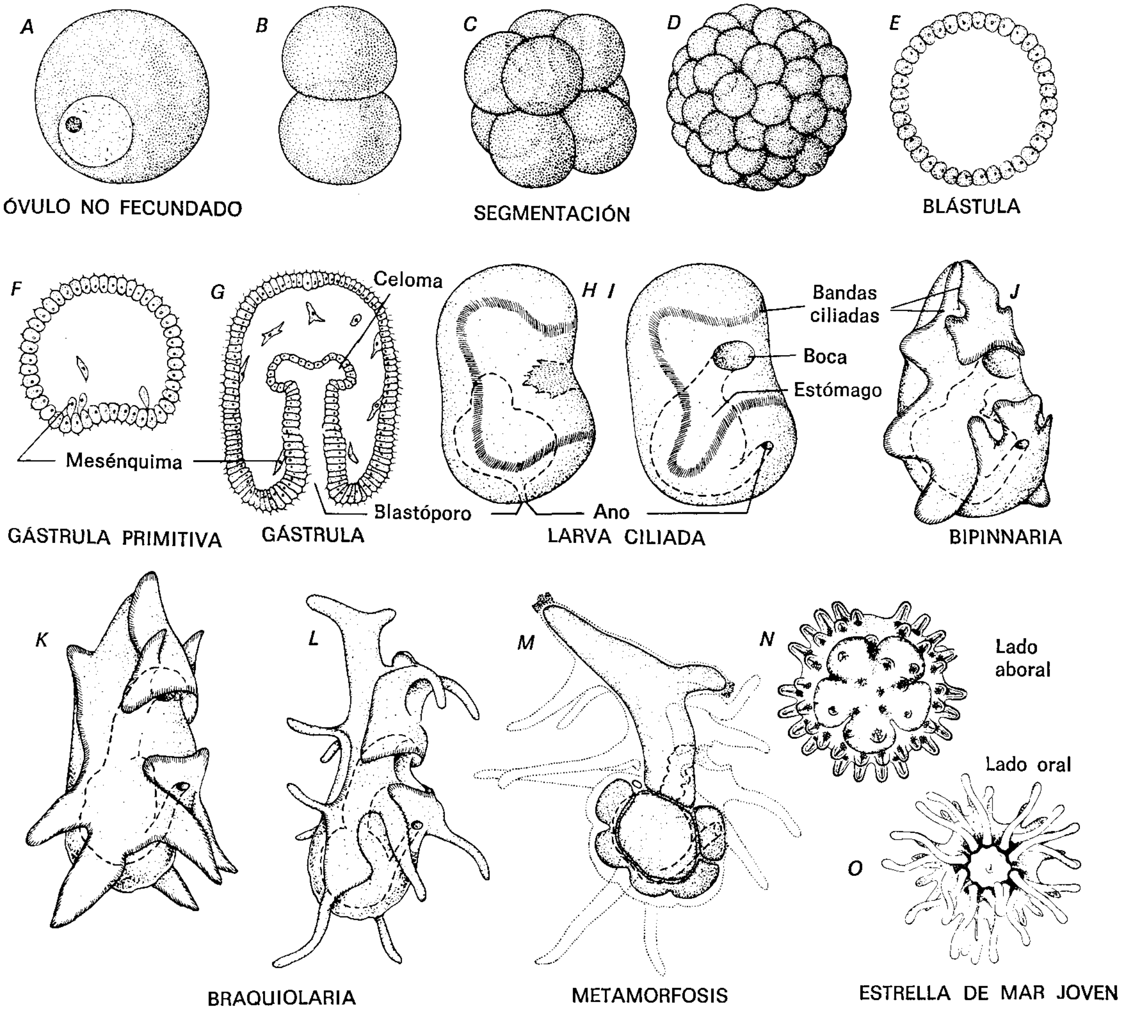


Fig. 26-12 Desarrollo de la estrella de mar *Asterias vulgaris.* La blástula *(E)* y la gástrula *(F, G)* están seccionadas; la última muestra la emigración de las células mesenquimáticas y la formación de las cavidades del celoma a partir del gastrocele. El blastóporo se transforma en ano *(H)* y el estomodeo se invagina para formar la boca *(I)*. La larva bipinnaria *(J)*, de simetría bilateral, forma tres pares de lóbulos laterales que se alargan en la larva braquiolaria *(K, L)*, lo mismo que otros de la superficie ventral. La estrella de mar se forma en la parte inferior izquierda de la braquiolaria *(M)*; las partes superiores son absorbidas. *(Adaptado de Field; Goto; y Brooks.)*

Los elementos esqueléticos se forman cuando aparecen los primeros lóbulos (brazos). Dos pares de prolongaciones del celoma (hidrocele) se convierten en los primeros pies ambulacrales y sirven para la fijación. Durante la metamorfosis tiene lugar una profunda reorganización interna, pero no se desprende ninguna parte. Si en el adulto hay cierta simetría bilateral es según un plano distinto que en la larva. Algunas estrellas de mar (*Henricia, Leptasterias*; fig. 26-25A) producen pocos huevos, con mucho vitelo, que conservan debajo del disco arqueando los brazos; las fases larvarias están abreviadas y los individuos jóvenes al emerger son como adultos en miniatura.

A las estrellas de mar les suelen ocurrir accidentes, en su vida libre, y pueden desprenderse de un brazo (autotomía) si se las daña gravemente. Los brazos se regeneran rápidamente y es frecuente ver individuos que poseen uno o varios en crecimiento. La extirpación experimental de cuatro de ellos o incluso de todos puede seguirse de una regeneración completa.

Subclase Ofiuroideos (ofiuras)

26-8 Estructura

Estos animales poseen un disco pequeño y redondeado con cinco largos brazos diferenciados, articulados y frágiles (figs. 26-1 y 26-13). Cada brazo está formado por varios segmentos semejantes, constituidos por dos osículos centrales soldados y cubiertos por cuatro láminas, las laterales con espinillas y las centrales y dorsales sin ellas. El interior de los segmentos está casi completamente lleno de osículos cilíndricos macizos («vértebras») cóncavos en su cara proximal y convexos en la distal, de manera que las «vértebras» adyacentes se articulan una con otra mediante una compleja articulación enartrodial. Entre dos «vértebras» sucesivas hay cuatro músculos que permiten la flexión del brazo. Dentro del brazo hay un estrecho celoma tubular, un cordón nervioso, un espacio hemático y una rama del sistema vascular acuoso. Los pequeños pies ambulacrales son ventrolaterales y carecen de ventosas. Son sensoriales, contribuyen a la respiración y pueden llevar el alimento a la boca. Carecen de pedicelarios y de branquias dérmicas. Todos los órganos digestivos y reproductores están en el disco. La boca está centrada oralmente y rodeada de cinco grupos de láminas móviles que sirven de mandíbulas. Hay un estómago en forma de saco, pero ni ciegos ni ano; los residuos indigeribles son expulsados por la boca. Cinco pares de bolsas en forma de saco se abren alrededor de ésta por estrechas hendiduras: tienen función respiratoria y reciben los productos de las gónadas. La placa madrepórica está en la superficie oral. En *Gorgonocephalus,* los brazos presentan sucesivas ramificaciones y tienen los extremos en forma de zarcillos (fig. 26-14).

26-9 Historia natural

Las ofiuras viven en aguas someras o profundas, algunas veces en gran número, se esconden debajo de las piedras, las algas, la arena o el barro y están en actividad durante la noche. Se mueven mediante rápidos movimientos serpentiformes, agarrándose a los objetos con uno o varios brazos y empujándose con los otros, de forma que el cuerpo adelanta a sacudidas. No emplean los pies ambulacrales para la locomoción. Pueden nadar, empleando sus brazos de una manera semejante a una persona. Se alimentan de pequeños crustáceos, mo-

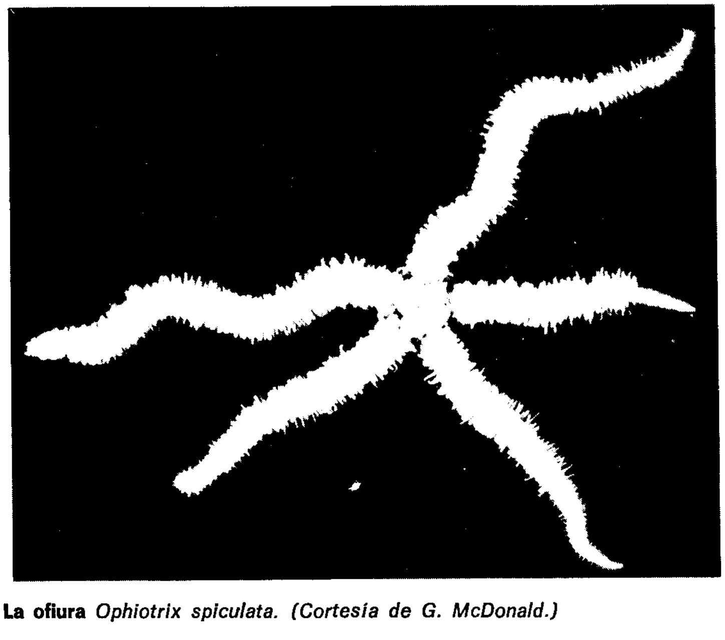


Fig. 26-13 La ofiura *Ophiotrix spiculata. (Cortesía de G. McDonald.)*

Fig. 26-14
Sciences.)

luscos y otros anim
del fondo; ellas, a
ces. Los brazos se
didos por el animal
cies pueden secciona
de la boca, regenera
Los sexos suelen es
lulas sexuales en el
las bolsas, de las qu
hendiduras o por n
mas que no son in
lugar a una **larva** c
dora y con largos b
una metamorfosis s
de mar. Algunas se
fisión. Desde el pun
ras son miembros
muchas comunidade
ta de plancton, trep
sus numerosos braz
ra atrapar los peque

Clase Eq

26-10 Estructura

Los miembros de e
dondeado, carecen c
biertos de numerosa
Los erizos de mar

larios y de bran-
ınos digestivos y
La boca está cen-
nco grupos de lá-
ndíbulas. Hay un
ni ciegos ni ano;
xpulsados por la
forma de saco se
echas hendiduras:
ben los productos
pórica está en la
halus, los brazos
s y tienen los ex-
. 26-14).

ıeras o profundas,
e esconden debajo
o el barro y están
e mueven median-
ıtiformes, agarrán-
arios brazos y em-
rma que el cuerpo
ın los pies ambula-
en nadar, emplean-
mejante a una per-
os crustáceos, mo-

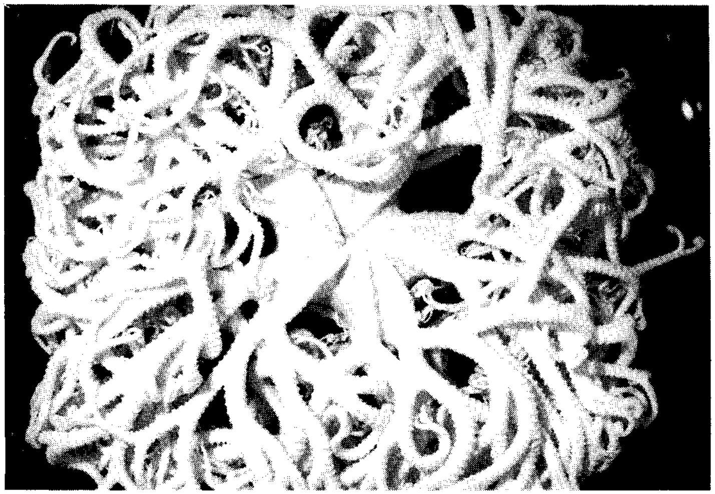


Fig. 26-14 Subclase OFIUROIDEOS: *Gorgonocephalus. (Cortesía de California Academy of Sciences.)*

luscos y otros animales, así como de los desechos del fondo; ellas, a su vez, son devoradas por peces. Los brazos se rompen o pueden ser desprendidos por el animal con facilidad y algunas especies pueden seccionar el disco, excepto los órganos de la boca, regenerando rápidamente estas partes. Los sexos suelen estar separados y sueltan sus células sexuales en el agua o incuban los huevos en las bolsas, de las que salen las crías a través de las hendiduras o por ruptura del disco oral. Las formas que no son incubadas se desarrollan dando lugar a una **larva ofiopluteus** microscópica, nadadora y con largos brazos ciliados, que experimenta una metamorfosis semejante a la de las estrellas de mar. Algunas se reproducen asexualmente por fisión. Desde el punto de vista ecológico, las ofiuras son miembros abundantes y dominantes de muchas comunidades. *Gorgonocephalus* se alimenta de plancton, trepa sobre los objetos y extiende sus numerosos brazos, semejantes a zarcillos, para atrapar los pequeños organismos.

Clase Equinoideos (erizos de mar)

26-10 Estructura

Los miembros de esta clase tienen el cuerpo redondeado, carecen de brazos o radios y están cubiertos de numerosas espinas móviles (fig. 26-15). Los erizos de mar *(Arbacia, Strongylocentrotus)* tienen forma hemisférica; los erizos acorazonados *(Spatangus)* son ovoides, y los «dólares de arena» o «pasteles de mar» *(Echinarachnius, Dendraster)* tienen forma de disco.

En los erizos comunes las vísceras están dentro de un caparazón o **concha** rígida compuesto por diez series dobles de láminas, de ordinario firmemente suturadas. Cinco áreas *(ambulacros),* que corresponden a los brazos de las estrellas de mar, están perforadas para permitir el paso a una doble serie de largos **pies ambulacrales;** las otras cinco áreas alternantes *(interambulacros)* son más anchas pero carecen de pies. Sobre las placas hay series de **tubérculos** bajos y redondeados sobre los que se articulan las espinas. Cada espina (un sim-

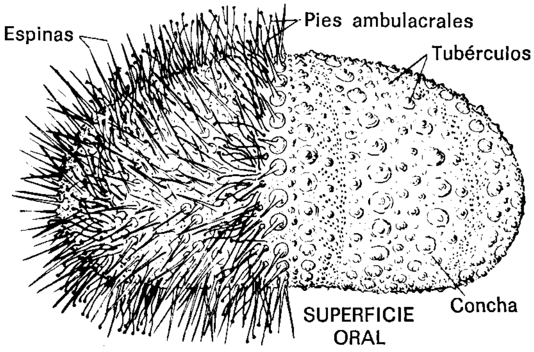


Fig. 26-15 Clase EQUINOIDEOS. Erizo de mar, *Strongylocentrotus.* Los pies ambulacrales y las espinas se hallan «in situ» en el lado izquierdo de la figura, pero se han separado en el derecho. Se han omitido los pedicelarios.

ple cristal de calcita, $CaCO_3$), tiene una base en forma de copa adaptada al tubérculo y puede moverse por la acción de músculos situados alrededor de su base. Entre las espinas hay **pedicelarios** provistos de tres mandíbulas, sobre largos pedúnculos flexibles; algunos equinoideos los poseen de varias clases, y unos pocos están provistos de glándulas venenosas. Los pedicelarios mantienen el cuerpo limpio y capturan pequeñas presas. En las áreas ambulacrales y en la membrana que rodea a la boca hay unos diminutos órganos sensoriales esféricos llamados **esferidios;** cada uno de ellos contiene un estatocisto con un estatolito. El ano está centrado en la superficie aboral, en una membrana, el **periprocto,** que también contiene un número variable de pequeños osículos. En el borde del periprocto se encuentran las **placas genitales,** que contienen las **aberturas genitales.** La boca, grande, se halla en la superficie oral, rodeada por una membrana engrosada, el **peristoma,** que posee cinco pares de branquias y cinco pares de pies ambulacrales orales. Dentro de la boca hay cinco dientes potentes; estos están sostenidos por una armazón pentagonal y una compleja formación muscular, situada dentro de la concha, que recibe el nomber de **linterna de Aristóteles.**

El **tubo digestivo** es largo y forma asas dentro de la concha (fig. 26-16). Desde la boca, un esófago alargado conduce al intestino, más dilatado, que forma asas alrededor del lado oral del celoma y luego asciende a lo largo del eje oral-aboral, a través del recto, hasta el ano. Un **sifón** alargado, tubuloso y tapizado con cilios potentes, se extiende desde el esófago hasta el comienzo del gran intestino; probablemente sirve para eliminar el agua del alimento. En los «dólares de arena» la boca es central, pero el ano está cerca del borde del disco; en los erizos acorazonados tanto la boca como el ano son marginales, situados en lados opuestos del disco, y dan lugar a un tipo de simetría bilateral secundaria. La placa madrepórica es aboral; alrededor del esófago hay un conducto anular, y cinco conductos radiales meridionales (en el interior de la concha) comunican con los pies ambulacrales. El sistema vascular acuoso es semejante al de las estrellas de mar. Un **anillo nervioso** rodea la boca y los cinco **nervios radiales** acompañan a los conductos radiales. Las **gónadas** (cinco, cuatro o dos) están unidas por potentes mesenterios a la superficie interna aboral y de cada uno de ellos se dirige un fino conducto a una abertura genital. De la respiración se encargan cinco pares de branquias situadas en la membrana peristomial. Los óvulos y los espermatozoides son descargados al mar, y los pequeños óvulos fecundados se convierten en larvas **equinopluteus** que se metamorfosean pasadas unas cinco o seis semanas. Algunos equinoideos incuban sus huevos.

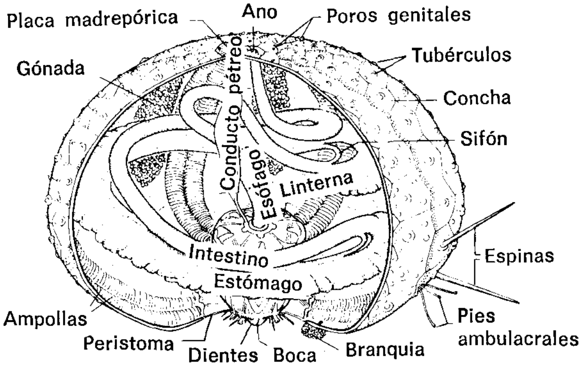


Fig. 26-16 Erizo de mar, *Arbacia*, estructura general. Se han omitido los pedicelarios y la mayor parte de las espinas y pies ambulacrales.

26-11 Historia natural

Los erizos de mar viven sobre las rocas y el barro de la costa o el fondo del mar. Se desplazan por la acción conjunta de sus espinas y pies ambulacrales y éstos sirven para agarrar objetos del fondo y para adherir trozos de detritus al cuerpo con el fin de camuflarse. Durante la marea baja algunos habitantes de la costa emigran a los charcos que deja la marea o se esconden debajo de las algas marinas. Otros viven permanentemente en depresiones excavadas por ellos mismos en arcilla dura o roca blanda, en el fondo de las aguas costeras. Los «dólares de arena» viven enterrados en la arena a poca profundidad. Ninguno posee branquias peristomiales, pero tienen pies ambulacrales especiales modificados en forma de branquias. Todos los equinoideos conservan limpio el cuerpo mediante movimientos de sus espinas y pedicelarios, y los productos de desecho expulsados por el ano son eliminados de manera semejante. Muchos erizos regulares se alimentan de algas, materia animal muerta y de pequeños organismos raspados por la linterna de Aristóteles. Los erizos irregulares («dolares de arena» y «pasteles de mar») se alimentan de partículas orgánicas existentes en la arena o en el fango, obteniéndolas por ingestión directa del substrato o atrapándolas con sus redes mucosas. Los equinoideos tienen numerosos cilia-

dos comensales en
comensales y parási
sus cuerpos. Los p
jos y aves y mamífe
cipales enemigos. L
un escaso poder de
los equinoideos, cru
cha constituyen un

Clase Holoturo

26-12 Estructura

A diferencia de ot
bros de mar tienen
eje oral-aboral. La
cea y sólo contiene
Cucumaria y *Thyor*
ras 26-17 y 26-18).
por diez a treinta
bles a los pies amb
nodermos. Las hol
lado dorsal hacia
dos zonas longitudi
tienen función táct
tral tiene típicamen
crales con ventosas,
La pared del cuerp
bre una epidermis r
ne osículos, una cap
go cinco bandas dol
gitudinales, a lo lar
grande, lleno de lí

Fig. 26-17 Clase HO
Thyone briareus. **Cara**

rca del borde del
dos tanto la boca
situados en lados
a un tipo de sime-
aca madrepórica es
y un conducto anu-
meridionales (en el
n con los pies am-
acuoso es semejan-
Un **anillo nervioso**
vios radiales acom-
. Las **gónadas** (cin-
por potentes mesen-
oral y de cada uno
ucto a una abertura
cargan cinco pares
mbrana peristomial.
les son descargados
fecundados se con-
que se metamorfo-
s semanas. Algunos
s.

las rocas y el barro
Se desplazan por la
y pies ambulacra-
objetos del fondo
us al cuerpo con el
marea baja algunos
a los charcos que
debajo de las algas
ntemente en depre-
nos en arcilla dura
las aguas costeras.
nterrados en la are-
no posee branquias
ambulacrales espe-
e branquias. Todos
pio el cuerpo me-
nas y pedicelarios, y
ulsados por el ano
ejante. Muchos eri-
algas, materia ani-
rganismos raspados
Los erizos irregula-
steles de mar») se
cas existentes en la
dolas por ingestión
dolas con sus redes
en numerosos cilia-

dos comensales en el tubo digestivo y otros varios comensales y parásitos viven encima o dentro de sus cuerpos. Los peces, estrellas de mar, cangrejos y aves y mamíferos depredadores son sus principales enemigos. La mayoría de los erizos tienen un escaso poder de regeneración. Las gónadas de los equinoideos, crudas o asadas en su media concha constituyen un alimento para algunos pueblos.

Clase Holoturoideos (cohombros de mar)

26-12 Estructura

A diferencia de otros equinodermos, los cohombros de mar tienen el cuerpo alargado según un eje oral-aboral. La cubierta del cuerpo es coriácea y sólo contiene osículos calizos microscópicos. *Cucumaria* y *Thyone* son ejemplos comunes (figuras 26-17 y 26-18). La boca, anterior, está rodeada por diez a treinta tentáculos retráctiles, comparables a los pies ambulacrales orales de otros equinodermos. Las holoturias suelen reposar con el lado dorsal hacia arriba; éste, en algunas, tiene dos zonas longitudinales de pies ambulacrales que tienen función táctil y respiratoria. El lado ventral tiene típicamente, tres zonas de **pies ambulacrales** con ventosas, que sirven para la locomoción. La pared del cuerpo comprende una cutícula sobre una epidermis no ciliada, la dermis que contiene osículos, una capa de músculos circulares y luego cinco bandas dobles de poderosos músculos longitudinales, a lo largo de los radios. El celoma es grande, lleno de líquido e indiviso y contiene diversos amebocitos. La acción de los músculos sobre el cuerpo lleno de líquido permite a las holoturias extenderse o contraerse y realizar movimientos vermiformes.

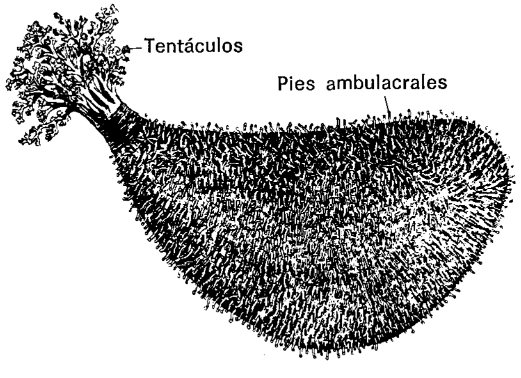


Fig. 26-17 Clase HOLOTUROIDEOS: Cohombro de mar, *Thyone briareus.* **Caracteres externos.** (*Según Coe,* 1912.)

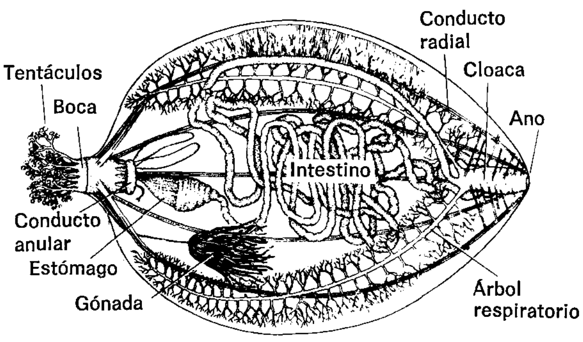


Fig. 26-18 Clase HOLOTUROIDEOS: Cohombro de mar, *Thyone.* Estructura interna; pared del cuerpo cortada longitudinalmente y abierta. (*Según Coe,* 1912.)

El tubo digestivo es alargado y forma asas dentro del celoma. Un corto esófago conduce de la boca al estómago, grande; el intestino, que es largo, está sostenido por mesenterios y se comunica con una **cloaca** muscular que termina en el ano, posterior. Desde la cloaca se dirigen hacia el interior del celoma dos tubos muy ramificados, los **árboles respiratorios.** En la mayoría de las holoturias, el agua impulsada dentro y fuera de estos tubos por la acción de la cloaca muscular sirve para la respiración y excreción. El sistema vascular acuoso comprende una placa madrepórica dentro del celoma, un conducto anular alrededor del esófago, conductos cortos que comunican con cada uno de los tentáculos y cinco conductos radiales que comunican con los pies ambulacrales situados a lo largo de cada una de las bandas musculares. El sistema hemal es más evidente que en otros pues hay vasos a lo largo del intestino. Un anillo nervioso circunda el esófago y hay nervios a lo largo de los radios.

Los sexos están separados (unidos en unos pocos). La gónada tiene forma de pincel y está formada por finos túbulos que se unen en un conducto único que se abre en el centro de la región dorsal, cerca de los tentáculos. Muchas holoturias expulsan sus óvulos y espermatozoides en el mar y la larva resultante es una **auricularia**, semejante a la bipinnaria de los asteroideos. Más tarde esta larva se transforma en una larva **doliolaria** antes de la metamorfosis. Otros incuban los huevos encima o dentro del cuerpo.

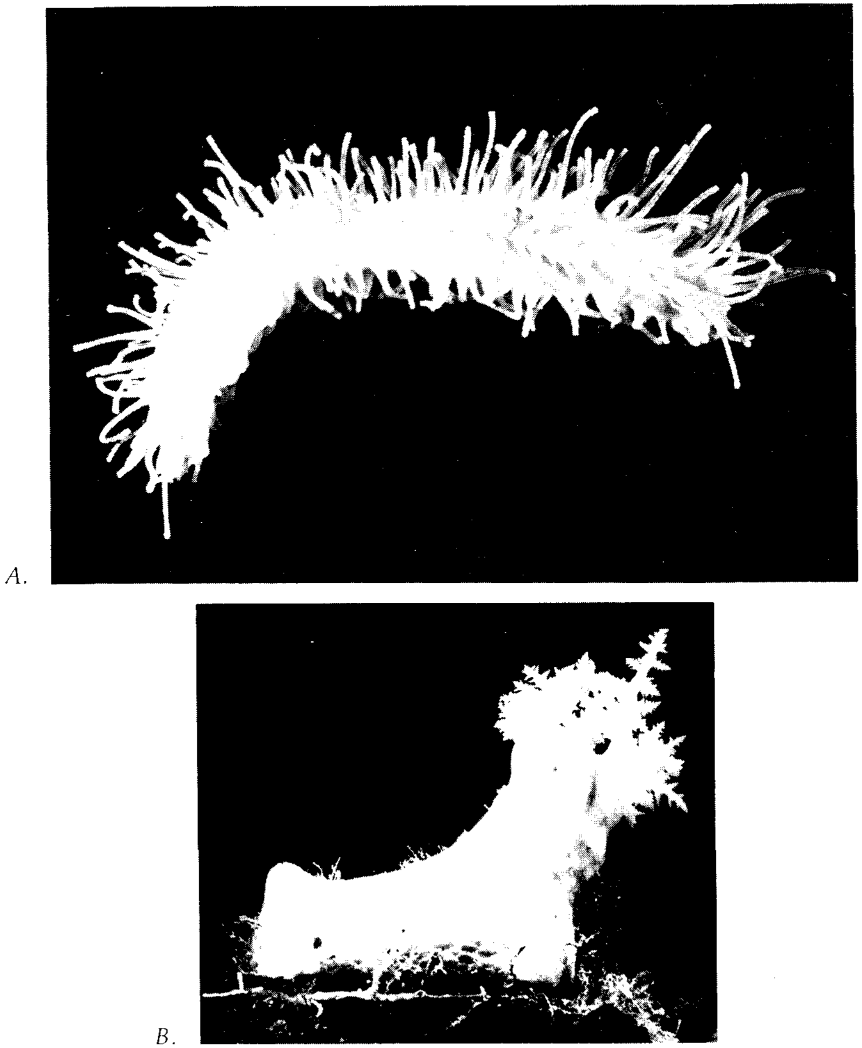


Fig. 26-19 Clase HOLOTUROIDEOS. *A. Eupenctata quinquesemita; B. Psolus chitonoides. (Cortesía de G. McDonald.)*

26-13 Historia natural

Las holoturias se mueven perezosamente en el fondo del mar o excavan en el barro superficial o en la arena manteniendo sólo los extremos del cuerpo fuera, pero si se las molesta se contraen lentamente. Se alimentan de substancias orgánicas de los detritos del fondo, que llevan a la boca, o de plancton cogido con el mucus que recubre los tentáculos. Se desplazan lentamente mediante los pies ambulacrales o por movimientos musculares del cuerpo. *Pelagothuria,* que nada libremente, es una excepción; flota con la ayuda de una membrana y de papilas de sostén. Encima o dentro de las holoturias viven varios comensales o parásitos, entre ellos un anélido y un cangrejo y, en los trópicos, un pez, *Carapus (Fierasfer),* que habita en la cloaca pero sale para comer. Algunas holoturias poseen órganos de Cuvier asociados con el recto. Cuando son molestadas o atacadas, estos órganos son expulsados por el ano e inmovilizan al atacante con una masa de túbulos viscosos y adhesivos. La holoturia se aleja arrastrándose y más tarde regenera los túbulos. En otros *(Holothuria, Sti-*

chopus) la pared
diversos órganos, q
tas holoturias orie
dejan secar al sol,
che-de-mer», empl

(liri

26-14 Estructura

Estos equinodermo
de debajo de las l
dades abisales. El
forma de copa, fo

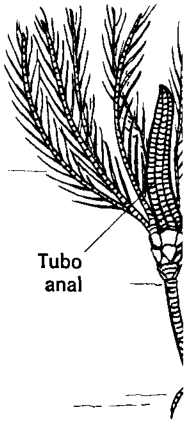


Fig. 26-20 Clase CRI rido.

(Cortesía

de una membrana y
dentro de las holo-
s o parásitos, entre
o y, en los trópicos,
ue habita en la cloa-
gunas holoturias po-
iados con el recto.
cadas, estos órganos
inmovilizan al ata-
os viscosos y adhesi-
strándose y más tar-
tros *(Holothuria, Sti-*

chopus) la pared del cuerpo se rompe y expulsa diversos órganos, que más tarde se regeneran. Ciertas holoturias orientales se recogen, se hierven y dejan secar al sol, formando el «trepang» o «bêche-de-mer», empleado para hacer sopa.

Clase Crinoideos
(lirios de mar, plumas de mar)

26-14 Estructura e Historia natural

Estos equinodermos, de aspecto de flor, viven desde debajo de las líneas de marea hasta profundidades abisales. El cuerpo es un **cáliz** pequeño en forma de copa, formando por láminas calizas, al cual se unen cinco **brazos** flexibles que se bifurcan para formar diez o más apéndices estrechos y provistos de **pínnulas** laterales y alargadas, dispuestas como las barbas de una pluma. Los lirios de mar (figs. 26-20 y 26-21) poseen un **pedúnculo** largo y articulado que se extiende desde la superficie inferior o aboral del cáliz y fija al crinoideo al fondo del mar mediante unas prolongaciones en forma de raíces; las estrellas plumosas *(Antedon)* carecen de pedúnculo, pero tienen **cirros** flexibles para coger objetos en el agua (fig. 26-1). Tanto la boca como el ano se hallan en la superficie superior u oral del disco; el ano se halla frecuentemente sobre un cono elevado. La superficie oral de cada brazo y cada pínnula posee un surco ambulacral abierto, tapizado de cilios y bordeado por pies ambulacrales tentaculiformes. El alimento consiste en plancton microscópico y detritos, capturados por los tentáculos y llevado por medio de cilios a la boca. No hay placa madrepórica. En contraste con los demás equinodermos, el sistema nervioso es principalmente aboral y está localizado en un órgano complejo situado en el ápice del cáliz. De allí salen nervios que van a los brazos y a los cirros. El celoma es pequeño, y las gónadas no suelen estar diferenciadas; los gametos se producen a partir de tejido epitelial en las pínnulas. Algunos crinoideos ponen sus huevos directamente en el agua; en otras especies permanecen adheridos a las pínnulas hasta que hacen eclosión. Algunas especies

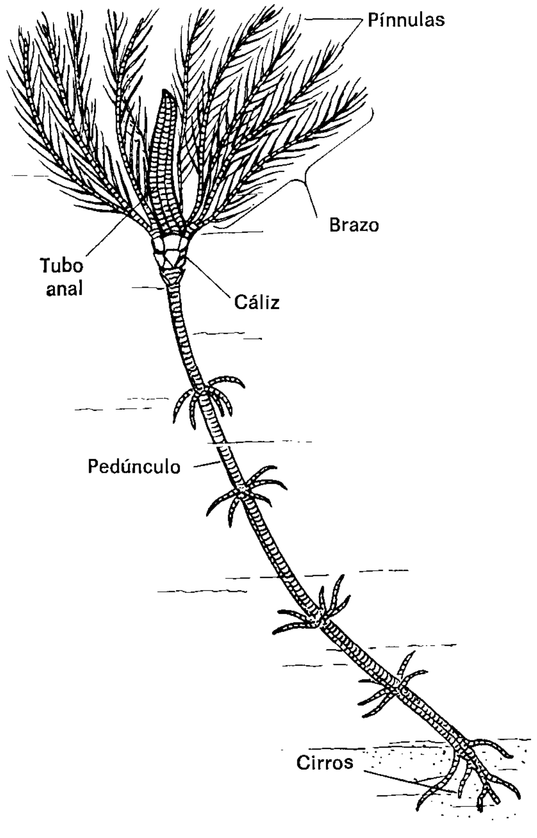


Fig. 26-20 Clase CRINOIDEOS: Un crinoideo simple adherido.

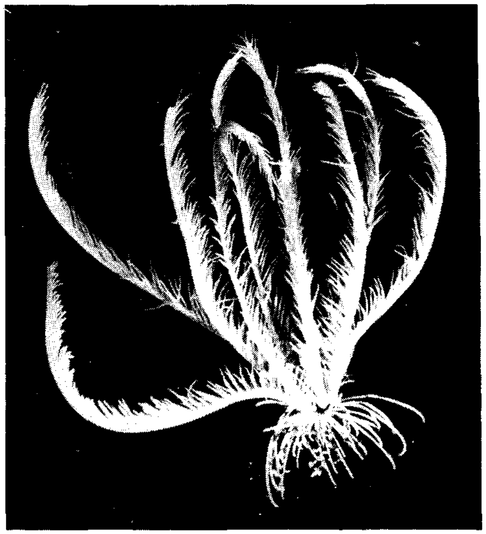


Fig. 26-21 Clase CRINOIDEOS: Crinoideo de vida libre del género *Antedon. (Cortesía de G. McDonald.)*

incuban los huevos. En la mayoría de los crinoideos sale del huevo una larva vitelaria (doliolaria). La larva se alimenta del vitelo del huevo y no posee boca. Después de unos pocos días de vida libre, se adhiere por el extremo anterior y luego se desarrollan el pedúnculo, el disco y los brazos. Los crinoideos tienen gran capacidad de regeneración, pues son capaces de desprenderse de los brazos o gran parte del cáliz y luego renovar estas partes. No se conocen animales que se alimenten regularmente de crinoideos. Poseen numerosos comensales y parásitos, especialmente poliquetos extraños *(Polynoe, Myzostomum)* en los brazos y el disco. Algunos pequeños gasterópodos excavan orificios en los crinoideos para comerse sus partes blandas.

Los crinoideos fueron especialmente abundantes en el Paleozoico, y muchos lechos calizos gruesos del mundo están formados principalmente de crinoideos fósiles. De las especies vivientes, unas 80 son lirios de mar que viven adheridos al fondo, sobre los arrecifes de coral y en otros lugares, formando extensos «jardines». El resto son plumas de mar, de vida libre, como *Antedon,* que pueden nadar empleando sus largos brazos pero que comúnmente cogen objetos del fondo mediante sus cirros. Muchos crinoideos vivientes son brillantes —amarillos, rojos, blancos, verdes o pardos— cuando están vivos. Las plumas de mar abundan especialmente en los arrecifes coralinos del Pacífico.

Clasificación

Tipo Equinodermos (Echinodermata)

Simetría radial, cuerpo de ordinario formado por 5 ambulacros (radios) provistos de pies ambulacrales, los cuales alternan con 5 interambulacros (interradios), alrededor de un eje oral-aboral; sin segmentación; pared del cuerpo con epidermis sobre placas calizas mesodérmicas que, generalmente, forman un endoesqueleto flexible o rígido, en forma de caja, con espinas salientes o prominencias redondeadas (no existen en los cohombros de mar); comúnmente con diminutos pedicelarios mandibulados; celoma grande subdividido en celoma perivisceral, sistema vascular acuoso y sistema perihemal, sexos de ordinario separados pero parecidos; larvas con simetría bilateral y vida libre antes de la metamorfosis; todos marinos; Cámbrico a Reciente; unas 5480 especies vivientes.

Subtipo A. Homalozoos (Homalozoa).

Carpoideos. Formas extinguidas sin **simetría radial,** con el cuerpo aplanado y provisto **de apéndices** peculiares. Cámbrico a Devónico.

Clase 1. †Homostelos (Homostela).

Sin brazo alimentario, con pedúnculo; cuerpo cocleariforme.

Clase 2. †Homoiostelos (Homoiostela).

Con brazo alimentario y pedúnculo; cuerpo asimétrico.

Clase 3. †Estilóforos (Stylophora).

Con brazo alimentario pero sin pedúnculo; cuerpo asimétrico.

Subtipo B. Crinozoos (Crinozoa).

Con la boca y el ano en la parte superior; **cuerpo** en un esqueleto en forma de copa o cáliz; **normalmente** fijo por el pedúnculo aboral o **la superficie** aboral.

Clase 4. †Cistoideos (Cystoidea).

Cáliz oval, adherido directamente o mediante **un** pedúnculo vertical; no suele estar dividido en **5** partes. Ordoviciense a Devónico. †*Echinosphaerites,* Ordoviciense.

Clase 5. †Blastoideos (Blastoidea).

Cáliz en forma de capullo, dividido en 5 partes y formado por 13 placas grandes; adherido directamente o mediante un corto pedúnculo vertical. Ordoviciense a Pérmico. †*Pentremites,* Carbonífero.

Clase 6. †Eocrinoideos (Eocrinoidea).

Cáliz oval, adherido por un pedúnculo; sin poros tecales ni rombos poríferos diferenciados; brazos no ramificados. Cámbrico a Ordoviciense. †*Macrocystella.*

Clase 7. †Paracrinoideos (Paracrinoidea).

Cáliz con numerosas placas que no están dispuestas en serie; sin tegmen. Ordoviciense.

Clase 8. Crinoide

Lirios de mar, plu
copa, simétrico, e
adheridos por un p
ca y el ano en la
ciente; unas 630
cies fósiles. †*Eocys*
Cámbrico inferior;

Subtipo C. Equin

Sin brazos, globoi

Clase 9. †Edrioast

Cáliz discoidal, si
do por muchas pl
por la superficie
†*Stromatocystites,*
medio; †*Edrioast*
una ventosa basal,

Clase 10. †Helico

Cáliz fusiforme, p
pedúnculos ni bra
aboral en extrem
†*Helicoplacus,* ha
equinodermos más

Clase 11. Holotur

Cohombros de ma
salchicha o vermif
brazos, espinas o
estar formado úni
cas en la pared de
dios) generalment
deada por tentác
ano posterior; la
ratorios. Ordovici
cies vivientes.

Orden 1. Dacti
táculos simples, c
fina. *Sphaerothuri*

Orden 2. Aspir
general 20 *tentác*
cado (peltado) a
merosos pies am
presentes. *Holoth*

Clase 8. Crinoideos (Crinoidea).

Lirios de mar, plumas de mar. Cáliz en forma de copa, simétrico, en 5 partes; brazos ramificados, adheridos por un pedúnculo o de vida libre; la boca y el ano en la superficie oral; Cámbrico a Reciente; unas 630 especies vivientes y 5000 especies fósiles. †*Eocystites,* pedunculado, de vida libre. Cámbrico inferior; *Antedon,* pluma de mar.

Subtipo C. Equinozoos (Echinozoa).

Sin brazos, globoides y libres.

Clase 9. †Edrioasteroideos (Edrioasteroidea).

Cáliz discoidal, sin pedúnculo ni brazos, constituido por muchas placas pequeñas; libre o adherido por la superficie aboral. Cámbrico a Carbonífero. †*Stromatocystites,* plano, de vida libre. Cámbrico medio; †*Edrioaster,* probablemente fijo mediante una ventosa basal, Ordoviciense.

Clase 10. †Helicoplacoideos (Helicoplacoidea).

Cáliz fusiforme, plegado en espiral, extensible, sin pedúnculos ni brazos; de vida libre; polo oral y aboral en extremos opuestos. Cámbrico inferior. †*Helicoplacus,* hallado con †*Eocystites,* son los equinodermos más antiguos.

Clase 11. Holoturoideos (Holothuroidea).

Cohombros de mar. Cuerpo alargado, en forma de salchicha o vermiforme, pared coriácea o fina; sin brazos, espinas o pedicelarios; el esqueleto suele estar formado únicamente por placas microscópicas en la pared del cuerpo; pies ambulacrales (podios) generalmente presentes; boca anterior, bordeada por tentáculos retráctiles; intestino largo, ano posterior; la cloaca suele tener árboles respiratorios. Ordoviciense a Reciente; unas 900 especies vivientes.

Orden 1. Dactiloquirotas (Dactylochirota). Tentáculos simples, cuerpo encerrado en una concha fina. *Sphaerothuria.*

Orden 2. Aspiroquidotas (Aspidochirota). Por lo general 20 tentáculos (15 a 30), cada uno ramificado (peltado) a partir del pedúnculo central; numerosos pies ambulacrales; árboles respiratorios presentes. *Holothuria, Stichopus, Batyplotes.*

Orden 3. Elasípodos (Elasipoda). De 10 a 20 tentáculos peltados; pocos pies ambulacrales; boca, por lo general ventral; no hay árboles respiratorios; pelágicos, hasta 5000 m de profundidad. *Pelagothuria, Psychropotes.*

Orden 4. Dendroquirotas (Dendrochirota). Generalmente 10 tentáculos (hasta 30), con ramas arboriformes; numerosos pies ambulacrales; hay árboles respiratorios. *Cucumaria, Thyone, Psolus.*

Orden 5. Molpádidos (Molpadida). 15 tentáculos (raramente 10), pequeños, digitiformes; pies ambulacrales sólo como papilas anales; hay árboles respiratorios. *Molpadia, Caudina.*

Orden 6. Apódidos (Apodida). De 10 a 20 tentáculos o más, en forma de dedo o de pluma; no hay pies ambulacrales ni árboles respiratorios. *Leptosynapta, Chiridota.*

Clase 12. Equinoideos (Echinoidea).

Erizos de mar, dólares de arena, etc. Esqueleto (concha) generalmente rígido y globuloso, discoidal o acorazonado; con espinas móviles y pedicelarios con 3 mandíbulas; pies ambulacrales delgados con ventosas; intestino largo, delgado y arrollado; boca y ano centrales o laterales. Ordoviciense a Reciente; unas 860 especies vivientes y 7200 especies fósiles.

Subclase 1. Periscoequinoideos (Perischoechinoidea). Interambulacros compuestos de 1 a 14 hileras de placas, ambulacros de 2 a 20 columnas; no hay esferidios.

Orden 1. Cidáridos (Cidaroida). Caparazón rígido y globuloso; placa madrepórica interambucral; interambulacros constituidos por 2 a 4 ambulacros de 2 hileras de placas; cada placa interambulacral con una espina ancha. Carbonífero a Reciente. †*Archaeocidaris, Cidaris.*

Subclase 2. Euequinoideos (Euechinoidea). Interambulacros y ambulacros con 2 hileras de placas cada uno; esferidios presentes.

Superorden 1. Diadematáceos (Diadematacea). Caparazón regular; linterna presente; dientes con surcos.

Orden 2. Diademátidos (Diadematoida). Espinas en general finamente dentadas. Jurásico a Reciente. *Diadema,* delgadas espinas de hasta 30 cm de longitud. Pacífico, Antillas y Florida.

Orden 3. Equinotúridos (Echinothurioida). Espinas lisas. Cretácico a Reciente. *Echinothuria.*

Orden 4. Pedinoideos (Pedinoidea). Caparazón rígido, espinas sólidas, membrana peristomial con 10 placas bucales *Caenopedia,* único género viviente.

Superorden 2. Equináceos (Echinacea). Caparazón rígido y regular; linterna presente, dientes carinados.

Orden 5. Fimosomátidos (Phymosomatoida). 3 placas ambulacrales compuestas, de regular tamaño; placas interambulacrales generalmente con más de un tubérculo; las barras de la parte superior de la linterna separadas; tubérculos primarios sin perforar. Jurásico a Reciente. †*Phymosoma,* Eoceno; *Glyptocidaris,* del Japón, es la única especie viviente.

Orden 6. Arbácidos (Arbacioida). Placas ambulacrales compuestas por una placa primaria mediana y una placa corta a cada lado; las barras de la parte superior de la linterna separadas; los tubérculos primarios sin perforar. Cretácico a Reciente. *Arbacia,* erizo de mar común.

Orden 7. Temnopléuridos (Temnopleuroida). Placas ambulacrales compuestas formadas por 2 placas primarias con una placa estrecha entre sus extremos exteriores; los surcos para las branquias generalmente profundos y finos. Eoceno a Reciente. *Temnopleurus Toxopneustes.*

Orden 8. Equínidos (Echinoida). Placas ambulacrales compuestas formadas por 2 placas primarias con una placa estrecha entre sus extremos exteriores; los surcos para las branquias son poco profundos; las barras de la parte superior de la linterna están unidas. Cretácico a Reciente. *Echinus, Strongylocentrotus.*

Orden 9. Salenioideos (Salenioidea). Una gran placa anal hace que el ano se halle fuera del centro en el periprocto. Jurásico a Reciente. *Acrosalenia.*

Orden 10. †Hemicidaroideos (Hemicidaroidea). No hay placas anales en el periprocto; los tubérculos primarios de las placas del caparazón están perforados. Triásico a Cretácico.

Superorden 3. Gnatostomados (Gnathostomata). Caparazón irregular; linterna presente; dientes carinados.

Orden 11. Holectípidos (Holectypoida). Ambulacros estrechos en la superficie oral; dientes de la linterna con rebordes laterales. Jurásico a Reciente. †*Holectypus, Echinoneus.*

Orden 12. Clipeastéridos (Clypeasteroida). Dólares de arena. En la superficie oral los ambulacros son más anchos que los interambulacros; sin rebordes laterales en los dientes. Cretácico a Reciente. *Echinocyamus, Clypeaster,* muchos del Oligoceno al Plioceno, sólo 12 especies del Reciente.

Superorden 4. Atelostomados (Atelostomata). Caparazón rígido, irregular; sin linterna.

Orden 13. Nucleolítidos (Nucleolitoida). Ambulacros de la superficie oral petaliformes; los pétalos todos iguales, con poros desiguales. Jurásico inferior a Reciente. †*Nucleolites,* †*Galeropygus, Apatopygus.*

Orden 14. Casidúlidos (Cassiduloida). Ambulacros de la superficie aboral petaliformes; pétalos similares, con poros iguales. †*Cassidulus; Echinolampas,* Jurásico a Reciente en el mar Rojo, las Antillas y África.

Orden 15. Holastéridos (Holasteroida). Ambulacros de la superficie oral petaliformes; pétalos no todos iguales, no hundidos. Jurásico a Reciente. †*Holaster, Calymne.*

Orden 16. Espatángidos (Spatangoida). Erizos acorazonados. Ambulacros de la superficie aboral petaliformes; pétalos no todos iguales, hundidos hacia dentro. Cretácico a Reciente. †*Toxaster, Echinocardium, Spatangus.*

Clase 13. †Ofiocistioideos (Ophiocistioidea).

Discoidales, encerrados en placas excepto la boca; 6 pares de pies ambulacrales gigantes en cada ambulacro. Ordoviciense a Devónico. †*Sollasina.*

Subtipo D. Asterozoos (Asterozoa).

Equinodermos de movimientos libres, con simetría radial y brazos muy desarrollados.

Clase 14. Esteleroideo

Equinodermos pentám
cuerpo formado por u
puestos radialmente. (
especies vivientes.

Subclase 1. Somasterc
zos petaloideos, con l
las barbas del raquis (
quelético (marco bucal

Orden 1. Platiastéri
cros muy abiertos; b
interambulacrales larg
inferior a Reciente. †
trella de mar conocida
encontrado frente a la
animales emparentado
millones de años.

Subclase 2. Asteroide
mar. Cuerpo aplanado,
tagonal; de 5 a 50 b
destacados del disco;
mado por osículos se
rios cortos; surcos a
a 4 hileras de pies an
rica aboral; superficie
grande; en su mayorí
Reciente; 1600 especie

Orden 2. Fanerozo
con 2 hileras de placas
aborales; no hay pedi
bulacrales en 2 hilera
†*Petraster; Ctenodisc*
brazos flexibles; *Derm*

Orden 3. Espinulos
ginales pequeñas; pedi
Henricia, brazos delga
1 a 14 brazos; *Pteras*
dora.

Orden 4. Forcipulad
ginales inconspicuas;
las cruzadas. *Pycnopo*
de, de 18 a 24 radios,
rias, Pisaster, estrellas
rias, incuba a las crí
brazos.

arazón están per-

(Gnathostomata).
sente; dientes ca-

ctypoida). Ambu-
oral; dientes de
s. Jurásico a Re-

easteroida). Dóla-
al los ambulacros
ıbulacros; sin re-
retácico a Recien-
ıchos del Oligoce-
del Reciente.

ıtelostomata). Ca-
ıterna.

eolitoida). Ambu-
iformes; los péta-
siguales. Jurásico
es, †*Galeropygus,*

luloida). Ambula-
aliformes; pétalos
assidulus; Echino-
el mar Rojo, las

asteroida). Ambu-
aliformes; pétalos
ırásico a Reciente.

atangoida). Erizos
ı superficie aboral
iguales, hundidos
e. †*Toxaster, Echi-*

ocistioidea).

s excepto la boca;
antes en cada am-
o. †*Sollasina.*

oa).

ibres, con simetría
os.

Clase 14. Esteleroideos (Stelleroidea).

Equinodermos pentámeros, de vida libre, con el cuerpo formado por un disco central y brazos dispuestos radialmente. Cámbrico a Reciente. 3600 especies vivientes.

Subclase 1. Somasteroideos (Somasteroidea). Brazos petaloideos, con los osículos dispuestos como las barbas del raquis de una pluma. Sin anillo esquelético (marco bucal) alrededor de la boca.

Orden 1. Platiastéridos (Platyasterida). Ambulacros muy abiertos; brazos con series de osículos interambulacrales largos (virgalios). Ordoviciense inferior a Reciente. †*Villebrunaster,* primera estrella de mar conocida; *Platasterias,* fósil viviente encontrado frente a la costa de México, todos los animales emparentados se extinguieron hace 400 millones de años.

Subclase 2. Asteroideos (Asteroidea). Estrellas de mar. Cuerpo aplanado, en forma de estrella o pentagonal; de 5 a 50 brazos, generalmente no muy destacados del disco; endoesqueleto flexible, formado por osículos separados; espinas y pedicelarios cortos; surcos ambulacrales abiertos, con 2 a 4 hileras de pies ambulacrales; placa madrepórica aboral; superficie oral hacia abajo; estómago grande; en su mayoría depredadores. Cámbrico a Reciente; 1600 especies vivientes y 300 fósiles.

Orden 2. Fanerozonios (Phanerozonia). Brazos con 2 hileras de placas marginales; las pápulas son aborales; no hay pedicelarios cruzados; pies ambulacrales en 2 hileras. Ordoviciense a Reciente. †*Petraster; Ctenodiscus; Luidia,* disco pequeño, brazos flexibles; *Dermasterias.*

Orden 3. Espinulosos (Spinulosa). Placas marginales pequeñas; pedicelarios sencillos o sin ellos. *Henricia,* brazos delgados, cilíndricos; *Solaster,* de 1 a 14 brazos; *Pteraster,* con una cámara incubadora.

Orden 4. Forcipulados (Forcipulata). Placas marginales inconspicuas; pedicelarios con mandíbulas cruzadas. *Pycnopodia,* costa del Pacífico, grande, de 18 a 24 radios, disco blando y plano; *Asterias, Pisaster,* estrellas de mar comunes; *Leptasterias,* incuba a las crías. *Stephanasterias*, hasta 9 brazos.

Subclase 3. Ofiuroideos (Ophiuroidea). Ofiuras. El cuerpo es un disco central con 5 brazos delgados, articulados y flexibles; pies ambulacrales en 2 hileras, sensoriales, sin ventosas ni pedicelarios; estómago sacciforme, sin ciegos ni ano; placa madrepórica aboral; de vida libre, activas. Carbonífero a Reciente; unas 2000 especies vivientes y 180 fósiles; 3 órdenes extinguidos y 2 del Reciente.

Orden 5. Ofiúridos (Ophiurae). Brazos no ramificados que no pueden retorcerse ni volverse hacia la boca; discos y brazos generalmente cubiertos de placas *Ophiothrix; Ophiura,* Cretácico a Reciente.

Orden 6. Euriálidos (Euryalae). Brazos a menudo ramificados que pueden retorcerse y dirigirse hacia los objetos para agarrarlos; disco y brazos con piel gruesa. *Gorgonocephalus.*

Bibliografía

Binyon, John. 1972. Physiology of echinoderms. Nueva York, Pergamon Press. X + 264 pp., 25 figs.

Boolootian, R. A. (dir.). 1966. Physiology of Echinodermata. Nueva York, Interscience Publishers, a division of John Wiley & Sons, Inc. XVII + 822 pp., ilus.

Clark, A. H. 1921. Sea-lilies and feather stars. Smitsonian Institution, Miscellaneous Collections, vol. 72, no. 7, pp. 1-43, 16 láms., 63 figs.

———. 1915-1950. A monograph of the existing crinoids. Vol. 1, *U.S. National Museum Bulletin* 82, 4 + partes. *Incompleto.*

Cuénot, L. 1948. Echinodermes. *En* P.-P. Grassé, Traité de zoologie. París, Masson et Cie. Vol. 11, pp. 1-363, 399 figs.

Durham, J. W., y K. E. Caster, 1963. Helicoplacoidea: a new class of Echinodermus. *Science,* vol. 140, pp. 820-822, ilus.

Fell, H. B. 1962. A surviving Somasteroid from the Eastern Pacific Ocean. *Science,* vol. 136, pp. 633-636, 3 figs.

Fisher, W. K. 1911-1930. Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters. *U.S. National Museum Bulletin* 76, 3 pts., 1020 pp., 296 láms.

Florkin, M., y B. Scheer (dirs.). 1969. Chemical zoology. vol. 3. Echinodermata. Nueva York, Academic Press, Inc. XX + 687 pp., ilus.

Galtsoff, P. S., y V. L. Loosanoff. 1950. Natural history and methods of controlling the starfish *(Asterias forbesi* Desor). *U.S. Bureau of Fisheries Bulletin,* vol. 49, pp. 75-132, 32 figs.

Harvey, E. B. 1956. The American Arbacia and other sea urchins. Princeton, N. J., Princeton University Press. XIV + 10 + 298 pp., 16 láms., 12 figs. *Historia natural, embriología, sumario de estudios experimentales.*

Hyman, L. H. 1955. Echinodermata. *En* The invertebrates. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. Vol. 4, VII + 763 pp., 280 figs. *Extenso, mucha bibliografía.*

Jennings, H. S. 1907. Behavior of the starfish *Asterias forreri* De Loriol. *University of California Publications in Zoology*, vol. 4, pp. 53-185, 19 figs.

MacBride, E. W. 1896. The development of *Asterina gibbosa. Quarterly Journal of Microscopical Science*, n.s., vol. 38, pp. 339-411, láms. 18-29.

Millot, N. (dir.). 1967. Echinoderm biology. Nueva York, Academic Press, Inc. XIV + 240 pp.

Moore, R. C. (dir.). 1966-1967. Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence, University of Kansas Press. Part S. *Echinodermata*, 1, 1967. Vol. 1, XXIX + 296 pp., 176 figs. 1967. Vol. 2, 297-650 pp., 224 figs. *Echinodermata*, 3, 1966. Vol. 1, XXX + 366 pp., 272 figs. 1966. Vol. 2, 329 pp., 262 figs.

Mortensen, Theodore. 1927. Handbook of the echinoderms of the British Isles. Londres, Oxford University Press. IX + 471 pp., 269 figs.

———. 1928-1951. Monograph of the Echinoidea. Copenhagen, C. A. Reitzel. «5» vols. (= 16), 4434 pp., 551 láms., 2468 figs.

Nichols, David. 1962. Echinoderms. Londres, Hutchinson & Co., Ltd. 200 pp., 26 figs. *Conciso, moderno, descripción general con bibliografía.*

27

Tipo Cord
Cordados

El tipo CORDADOS (gr.
po mayor y más signi
vista ecológico dentro
deuterostomas, y com
vertebrados y todos lo
igual que otros tipos g
los MOLUSCOS y ARTR
buido por todos los h
de agua dulce. El tipo
animales existentes en
sible excepción de los
resulta para el homb
Debido a esto y a qu
bre, ha sido objeto
ción desproporcionada
gos durante años. Ha
jor conocido. En reali
diferentes de organism
res son todos marino
vértebras; abarcan a
fioxos. Todos los demá
de vida libre y compre
tiles, aves y mamíferos
yor de los grupos. Este
y la evolución del ti
(fig. 27-1), la estructu
cordados inferiores, y
de los vertebrados.

Treatise on inverte-
University of Kansas
1, 1967. Vol. 1, XXIX
. 2, 297-650 pp., 224
ol. 1, XXX + 366 pp.,
, 262 figs.
dbook of the echino-
ndres, Oxford Univer-
igs.
the Echinoidea. Co-
vols. (= 16), 4434

ns. Londres, Hutchin-
s. *Conciso, moderno,*
grafía.

27

Tipo Cordados: Cordados inferiores

El tipo CORDADOS (gr. *chorda,* cordón) es el grupo mayor y más significativo desde el punto de vista ecológico dentro de la línea evolutiva de los deuterostomas, y comprende algunos grupos invertebrados y todos los animales vertebrados. Al igual que otros tipos grandes y afortunados, como los MOLUSCOS y ARTRÓPODOS, se encuentra distribuido por todos los hábitats: marino, terrestre y de agua dulce. El tipo incluye todos los grandes animales existentes en la actualidad (con la posible excepción de los cefalópodos) y, por ello, resulta para el hombre el tipo más familiar. Debido a esto y a que el tipo incluye al hombre, ha sido objeto de un interés y una atención desproporcionadas por parte de los zoólogos durante años. Ha llegado a ser el tipo mejor conocido. En realidad comprende dos grupos diferentes de organismos. Los *cordados inferiores* son todos marinos, pequeños y carecen de vértebras; abarcan a los tunicados, salpas y anfioxos. Todos los demás cordados son *vertebrados de vida libre* y comprenden los peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Éste es con mucho el mayor de los grupos. Este capítulo describe el origen y la evolución del tipo, sus caracteres comunes (fig. 27-1), la estructura e historia natural de los cordados inferiores, y las características generales de los vertebrados.

27-1 Características

1 Una estructura de sostén, el notocordio, dorsal y en forma de bastón presente al menos durante parte del ciclo biológico.
2 Un cordón nervioso dorsal y hueco presente durante parte del ciclo biológico.
3 Hendiduras branquiales en la región faríngea durante alguna fase del ciclo biológico.
4 A menudo con una cola saliente detrás del ano.
5 Simetría bilateral, con tres capas germinativas y cuerpo segmentado.
6 Celoma de origen enterocelo y bien desarrollado (excepto en los UROCORDADOS).
7 El esqueleto, si existe, es un endoesqueleto formado en el mesodermo.
8 Sistema circulatorio cerrado con un corazón ventral (excepto en los UROCORDADOS).
9 Sexos normalmente separados (pocos presentan hermafroditismo o protandria); ovíparos o vivíparos.

Entre las características mencionadas, las tres primeras en conjunto son definitivas para distinguir a los CORDADOS de los otros tipos (fig. 27-2). Estos caracteres se forman en el embrión joven de los cordados; en el adulto persisten, están alterados o pueden desaparecer.

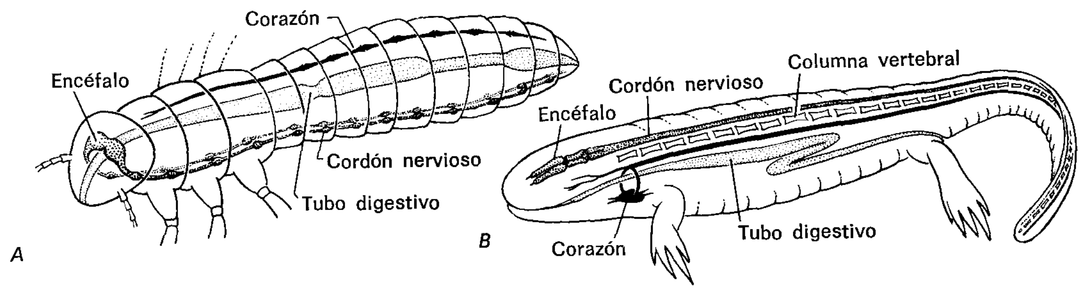


Fig. 27-1 Diferencias básicas entre *(A)* un animal no cordado (insecto) y *(B)* un cordado (salamandra), en cuanto a la posición del sistema nervioso, el tubo digestivo y el corazón; esquemático.

El **notocordio** es la principal estructura de sostén del cuerpo del cordado. En el embrión joven se forma sobre el intestino primitivo en forma de un bastón alargado de células que contiene una matriz gelatinosa y está revestido de tejido conjuntivo fibroso. Forma una vara flexible y rígida sobre la que pueden actuar los músculos para la locomoción. En los tunicados existe en la cola y sólo durante las fases larvarias. En los anfioxos y formas superiores se extiende a lo largo de todo el cuerpo. Persiste durante toda la vida y forma el principal eje de sostén en los anfioxos y en las lampreas, pero desde los peces hasta los mamíferos, se rodea después, o es substituido, por la columna vertebral ósea o cartilaginosa.

El **cordón nervioso** se forma en la superficie dorsal del embrión primitivo, poco después de la fase de gástrula. La invaginación del ectodermo produce el cordón tubular y hueco, que queda situado encima del notocordio. El extremo anterior se ensancha y forma una vesícula cerebral simple en las larvas de tunicado y en los anfioxos, pero en todos los vertebrados se engruesa y diferencia formando el encéfalo, el cual se complica progresivamente en las formas superiores. En los tunicados, el cordón y la vesícula degeneran en un ganglio durante la metamorfosis. A partir de las lampreas el cordón nervioso está rodeado por los arcos neurales de las vértebras, que lo protegen, y el encéfalo está encerrado dentro de una caja o cráneo.

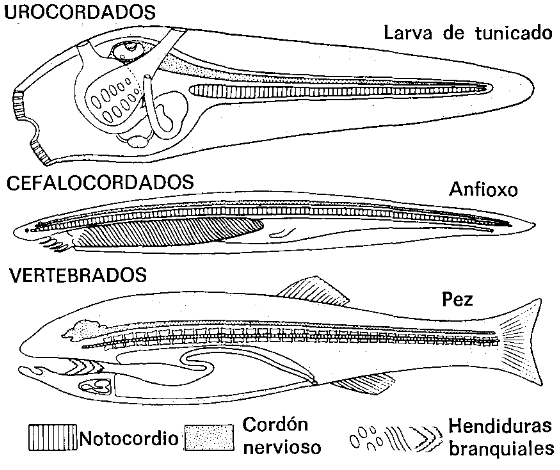


Fig. 27-2 Tipo CORDADOS. Rasgos básicos de tres subtipos; esquemático.

Las **bolsas branquiales** pares se desarrollan a ambos lados de la faringe embrionaria (tubo digestivo). Se forman a partir de evaginaciones del endodermo de la faringe y una invaginación correspondiente del ectodermo de la parte exterior del cuerpo; la pared se perfora, formando una hendidura branquial. En los vertebrados superiores, que respiran por pulmones, como las aves y los mamíferos, las hendiduras branquiales se desarrollan sólo en el embrión, no continúan desarrollándose y desaparecen antes del nacimiento. No son nunca funcionales. En los peces, que respiran por branquias, cada hendidura está bordeada por numerosos filamentos alargados que contienen vasos sanguíneos, formando una branquia funcional. El agua, que contiene oxígeno disuelto, pasa por la boca y la faringe y sale por los filamentos, donde la sangre elimina el anhídrido carbónico y adquiere oxígeno, de manera que las branquias tienen por función la respiración externa. Todos los cordados acuáticos, desde los tunicados hasta los anfibios, respiran por branquias. En los anfibios, que se transforman de larvas acuáticas en adultos que respiran aire, las branquias se pierden en la metamorfosis.

27-2 Origen y ev

No se han hallad
cámbricas, donde
animales. Los m
vieran el cuerpo
que facilitaran su
tebrados son vari
Ordoviciense (fig.
vertebrados cons
veces dominantes
y muestran una
actualmente vivi
peces óseos apar
y más adelante a
Los anfibios prob
crosopterigios. A

TABLA 27-1
PRINCIPALES DIVISI
(Para más detalles v

Subtipos y s

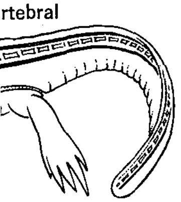
UROCORDADOS
Notocordio y cord
en la larva; adulto
túnica secretada

CEFALOCORDADOS
Notocordio y cord
largo de todo el c
te, como las hendi

VERTEBRADOS
Sin verdaderas ma
dices pares

Superclase PECES:
Aletas pares, bran
con escamas

Superclase TETRÁPO
Extremidades pare
córnea y esqueleto



dado (sala-
squemático.

ueco, que queda si-
El extremo anterior
sícula cerebral sim-
en los anfioxos, pero
ngruesa y diferencia
se complica progre-
riores. En los tuni-
la degeneran en un
sis. A partir de las
stá rodeado por los
as, que lo protegen,
dentro de una caja

es se desarrollan a
nbrionaria (tubo di-
le evaginaciones del
na invaginación co-
de la parte exterior
fora, formando una
vertebrados superio-
s, como las aves y
branquiales se de-
o continúan desarro-
del nacimiento. No
peces, que respiran
está bordeada por
s que contienen va-
branquia funcional.
disuelto, pasa por
los filamentos, donde
arbónico y adquiere
ranquias tienen por
. Todos los corda-
ados hasta los an-
En los anfibios, que
icas en adultos que
pierden en la meta-

27-2 Origen y evolución de los cordados

No se han hallado restos de cordados en las rocas cámbricas, donde se hallan los primeros fósiles de animales. Los más primitivos es probable que tuvieran el cuerpo blando, sin elementos esqueléticos que facilitaran su conservación. Los primeros vertebrados son varios grupos de peces del Silúrico y Ordoviciense (fig. 12-17). A partir de entonces los vertebrados constituyen elementos comunes, y a veces dominantes, del registro de animales fósiles, y muestran una serie progresiva hacia los tipos actualmente vivientes. Los primeros tiburones y peces óseos aparecen en depósitos de agua dulce y más adelante ambos grupos invadieron el mar. Los anfibios probablemente derivaron de los peces crosopterigios. Aparecen por primera vez en las rocas devónicas, y en el Carbonífero presentaban una gran abundancia y variedad. Las primeras salamandras y ranas (Jurásico) estaban ya diferenciadas como sus sucesores modernos. Los reptiles aparecieron en el Pérmico y se desarrollaron ampliamente en una gran variedad de tipos, dominantes en la era Mesozoica; luego, la mayor parte de los órdenes se extinguieron a fines del Cretácico. La primera ave *(†Archaeopteryx)* apareció en el Jurásico superior. Los mamíferos se originaron de los reptiles, iniciándose en el Triásico y diferenciándose ampliamente a principios del Terciario. El estudio de los fósiles ha contribuido mucho a la clasificación de los vertebrados y ha indicado el origen probable de la mayoría de los grandes grupos.

Desde hace más de 100 años los zoólogos han

TABLA 27-1
PRINCIPALES DIVISIONES DEL TIPO CORDADOS
(Para más detalles véase la clasificación en los capítulos 14, 28 y 34)

Subtipos y superclases	Clases y sus principales características	Véase capítulo
UROCORDADOS Notocordio y cordón nervioso sólo en la larva; adultos dentro de una túnica secretada	LARVÁCEOS: Diminutos, semejantes a renacuajos; túnica temporal; 2 hendiduras branquiales ASCIDIÁCEOS: Ascidias. Túnica con músculos esparcidos; numerosas hendiduras branquiales TALIÁCEOS: Túnica con bandas musculares circulares	27
CEFALOCORDADOS Notocordio y cordón nervioso a lo largo de todo el cuerpo y persistente, como las hendiduras branquiales	LEPTOCARDIOS: Anfioxos. Alargados, de aspecto de pez, segmentados; epidermis de un solo estrato, sin escamas; numerosas hendiduras branquiales	
VERTEBRADOS Sin verdaderas mandíbulas o apéndices pares	†OSTRACODERMOS: Peces antiguos acorazados. Escamas grandes, a menudo fusionadas formando un escudo cefalotorácico CICLÓSTOMOS: Piel sin escamas, boca chupadora; 5 a 16 pares de branquias	28
Superclase PECES: Aletas pares, branquias y piel con escamas	†PLACODERMOS: Peces antiguos. Mandíbulas primitivas; hendidura branquial completa, delante del hioides	29
	CONDRICTÍES: Tiburones y rayas. Piel con escamas placoideas; esqueleto cartilaginoso; 5 a 7 pares de branquias en hendiduras separadas OSTEICTÍES: Peces óseos. Piel con escamas cicloideas o ctenoideas; 4 pares de branquias en una cavidad común, debajo del opérculo	30
Superclase TETRÁPODOS: Extremidades pares, pulmones, piel córnea y esqueleto óseo	ANFIBIOS: Piel húmeda, blanda, sin escamas externas.	31
	REPTILES: Piel seca, con escamas o escudos	32
	AVES: Piel con plumas, extremidades anteriores transformadas en alas; de sangre caliente	33
	MAMÍFEROS: Piel con pelos; de sangre caliente; las hembras amamantan a las crías	34

especulado sobre el origen de los CORDADOS y en especial sobre el origen de los vertebrados como grupo dominante. Tal vez se ha escrito más acerca del origen y la evolución de los vertebrados y cordados que de todos los demás grupos juntos. Virtualmente, en este proceso, todos los tipos grandes y afortunados de invertebrados han sido sugeridos como antepasados y se han propuesto diversas teorías. Los dos motivos principales de tantas teorías divergentes son la gran diferencia morfológica existente entre los tipos invertebrados y vertebrados y la completa carencia de formas intermedias en el registro fósil. En consecuencia, las especulaciones sobre su origen se han centrado fundamentalmente en los caracteres embrionarios de las formas vivientes y en la morfología y embriología comparativa de los cordados más primitivos: los tunicados y los anfioxos. Se mencionan a continuación dos de las muchas teorías propuestas.

La **teoría de los anélidos** destaca el hecho de que los anélidos y los cordados presenten simetría bilateral y tengan el cuerpo segmentado, con órganos excretores segmentarios, celoma bien desarrollado, cordón nervioso y sistema circulatorio cerrado con vasos sanguíneos longitudinales. Si se invirtiera un anélido, su cordón nervioso pasaría a ocupar una posición dorsal respecto del tubo digestivo y la circulación de la sangre se parecería a la de un cordado; no obstante la boca sería entonces dorsal, a diferencia de la de los cordados, y quedarían alteradas otras relaciones dorsoventrales. Los anélidos, además, no poseen estructuras que sugieran un notocordio o hendiduras branquiales. Y aún más importante es el que su modelo embrionario de desarrollo (protostoma) difiera del de los cordados (deuterostoma). Por ello, esta teoría ha sido en gran parte desacreditada y desechada.

La **teoría de los equinodermos** se basa en los modelos de desarrollo. En el siglo veinte era evidente que los cordados se parecían más a los equinodermos y hemicordados, con los que compartía los caracteres embrionarios típicos de los deuterostomas: segmentación radial e indeterminada, conversión del blastóporo en el ano y formación enterocela del celoma. Los dos tipos invertebrados están también relacionados por sus larvas.

La larva tornaria de los enteropneustos y la larva bipinnaria bilateral de los equinodermos son diminutas y transparentes, con unas bandas ciliadas externas casi idénticas, y poseen igual número de cavidades celómicas; además, ambas larvas poseen un poro dorsal (figura 20-25; pár. 14-7). En realidad, el primer enteropneusto conocido (hemicordado) tiene una larva que un famoso zoólogo identificó como la de una estrella de mar. Si esta larva pequeña y blanda representa un antepasado de los cordados, la probabilidad de que se halle algún resto fósil que aclare el problema es muy remota. Por este motivo se está en la posición, bastante desagradable, de poder demostrar un cierto grado de relación al nivel del desarrollo, sin tener, en cambio, ninguna prueba concluyente en la forma de restos fósiles o tipos intermedios. Tal vez esta teoría sea correcta, pero no puede probarse.

27-3 Rasgos generales

En los otros tipos dominantes, tales como los artrópodos y moluscos, la uniformidad del plan básico del cuerpo del adulto y de la estructura de todo el tipo confiere a éste muchos en sus caracteres distintivos. En los cordados en conjunto, esto no es del todo así, debido a que los principales rasgos que los definen son embrionarios y también debido a que el tipo incluye un grupo (tunicados) que tiene un plan corporal muy diferente al del resto de los cordados. Los tunicados adultos muestran sólo uno de los caracteres que definen al tipo, esto es, las hendiduras branquiales faríngeas y son, por lo demás, irreconocibles como cordados. No obstante, exceptuando a este grupo, el tipo muestra una notable consistencia en cuanto a la estructura y la función, en especial en la subdivisión mayor y que ha tenido más éxito: el subtipo VERTEBRADOS. En realidad, se debe por completo a los vertebrados el éxito del tipo, por lo que es conveniente tratar brevemente a continuación algunos de los rasgos generales de los vertebrados que han conducido a este éxito.

Un rasgo notable de la estructura de los vertebrados es la presencia de un esqueleto interno o **endoesqueleto.** El endoesqueleto de los vertebrados se manifiesta en primer lugar por el notocordio, que se conserva como esqueleto interno único en los anfioxos, pero que, en los demás vertebrados, es reemplazado por una armazón más extensa de cartílago y/o hueso. Este endoesqueleto, que también existe en los equinodermos, sirve de protección a las partes del cuerpo blandas y/o vulnerables tales como el cerebro, de soporte rígido para el cuerpo, de superficie para la inserción de los músculos y de soporte rígido que permite el funcionamiento de los músculos.

La segunda característica principal que ha con-

o conocido (hemi-
n famoso zoólogo
la de mar. Si esta
nta un antepasado
d de que se halle
problema es muy
n la posición, bas-
emostrar un cierto
esarrollo, sin tener,
cluyente en la for-
termedios. Tal vez
o puede probarse.

tales como los ar-
midad del plan bá-
a estructura de todo
s en sus caracteres
conjunto, esto no
los principales ras-
ionarios y también
n grupo (tunicados)
uy diferente al del
cados adultos mues-
que definen al tipo,
ales faríngeas y son,
como cordados. No
rupo, el tipo mues-
cuanto a la estruc-
n la subdivisión ma-
: el subtipo VERTE-
por completo a los
or lo que es conve-
tinuación algunos de
ertebrados que han

uctura de los verte-
esqueleto interno o
o de los vertebrados
: por el notocordio,
to interno único en
demás vertebrados,
zón más extensa de
oesqueleto, que tam-
os, sirve de protec-
landas y/o vulnera-
soporte rígido para
la inserción de los
que permite el fun-

rincipal que ha con-

tribuido al éxito de los vertebrados es el sistema nervioso. Es en los vertebrados donde el desarrollo del sistema nervioso alcanza su punto culminante. Los vertebrados presentan la mayor centralización del sistema nervioso, los cerebros mayores y los modelos de comportamiento más elaborados y complejos. En relación con todo esto presentan también los órganos sensoriales más desarrollados, que les proporcionan una información más completa sobre el medio ambiente físico y biológico que les rodea. Son por muchas razones la antítesis de los insectos que, aunque han tenido un gran éxito, son principalmente instintivos. El éxito de los vertebrados radica en el gran desarrollo del sistema nervioso y en los órganos sensoriales inherentes, que permiten la precisa coordinación de los movimientos del cuerpo y el desarrollo de modelos de comportamiento que han favorecido su adaptación a condiciones ambientales diversas.

En último lugar, los sistemas circulatorio y respiratorio son más eficientes que el de los tipos invertebrados. Un sistema circulatorio cerrado con un eficiente transportador de oxígeno (hemoglobina) y una bomba potente (corazón) han favorecido el rápido intercambio de gases y de otros materiales en las células, permitiendo que llegaran a ser animales de movimientos rápidos y, también, de un tamaño grande. El sistema traqueal de los insectos es también eficiente, pero está limitado a animales de pequeño tamaño.

Subtipo Urocordados (Tunicados)

Los tunicados son los cordados más aberrantes debido a que sus adultos presentan poco parecido, o ninguno, con los demás cordados. Algunos son de vida libre y otros, después de una corta fase larvaria, se fijan sobre rocas o conchas, pilotes de los muelles o cascos de buques; algunos son solitarios, otros coloniales o con muchos individuos agrupados debajo de una cubierta común. Varían en tamaño, desde casi microscópicos hasta 30 cm de diámetro. Se conocen unas 2000 especies, de las cuales 100 son pelágicas. Sólo las formas larvarias presentan las características de los cordados. Los tunicados suelen ser hermafroditas, pero sus métodos de reproducción son variados, algunos son sexuales, otros asexuales por gemación. El nombre del grupo se refiere a la túnica, secretada por ellos mismos, que consiste en una especie de saco que cubre el cuerpo. Los tunicados mejor conocidos son las ascidias. Se distinguen tres clases: ASCIDIÁCEOS, TALIÁCEOS y LARVÁCEOS. Los tunicados mejor conocidos son las ascidias, de la clase ASCIDIÁCEOS. Los TALIÁCEOS y LARVÁCEOS son grupos pequeños y pelágicos.

Aristóteles (384-322 a.C.) describió una ascidia simple, denominándola Tethyum, pero hasta principios del siglo XIX muchas especies no se describieron con detalle. Cuvier dio al grupo el nombre de TUNICADOS y los colocó entre los «Radiados» y «Gusanos»; posteriormente se clasificaron entre los moluscos. En 1866 Kowalewsky, debido a un cuidadoso estudio de las fases de desarrollo de la larva de ascidia, pudo demostrar brillantemente la verdadera posición del grupo entre los cordados.

Los tunicados se comprenden mejor considerando primero la larva de vida libre y luego la ascidia adulta. La larva muestra las características de los cordados; pero algunas de éstas no se hallan en el adulto y otras quedan enmascaradas por las adaptaciones a la vida fija.

27-4 La larva de ascidia

El pequeño huevo fecundado se segmenta para formar la blástula y después la gástrula; el mesodermo se forma del arquénteron, pero sin que se produzca un embolsamiento, y el celoma no se desarrolla nunca. A medida que tiene lugar el desarrollo, el embrión se alarga y pronto sale del huevo una larva nadadora y transparente, de 1 a 5 mm de tamaño, con una larga cola (fig. 27-3*A*). La cola contiene un **notocordio** que sirve para el sostén (de aquí el antiguo nombre de UROCORDADOS) un **cordón nervioso** dorsal tubular y series laterales de pares de músculos segmentarios. Los demás órganos están situados en la región anterior del cuerpo y en la ancha región cuerpo + cabeza. El extremo anterior posee tres glándulas adherentes o mucosas. El **tubo digestivo** es completo, con boca, **hendiduras branquiales** perforadas que desembocan en un **atrio,** endostilo, intestino y ano; existe un **sistema circulatorio** con vasos sanguíneos. El **sistema nervioso** (continuo con el cordón nervioso de la cola) y las estructuras sensoriales comprenden: 1) «cerebro» y detrás de él 2) el ganglio del tronco; 3) un ojo medio, con retina, cristalino, pigmento y córnea, y 4) un otolito pigmentado, u oreja, adherido a delicadas células pilosas.

27-5 Metamorfosis

A las pocas horas, o días, de vida libre, la pequeña larva se adhiere verticalmente mediante sus glándulas adherentes a una roca o pilote de muelle (figura 27-3). Sigue una transformación rápida (metamorfosis retrógrada), en la cual desaparecen la mayor parte de los caracteres de cordado. La cola es parcialmente reabsorbida y en parte se desprende, retirándose hacia el cuerpo su notocordio, cordón nervioso y músculos, que son reabsorbidos. Del sistema nervioso sólo persiste el ganglio del tronco. El saco branquial crece, se forman en él numerosas aberturas y es invadido por los vasos sanguíneos. El estómago y el intestino crecen. La porción del cuerpo situada entre el punto de adherencia y la boca crece rápidamente, determinando una rotación dorsoposterior del cuerpo de casi 180 grados, con lo cual la boca queda situada en el extremo superior, libre, del cuerpo. Finalmente, en el mesodermo, entre el estómago y el intestino, se forman las gónadas y sus conductos. Las glándulas adherentes desaparecen y la túnica crece hacia arriba hasta encerrar todo el animal.

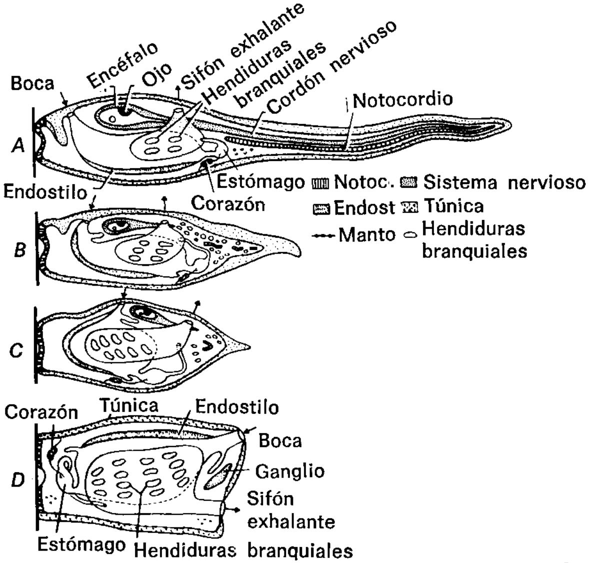

Boca
Encéfalo
Ojo
Sifón exhalante
Hendiduras branquiales
Cordón nervioso
Notocordio
A
Endostilo
Estómago
Corazón
▥ Notoc.
▩ Sistema nervioso
▤ Endost
▦ Túnica
— Manto
○ Hendiduras branquiales
B
C
Corazón
Túnica
Endostilo
D
Boca
Ganglio
Sifón exhalante
Estómago
Hendiduras branquiales

Fig. 27-3 Subtipo UROCORDADOS. Fases de la metamorfosis de una ascidia simple, desde la larva nadadora hasta el adulto de vida fija. Las flechas indican la entrada y la salida de las corrientes de agua. *(Adaptado de Kowalewsky; y Herdman.) A)* La larva se adhiere a un objeto sólido mediante las ventosas mucosas anteriores. *B)* La cola es reabsorbida, el notocordio y el cordón nervioso se reducen. *C)* Desaparece el notocordio, los órganos internos inician la rotación. *D)* Metamorfosis completa, con rotación (90 a 180 grados) de los órganos internos y de las aberturas externas; el saco branquial aumenta de tamaño, se secreta la túnica y el sistema nervioso queda reducido a un ganglio (véase fig. 27-4).

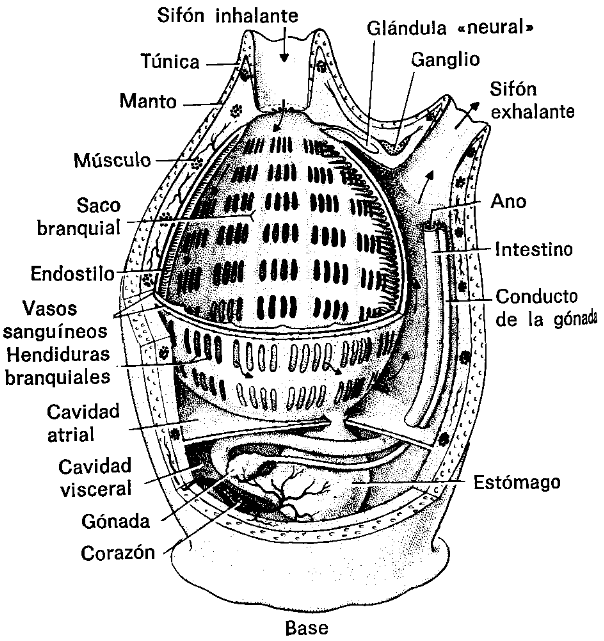

Sifón inhalante
Glándula «neural»
Túnica
Ganglio
Manto
Sifón exhalante
Músculo
Saco branquial
Ano
Intestino
Endostilo
Vasos sanguíneos
Conducto de la gónada
Hendiduras branquiales
Cavidad atrial
Cavidad visceral
Estómago
Gónada
Corazón
Base

Fig. 27-4 Subtipo UROCORDADOS. Estructura de una ascidia simple adulta; esquemática. En el lado izquierdo la túnica, el manto y la mitad superior del saco branquial han sido levantados. Las flechas indican la dirección de las corrientes de agua por el interior del animal.

27-6 La ascidia adulta

Las ascidias simples (*Ciona, Molgula,* etc.) son cilíndricas o globulosas, adheridas por una **base** o pedúnculo (fig. 27-4). Están cubiertas por una gruesa capa elástica, la **túnica,** de celulosa (materia rara en los animales), tapizada por un **manto** membranoso que contiene fibras musculares y vasos sanguíneos. Hay dos aberturas externas, el **sifón inhalante** (abertura branquial) en la parte superior, y el **sifón exhalante** (abertura atrial), a un lado. El agua que penetra en el sifón inhalante contiene diminutos organismos, que sirven de alimento, y oxígeno para la respiración; la que sale por el sifón exhalante elimina las substancias de desecho y arrastra las células sexuales. Dentro de la túnica y del manto está la **cavidad atrial** en la cual hay un gran **saco branquial** que posee numerosas hendiduras branquiales (estigmas) bordeadas por largos cilios.

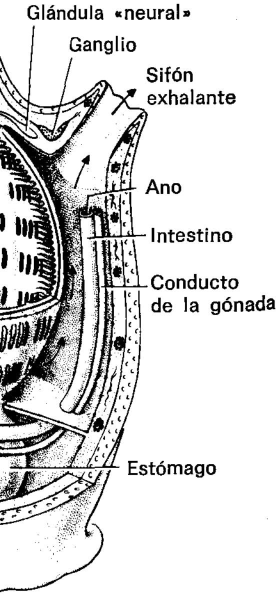
El sistema digestivo empieza en el sifón inhalante, seguido de un círculo de tentáculos sensitivos piliformes en la entrada del saco branquial. A lo largo de la pared ventral media de este último está el **endostilo,** un surco vertical tapizado con células mucosas y cél
e impulsado hacia
el agua entrante. P
las ascidias no nece
nipular el alimento
quial un corto **esó**
mago, el cual com
últimos órganos se
El intestino se cur
el **ano,** que está si
te. El estómago d
cencias glandulare
su cavidad.

La pared del s
hendiduras bordea
ten para impulsar
hacia la cavidad
exhalante.

El sistema circ
tubular dentro de
estómago; de cad
o **aorta,** una que
la túnica y un lad
irriga el otro lado
des de este últim
que se comunican
branquiales, const
torio. No obstant
pacios existentes
vestimiento endot
los tunicados es q
de sentido a cor
vasos carecen de
pueden ser incolo

Cerca del intes
ducto que se sup
El único vestigio
ganglio del tronc
dos sifones, con
tes. Cerca está l
de naturaleza end
la de la pituitaria

Las ascidias s
una gran glándul
testinal, con un **o**
se abre en la ca
testículos compre
mificados, situad
del intestino, que
paralelo al ovid
también reprodu
ción.



. Estructura de una asci-
el lado izquierdo la túni-
l saco branquial han sido
a dirección de las co-
lel animal.

Molgula, etc.) son ci-
idas por una **base** o
ıbiertas por una grue-
celulosa (materia ra-
por un **manto** mem-
musculares y vasos
as externas, el **sifón**
l) en la parte supe-
bertura atrial), a un
ːn el sifón inhalante
ıs, que sirven de ali-
piración; la que sale
ıa las substancias de
: sexuales. Dentro de
. **cavidad atrial** en la
uial que posee nume-
(estigmas) bordeadas

a en el sifón inhalan-
tentáculos sensitivos
saco branquial. A lo
lia de este último es-
ical tapizado con cé-

lulas mucosas y células ciliadas, donde es retenido e impulsado hacia abajo el alimento que contiene el agua entrante. Por alimentarse sólo de plancton, las ascidias no necesitan apéndices largos para manipular el alimento. Desde la base del saco branquial un corto **esófago** conduce al dilatado **estómago,** el cual comunica con el **intestino;** los dos últimos órganos se hallan fuera del saco branquial. El intestino se curva en el extremo y termina en el **ano,** que está situado debajo del sifón exhalante. El estómago de algunas ascidias posee excrecencias glandulares («hígado») que descargan en su cavidad.

La pared del saco branquial posee numerosas hendiduras bordeadas por células ciliadas que baten para impulsar el agua del interior del saco hacia la cavidad atrial, de donde pasa al sifón exhalante.

El sistema circulatorio comprende un corazón tubular dentro de la **cavidad visceral,** cerca del estómago; de cada extremo parte un gran vaso o **aorta,** una que irriga al estómago, la pared de la túnica y un lado del saco branquial y otra que irriga el otro lado del saco branquial. En las paredes de este último hay series de pequeños vasos que se comunican entre sí y rodean las hendiduras branquiales, constituyendo el mecanismo respiratorio. No obstante, estos «vasos» son simples espacios existentes entre los tejidos y carecen de revestimiento endotelial. Una característica única de los tunicados es que la corriente sanguínea cambia de sentido a cortos intervalos; el corazón y los vasos carecen de válvulas. Los glóbulos sanguíneos pueden ser incoloros o azules, rojos, etc.

Cerca del intestino hay una estructura sin conducto que se supone que posee función excretora. El único vestigio de sistema nervioso es un largo **ganglio del tronco** situado en el manto, entre los dos sifones, con nervios que van a diferentes partes. Cerca está la **glándula neural,** posiblemente de naturaleza endocrina y de estructura parecida a la de la pituitaria.

Las ascidias son hermafroditas. El **ovario** es una gran glándula hueca situada sobre el asa intestinal, con un **oviducto** paralelo al intestino y que se abre en la cavidad atrial, cerca del ano. Los **testículos** comprenden numerosos conductillos ramificados, situados en la superficie del ovario y del intestino, que descargan en un **vaso deferente** paralelo al oviducto. Algunos tunicados pueden también reproducirse asexualmente, por gemación.

27-7 Clase Larváceos

Estos pequeños organismos pelágicos *(Oikopleura, Appendicularia)* tienen hasta 5 mm de longitud, aspecto de larva y notocordio persistente. El nombre de la clase proviene del hecho de que el grupo parezca ser neoténico, con una estructura semejante a una larva común de ascidia. Viven en los niveles superiores del mar y nadan por contracciones de la cola, curvada. Cada individuo secreta a intervalos una gran túnica gelatinosa dentro de la cual vive y a través de la cual filtra agua para obtener su alimento. La túnica contiene series de pantallas filtradoras a través de la abertura inhalante. También existe una abertura exhalante. El animal, confinado en el interior, bate la cola para crear una corriente que pasa a través de la túnica. Durante el paso del agua, los organismos son filtrados por las pantallas e ingeridos. Las túnicas son temporales y se desprenden y reemplazan continuamente. Sólo se conocen casos de reproducción sexual.

27-8 Clase Ascidiáceos

En las ascidias simples los individuos son «solitarios», es decir, cada uno posee una túnica independiente. Son comunes en las aguas poco profundas. Las ascidias compuestas (fig. 27-5) son aquellas en que los «individuos» se hallan dentro de una masa común que los envuelve y que carecen de túnicas separadas. En muchos miembros de este grupo cada «individuo» posee un sifón inhalante separado, pero varios o muchos (hasta varios centenares) de ellos poseen una abertura común externa (cloaca) en la que descargan sus respectivos sifones exhalantes. Las ascidias compuestas se re-

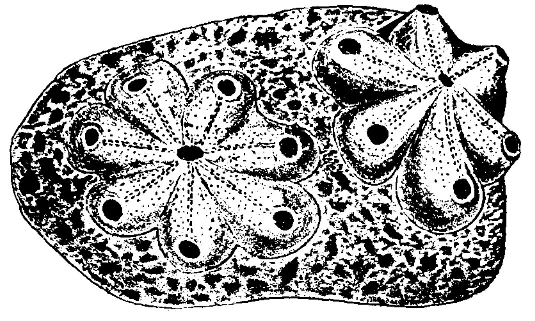


Fig. 27-5 Subtipo UROCORDADOS. Tunicado compuesto *(Botryllus)*; los individuos tienen los sifones inhalantes separados, pero un sifón exhalante común. *(Según M. Edwards.)*

producen asexualmente, por gemación, y también producen huevos y espermatozoides para la reproducción sexual. En la mayor parte de las especies el desarrollo tiene lugar dentro del atrio hasta la fase larvaria, luego emerge el nuevo individuo. La mayoría de las ascidias *(Ciona, Botryllus)* están adheridas, pero algunas *(Polycarpa)* son de vida libre en la arena o en el barro.

27-9 Clase Taliáceos

Las salpas son tunicados muy modificados, de forma peculiar, que viven en los mares tropicales y subtropicales abiertos y poseen métodos de reproducción especializados. El cuerpo tiene forma de casco, está rodeado por bandas de músculos circulares y posee las aberturas inhalantes y exhalantes en extremos opuestos (fig. 27-6). La mayoría de las salpas son solitarias y nadan mediante contracciones de los músculos anulares, que fuerzan al agua a salir por el extremo posterior. Otros, como *Pyrosoma,* son coloniales, con una gran cloaca central común, una abertura exhalante y muchas aberturas inhalantes separadas. Son arrastradas por las corrientes acuáticas. En *Doliolum* (fig. 27-7), el huevo fecundado se desarrolla y da lugar a una larva con cola, nadadora, algo parecida a la de una ascidia. Ésta se transforma en un adulto «nodriza» en forma de tonel, que por reproducción asexual da lugar a numerosos individuos, que eventualmente, se liberan, nadan y se desarrollan produciendo adultos que se reproducen sexualmente. *Salpa* es otro tipo en el cual, mediante reproducción asexual, un adulto solitario forma largas cadenas de individuos, a veces de varios centenares, comunicados entre sí. Fragmentos de esta cadena, formados por varios animales, pueden soltarse del progenitor. Luego éstos, mientras todavía están juntos o bien después de separados, se reproducen sexualmente. Cada uno da lugar a uno o varios huevos que permanecen adheridos al progenitor por una especie de placenta, análoga a la de los cordados superiores, donde las sangres embrionaria y materna están estrechamente relacionadas durante el curso del desarrollo. El nuevo individuo que emerge será asexual.

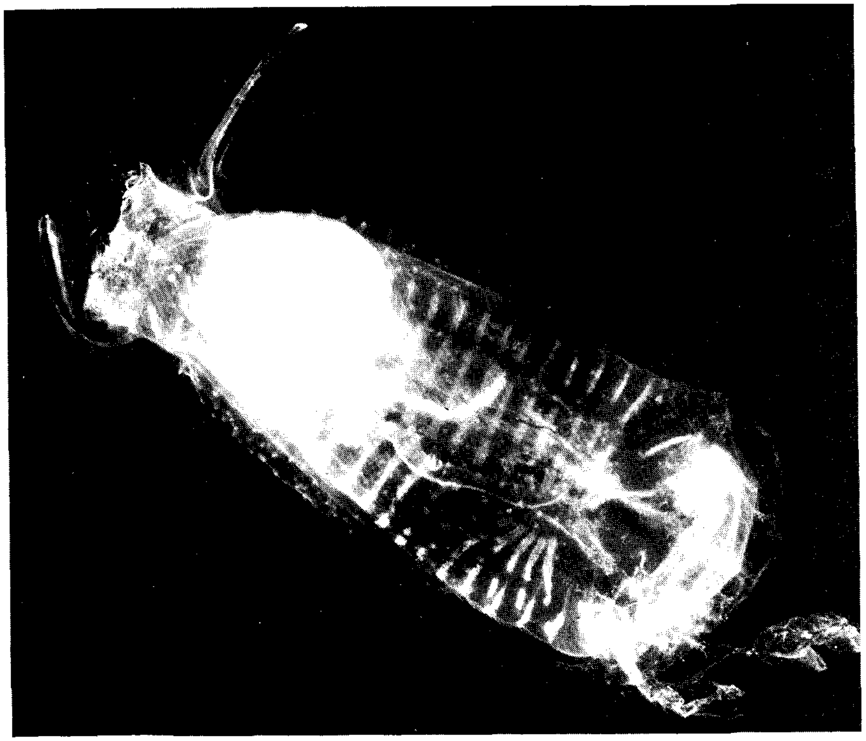


Fig. 27-6 Subtipo UROCORDADOS, Clase TALIÁCEOS: la salpa *Tethys. (Cortesía de G. McDonald.)*

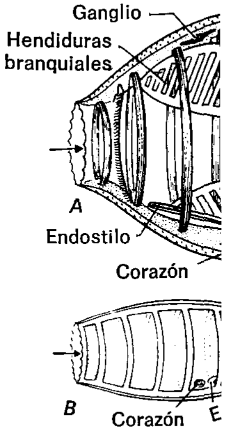


Fig. 27-7 Subtipo URO
A. Adulto de la generac
de «nodriza») con una c
yemas. Las flechas ind
del agua por dentro del

Subtipo

27-10 Los anfioxos

Este grupo (subtipo
unas 30 especies de
(como *Branchiostom*
anfioxos, que habit
templadas. *Branchio*
la bahía de Chesap
forniense desde la b
Este último crece h
la mayoría de las es
xos minan en las ar
aguas costeras poco
bierto sólo su extr
cuando emergen par

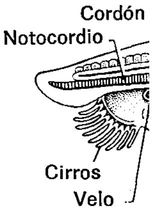


Fig. 27-8
cialmente

:es separadas. Son
:uáticas. En *Dolio-*
dado se desarrolla
la, nadadora, algo
Ésta se transforma
a de tonel, que por
a numerosos indi-
iberan, nadan y se
que se reproducen
en el cual, median-
ılto solitario forma
reces de varios cen-
Fragmentos de esta
imales, pueden sol-
s, mientras todavía
separados, se repro-
da lugar a uno o
adheridos al proge-
enta, análoga a la
ıde las sangres em-
echamente relacio-
rrollo. El nuevo in-
l.

G. McDo-

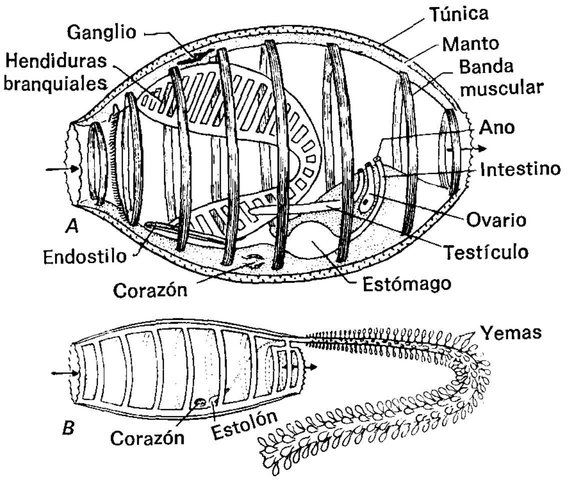


Fig. 27-7 Subtipo UROCORDADOS. Una salpa *(Doliolum). A.* Adulto de la generación sexual. *B.* Adulto asexual (fase de «nodriza») con una cadena adherida que lleva numerosas yemas. Las flechas indican la dirección de la circulación del agua por dentro del animal. *(Modificado de Stempell.)*

Subtipo Cefalocordados (Anfioxos)

27-10 Los anfioxos

Este grupo (subtipo CEFALOCORDADOS) comprende unas 30 especies de animales semejantes a peces (como *Branchiostoma*) denominados comúnmente anfioxos, que habitan en las costas tropicales y templadas. *Branchiostoma virginae* se halla desde la bahía de Chesapeake hasta Florida, y *B. californiense* desde la bahía de San Diego hacia el sur. Este último crece hasta 100 mm de longitud, pero la mayoría de las especies son menores. Los anfioxos minan en las arenas movedizas limpias de las aguas costeras poco profundas, dejando al descubierto sólo su extremo anterior. De cuando en cuando emergen para nadar mediante rápidos movimientos laterales del cuerpo. El anfioxo tiene especial interés zoológico porque muestra, simplificados, los tres caracteres distintivos del tipo CORDADOS y se le considera parecido a algún antepasado de este tipo.

El **cuerpo** es largo, delgado, comprimido lateralmente, puntiagudo en ambos extremos, y carece de cabeza distinta (fig. 27-8). La baja **aleta dorsal** media, que se extiende a lo largo de la mayor parte del cuerpo, y la **aleta preanal,** que va desde el atrióporo al ano, están constituidas por cámaras radiales que contienen cortos **radios** de tejido conjuntivo. La **cola** posee una aleta membranosa. Por delante de la aleta ventral el cuerpo es aplanado ventralmente, con un **pliegue metapleural** a lo largo de cada lado. La **boca** es ventral y está en el extremo anterior, el **ano** está situado en el lado izquierdo, cerca de la base de la aleta caudal, y el **atrióporo** es una abertura ventral adicional existente delante del ano.

La cubierta del cuerpo consiste en una sola capa de **epidermis** blanda, en la que algunas células poseen apéndices sensitivos; debajo de ésta hay un tejido conjuntivo blando. El **notocordio** constituye el principal sostén del cuerpo. Es un bastón alargado formado por células altas que contienen una substancia gelatinosa y está rodeado por una capa continua de tejido conjuntivo. Son también órganos de sostén un refuerzo circular de materia parecida a cartílago, existente en el capuchón oral, los radios de las aletas y unos delicados bastones con conexiones transversales, existentes en las barras branquiales. A lo largo de cada lado del cuerpo y de la cola, las diferentes especies poseen de 50 a 85 músculos en forma de <, o **miómeros,** cada uno formado por fibras musculares longitudinales y separadas unas de otras por delgados septos de tejido conjuntivo. Los de ambos lados alternan en su posición, en tanto que los músculos segmentarios de los demás cordados

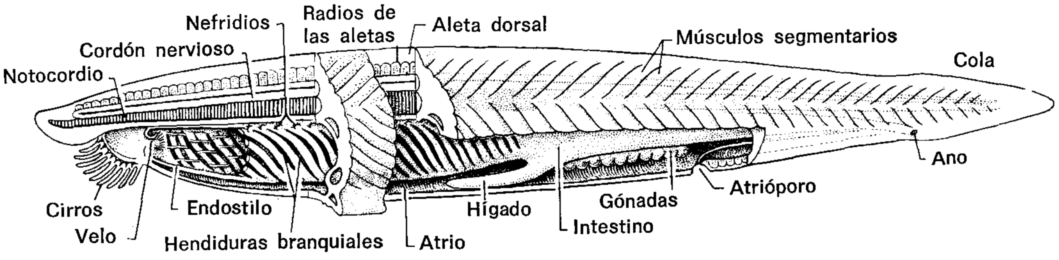


Fig. 27-8 Subtipo CEFALOCORDADOS. El anfioxo *Branchiostoma.* Adulto con el lado izquierdo parcialmente seccionado. Tamaño natural, unos 5 cm.

forman pares simétricos. Estos músculos se contraen para producir una curvatura lateral que sirve para nadar y minar. Músculos transversos existentes en el suelo de la cavidad atrial, entre los pliegues metapleurales, sirven para comprimir dicha cavidad y forzar el agua a salir hacia el exterior.

El **tubo digestivo,** recto y simple, se inicia en el **capuchón oral** anterior (vestíbulo), el cual está rodeado por unos 22 **cirros bucales,** delicados y carnosos; detrás de éstos hay varias barras ciliadas. La **boca** propiamente dicha es una abertura circular existente en una membrana, o **velo,** situada en la parte posterior del capuchón oral. Está protegida por doce **tentáculos del velo,** que impiden el paso de las partículas grandes. Los cilios del capuchón, cuando el animal está vivo, producen un efecto de rotación, por lo que se denominan *órgano de la rueda.* Sobre los cirros y tentáculos y dentro del capuchón existen estructuras sensoriales. Detrás de la boca existe una amplia **faringe** comprimida, con numerosas **hendiduras branquiales** diagonales situadas en los lados. Sigue el **intestino,** estrecho y recto, que termina en el **ano.** Un **hígado,** en forma de saco alargado y que se cree que secreta un líquido digestivo, se adhiere ventralmente a la parte anterior del intestino.

La faringe está suspendida dorsalmente, debajo del notocordio, pero se halla libre en una cavidad, el **atrio,** dentro de los músculos de la pared del cuerpo. El atrio es una cavidad externa tapizada por ectodermo (por tanto no se trata de un celoma) y comunica con el atrióporo. La faringe contiene un surco dorsal medio, el **surco hiperbranquial,** tapizado por células ciliadas, y en posición ventral media hay otro surco, el **endostilo,** en el que hay células ciliadas y glandulares (fig. 27-9). El agua, que contiene organismos diminutos, entra en la boca por la acción de los cilios; el alimento es retenido por el mucus del endostilo y llevado hacia atrás, al intestino, mientras que el agua pasa entre las barras branquiales al atrio y de aquí al exterior por el atrióporo.

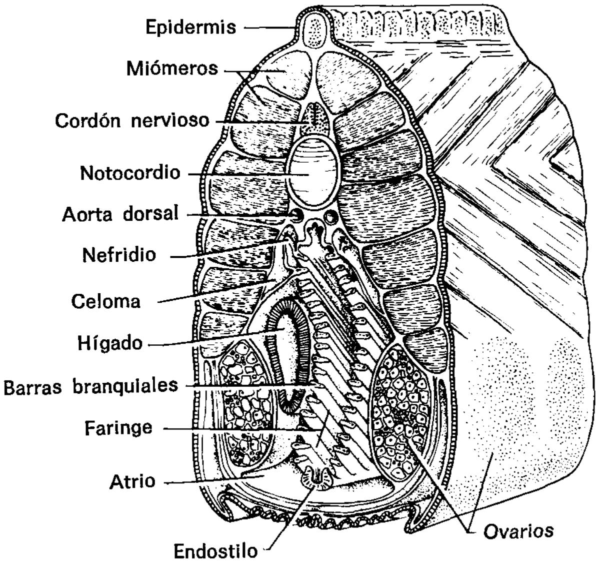


Fig. 27-9 Subtipo CEFALOCORDADOS. Anfioxo. Sección a través de la faringe, aumentada. *(Adaptado de Kükenthal.)*

El **sistema circulatorio** es algo parecido al de los cordados superiores pero carece de corazón. Además de vasos sanguíneos definidos existen espacios abiertos por donde la sangre, que es incolora, pasa a los tejidos. La sangre del tubo digestivo circula hacia adelante por una **vena subintestinal** hacia la **vena porta hepática,** que entra en el hígado; de aquí se recoge en una **vena hepática** y, junto con la sangre de la parte posterior del cuerpo, pasa hacia adelante en la **aorta ventral** situada debajo del endostilo y a las ramas de cada barra branquial primaria. Cada rama posee un bulbo pequeño y pulsátil y todos juntos funcionan como corazón, forzando la sangre hacia arriba, a las barras branquiales, donde se airea; luego se recoge en las aortas dorsales pares. Estas últimas se juntan detrás de la faringe para formar una sola **aorta dorsal,** en la que la sangre se mueve hacia atrás y alimenta al cuerpo y al intestino y, finalmente, por los capilares pasa al sistema venoso. Algo de sangre oxigenada pasa hacia adelante, por la aorta dorsal derecha, hacia el extremo anterior del cuerpo. El curso general del movimiento de la sangre en el anfioxo es parecido al de los cordados superiores y de dirección opuesta al de invertebrados tales como los anélidos.

La respiración se verifica al pasar el agua, que contiene oxígeno, de la faringe, a través de más de cien **hendiduras branquiales** existentes en cada lado, a las **barras branquiales,** que contienen vasos sanguíneos, y al atrio. Contribuyen a esta corriente de agua los cilios de las células existentes en las barras branquiales. El sistema branquial del anfioxo se parece al de los cordados superiores durante la primera vida larvaria; su superficie interna está formada por endodermo y la externa por ectodermo. Posteriormente la superficie externa de la región branquial se cierra por el crecimiento

de la pared de recul
atrial por fuera de
Durante el desarr
tir de cinco bolsa
hemicordados); en
complica, excepto
testino. El **sistema**
pares de pequeños
vestigios dorsales d
ge; éstos comunic
atrial y muestran
los nefridios de los
que también tengan
órganos mayores, lc
salmente respecto a

El **sistema nervio**
tocordio; consiste
único, con un peq
tremo anterior, lig
vesícula cerebral r
una pequeña **mancl**
dos pares de **nervi**
te a cada miómer
nervios; la raíz d
la ventral sólo tie
y en la región de l
se cree que tienen

Los sexos están
len unos veinticinc
ries). Los óvulos y
en la cavidad atri
fecundación es ext
damente 0,1 mm
segmentación holob
estación de cría, l

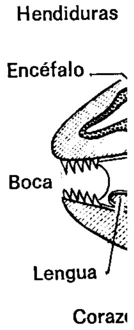
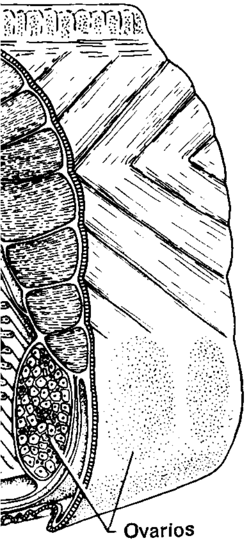


Fig. 27-1
las bran



DOS. Anfioxo. Sección
Adaptado de Kükenthal.)

a ventral situada de-
ımas de cada barra
ı posee un bulbo pe-
ıtos funcionan como
acia arriba, a las ba-
rea; luego se recoge
Estas últimas se jun-
ormar una sola **aorta**
mueve hacia atrás y
estino y, finalmente,
ema venoso. Algo de
adelante, por la aorta
mo anterior del cuer-
imiento de la sangre
le los cordados supe-
al de invertebrados

ıl pasar el agua, que
e, a través de más de
existentes en cada la-
que contienen vasos
buyen a esta corrien-
células existentes en
sistema branquial del
cordados superiores
aria; su superficie in-
lermo y la externa por
superficie externa de
ra por el crecimiento

de la pared de recubrimiento que forma la cavidad atrial por fuera de las branquias.

Durante el desarrollo se forma el **celoma** a partir de cinco bolsas embrionarias (como en los hemicordados); en el anfioxo adulto se reduce y complica, excepto en la región próxima al intestino. El **sistema excretor** comprende unos cien pares de pequeños **nefridios** ciliados situados en vestigios dorsales del celoma, encima de la faringe; éstos comunican el celoma con la cavidad atrial y muestran algún parecido estructural con los nefridios de los gusanos poliquetos. Es posible que también tengan función excretora un par de órganos mayores, los **cuerpos pardos,** situados dorsalmente respecto al intestino.

El **sistema nervioso** está situado encima del notocordio; consiste en un **cordón nervioso** dorsal único, con un pequeño conducto central. El extremo *anterior, ligeramente dilatado, forma una* **vesícula cerebral** media, con una **fosa olfatoria,** una pequeña **mancha ocular** de pigmento negro y dos pares de **nervios** «craneales». El cordón emite a cada miómero, alternativamente, un par de **nervios;** la raíz dorsal es sensitiva y motora, y la ventral sólo tiene función motora. En la piel y en la región de la boca hay células ciliadas que se cree que tienen función sensorial.

Los sexos están separados; en el atrio sobresalen unos veinticinco pares de **gónadas** (en dos series). Los óvulos y los espermatozoides se liberan en la cavidad atrial y salen por el atrióporo; la fecundación es externa. El huevo tiene aproximadamente 0,1 mm de diámetro, con poco vitelo y segmentación holoblástica (fig. 10-10*A*). Durante la estación de cría, la puesta de huevos suele tener lugar a la hora del ocaso, y por la mañana nace una larva ciliada que nada libremente; ésta se alimenta y crece hasta los tres meses, adquiere gradualmente la forma del adulto y entonces empieza a minar en la arena.

En el género *Asymmetron* sólo hay gónadas en el lado derecho.

Subtipo Vertebrados

27-11 Características

Las clases CICLÓSTOMOS a MAMÍFEROS constituyen la mayor parte del tipo CORDADOS. Los caracteres diagnósticos del subtipo VERTEBRADOS son un encéfalo ancho, dentro de una caja encefálica o *cráneo,* y *columna vertebral formada por vértebras,* que constituye el eje de soporte del cuerpo. Típicamente el cuerpo está formado por la cabeza, el cuello, el tronco y la cola. Estas clases muestran una serie progresiva de perfeccionamientos morfológicos y funcionales de todos los sistemas de órganos, aparte del notocordio, cordón nervioso y hendiduras branquiales ya mencionados en este mismo capítulo (fig. 27-10; véanse también los capítulos 4 a 9).

1 La **cubierta del cuerpo** es un epitelio estratificado, constituido por epidermis y dermis, con numerosas glándulas mucosas en las especies acuáticas; la mayor parte de los peces están cubiertos de escamas protectoras; en los terrestres la parte externa está cornificada, con escamas en

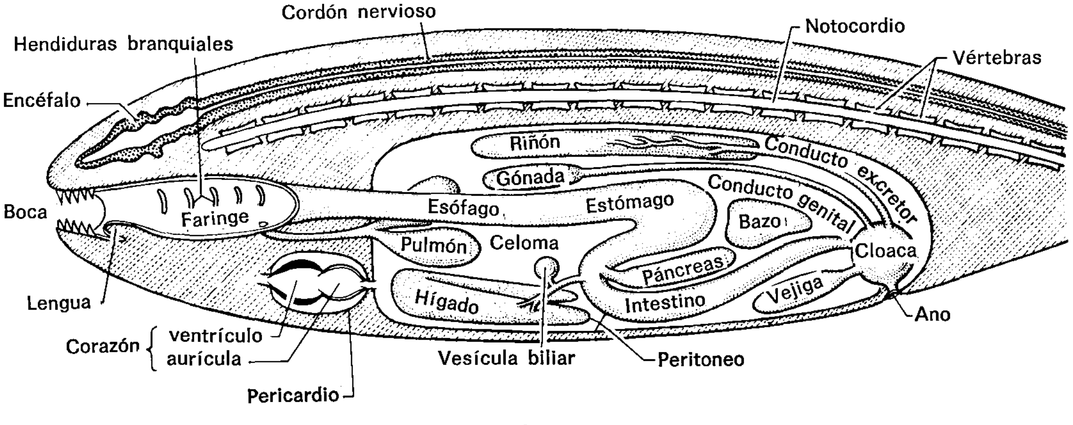


Fig. 27-10 Las principales estructuras de un vertebrado (se representan tanto los pulmones como las branquias, pero raramente se hallan simultáneamente); esquemático.

los reptiles, plumas en las aves y pelo en los mamíferos. Las plumas y los pelos constituyen cubiertas de aislamiento del cuerpo.

2 El **esqueleto,** que es interno y articulado, es cartilaginoso en los vertebrados inferiores y óseo en los grupos superiores; sostiene y protege distintos órganos; el cráneo aloja el encéfalo y posee cápsulas pares que contienen órganos para los diversos sentidos; la región branquial está sostenida por una serie de arcos viserales, y algunos de ellos se convierten en las mandíbulas y otras estructuras de la región cefálica; la columna vertebral se extiende desde la base del cráneo hasta el extremo de la cola y posee arcos neurales dorsales para alojar el cordón nervioso. Mediante las cinturas se articulan a la columna vertebral dos pares de apéndices: las aletas de los peces y los miembros de los tetrápodos, con un esqueleto articulado que los sostiene.

3 Sobre el esqueleto hay **músculos** que sirven para el movimiento de sus partes y para la locomoción.

4 El **tubo digestivo** completo es ventral respecto a la columna vertebral; la boca contiene una lengua y, de ordinario, dientes; el ano se abre en el extremo del tronco; el hígado y el páncreas son dos grandes glándulas digestivas que vierten sus secreciones por conductos que desembocan en el intestino.

5 El **sistema circulatorio** comprende el corazón muscular, bien desarrollado, con 2, 3 o 4 cámaras, en posición ventral respecto al tubo digestivo; sus contracciones propulsan la sangre por un sistema cerrado de arterias, capilares y venas; la circulación va hacia adelante en el lado central y hacia atrás en las arterias dorsales; el plasma sanguíneo contiene glóbulos rojos y blancos, los primeros con hemoglobina como pigmento respiratorio; también existe un sistema de vasos linfáticos; en los vertebrados inferiores los pares de arcos aórticos transportan la sangre desde el corazón a las branquias; la separación progresiva de la circulación respiratoria (pulmonar) y sistemática en el corazón permite que se logre la regulación de la temperatura del cuerpo en las aves y mamíferos de «sangre caliente» (homeotermos).

6 La **respiración** en las formas inferiores se realiza por branquias pares; las especies terrestres poseen pulmones que se originan como evaginaciones del tubo digestivo.

7 Los **órganos excretores,** o riñones, que son pares, descargan mediante conductos que se abren cerca del ano o en él; en las formas inferiores son segmentarios y eliminan las substancias de desecho del celoma y de la sangre; en las formas superiores no son segmentarios y sólo eliminan las substancias de desecho de la sangre; en muchos existe una vejiga para almacenar la orina.

8 El **encéfalo** presenta regiones diferenciadas por su estructura y función; los hemisferios cerebrales en las formas superiores; existen de diez a doce partes de nervios craneales en la cabeza que tienen función sensitiva y motora y que inervan los órganos pares de un sentido particular (olfato, vista y oído más equilibrio); del **cordón nervioso** parte un par de nervios espinales a cada somito primitivo del cuerpo; un sistema nervioso autónomo regula las funciones involuntarias de los órganos internos.

9 Una serie de **glándulas endocrinas** (tiroides, pituitaria, etc.) producen secreciones internas u hormonas, transportadas por el torrente circulatorio, que regulan las funciones del organismo, el crecimiento y la reproducción.

10 Los **sexos** están separados, salvo en raras excepciones, y poseen un par de **gónadas** que descargan las células sexuales mediante conductos que van a desembocar en el ano o cerca del mismo.

Clasificación

Tipo Cordados (Chordata)

Con notocordio, cordón nervioso dorsal y hendiduras branquiales pares en alguna fase o durante toda la vida; segmentación y celoma generalmente evidentes; cola detrás del ano.

Subtipo A. Urocordados (Urochordata)
o Tunicados (Tunicata).

Larva de vida libre, pequeña, de forma de renacuajo, con notocordio y cordón nervioso en la cola y con hendiduras branquiales; adulto tubular, globuloso o de forma irregular, cubierto con una túnica a menudo transparente; usualmente sin notocordio, cordón nervioso reducido a un ganglio; sin celoma, segmentación o nefridios.

Clase 1. Larváceos
o Apendicularios (

Hasta 5 mm de lo
de aspecto de larva;
dón nervioso persis
quiales; túnica no
pelágicos. *Oikopleu*

Clase 2. Ascidiáceo

Ascidias. Tamaño y
loniales o compuest
pués de la metamo
cordón nervioso y l
se reduce a un g
branquiales persiste
permanente; el atri
simple o sin él.

Orden 1. Entero
veces dividido (tóra
de ordinario ventral
nada en el asa int
con dos órganos d
Clavelina, Ciona, As

Orden 2. Pleurog
diviso; glándula ne
teral respecto al ga
paredes laterales de
un órgano de los s
Molgula, simples;

Clase 3. Taliáceos

Salpas. Tamaño va
y cola; diversas h
permanente, con b
el atrio se abre pos
adultos de vida lib

Orden 1. Pirosó
compacta y tubular
tura exhalante com
tes individuales; b
extremos del cuerpo
numerosas, hasta 5
tes; sin larva. En
Pyrosoma.

Orden 2. Sálpid
forma de prisma;
por debajo, conver

nes, que son pa-
ctos que se abren
formas inferiores
as substancias de
ngre; en las for-
tarios y sólo eli-
cho de la sangre;
ara almacenar la

diferenciadas por
hemisferios cere-
s; existen de diez
ales en la cabeza
y motora y que
un sentido parti-
s equilibrio); del
de nervios espi-
del cuerpo; un
gula las funciones
internos.
rinas (tiroides, pi-
ciones internas u
el torrente circu-
iones del organis-
ducción.
alvo en raras ex-
de **gónadas** que
mediante conduc-
n el ano o cerca

Clasificación

dorsal y hendidu-
fase o durante to-
oma generalmente

ordata)

le forma de rena-
ervioso en la cola
dulto tubular, glo-
bierto con una tú-
ualmente sin noto-
do a un ganglio;
ridios.

Clase 1. Larváceos (Larvacea) o Apendicularios (Appendicularia).

Hasta 5 mm de longitud; de forma y estructura de aspecto de larva; notocordio, «encéfalo» y cordón nervioso persistentes; dos hendiduras branquiales; túnica no persistente; nadan libremente, pelágicos. *Oikopleura, Appendicularia.*

Clase 2. Ascidiáceos (Ascidiacea).

Ascidias. Tamaño y forma variados; solitarios, coloniales o compuestos; usualmente sedentarios después de la metamorfosis cuando el notocordio, el cordón nervioso y la cola se pierden y el encéfalo se reduce a un ganglio; numerosas hendiduras branquiales persistentes; túnica bien desarrollada, permanente; el atrio se abre dorsalmente; estolón simple o sin él.

Orden 1. Enterogonos (Enterogona). Cuerpo a veces dividido (tórax, abdomen); glándula neural de ordinario ventral respecto al ganglio; una gónada en el asa intestinal o detrás de ella; larva con dos órganos de los sentidos en la «cabeza». *Clavelina, Ciona, Ascidio.*

Orden 2. Pleurogonos (Pleurogona). Cuerpo indiviso; glándula neural generalmente dorsal o lateral respecto al ganglio; 2 gónadas o más en las paredes laterales del manto; la larva suele tener un órgano de los sentidos en la «cabeza». *Styela, Molgula,* simples; *Botryllus,* compuesto.

Clase 3. Taliáceos (Thalliacea).

Salpas. Tamaño variado; adultos sin notocordio y cola; diversas hendiduras branquiales; túnica permanente, con bandas de músculos circulares; el atrio se abre posteriormente; estolón complejo; adultos de vida libre, pelágicos.

Orden 1. Pirosómidos (Pyrosomida). Colonia compacta y tubular cerrada por un extremo; abertura exhalante común, grande; aberturas inhalantes individuales; bandas musculares sólo en los extremos del cuerpo; hendiduras branquiales altas, numerosas, hasta 50; durante la vida, fosforescentes; sin larva. En todos los océanos. Un género, *Pyrosoma.*

Orden 2. Sálpidos (Salpida). Cilíndricos o en forma de prisma; bandas musculares incompletas por debajo, convergentes por encima; la primera hendidura branquial del adulto es una simple abertura grande; transparentes cuando están en vida; no hay larvas. Extendidos en las aguas costeras y a mayor profundidad. *Salpa.*

Orden 3. Doliólidos (Doliolida). De forma de barril; bandas musculares completas, con 8 anillos regulares; pocas o muchas hendiduras branquiales, cortas; larva con cola. En los océanos cálidos y templados, ampliamente distribuido. *Doliolum.*

Subtipo B. Cefalocordados (Cephalochordata) o Leptocardios (Leptocardii).

Anfioxos. Alargados, cuerpo pisciforme, segmentado; epidermis de una sola capa, sin escamas; notocordio y cordón nervioso a lo largo del cuerpo, completo y persistente, como las numerosas hendiduras branquiales. Ampliamente distribuidos en aguas someras. Sólo 2 géneros: *Branchiostoma,* gónadas pares; *Asymmetron,* gónadas impares.

Subtipo C. Vertebrados (Vertebrata).

Con cráneo, arcos viscerales, vértebras y encéfalo. Véase Clasificación en los caps. 28 a 35.

Bibliografía

Cordados inferiores

Barrington, E. J. W. 1965. The biology of Hemichordata and Protochordata. San Francisco, W. H. Freeman and Co. 176 pp., ilus.

——— y **R. P. S. Jefferies** (dirs.). 1975. Protochordates. Zoological Society of London Symposium Number 36. Nueva York, Academic Press, Inc. XIII + 361 pp., ilus.

Berrill, N. J. 1950. The Tunicata, with an account of the British species. Londres, The Ray Society. III + 354 pp., 120 figs.

———. 1955. The origin of vertebrates. Nueva York, Oxford University Press. VIII + 257 pp., 31 figs. *Estudia principalmente los cordados inferiores.*

Bigelow, H. B., y **I. P. Farfante.** 1948. Lancelets. *En* Fishes of the western North Atlantic. New Haven, Yale University, Sears Foundation for Marine Research. Pt. I, pp. 1-28.

Bone, Q. 1972. The origin of chordates. Oxford Biological Readers. Londres, Oxford University Press.

Brien, P., y **P. Drach.** 1948. Procordés. *En* Grassé, Pierre-P. Traité de zoologie. París, Masson & Cie. Vol. 11, pp. 535-1040, 460 figs.

Huus, J., y **otros.** 1933. Tunicata. *En* W. Kükenthal y otros. Handbuch der Zoologie. Vol. 5, pt. 2, secs. 1-7, pp. 1-768, 581 figs.

Van Name, W. G. 1945. The North and South American ascidians. *American Museum of Natural History Bull.*, vol. 84, pp. 1-476, 31 láms., 327 figs. *Manual con claves de determinación para las especies.*

Vertebrados (véanse también caps. 1 y 28 a 34)

Blair, W. F., y otros. 1968. Vertebrates of the United States. 2.ª ed. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. 701 pp., ilus. *Manual con claves de determinación para las especies, características de los grupos y especies, y distribución; omite los peces de agua salada.*

Colbert, E. H. 1969. Evolution of the vertebrates. 2.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. 535 pp., ilus. *Incluye formas fósiles y recientes.*

DeBeer, G. R. 1951. Vertebrate zoology. Nueva ed. Londres, Sidgwick & Jackson. Ltd., 435 pp., 185 figs.

Goodrich, E. H. 1930. Studies on the structure and development of vertebrates. Londres, Macmillan & Co., Ltd. XXX + 837 pp., 754 figs. Reimpreso. 1958. Nueva York, Dover Publications, Inc. *Digno de mención por los detalles y comentarios sobre filogenia.*

Jollie, Malcom. 1962. Chordate morphology. Nueva York, Reinhold Publishing Corp. XIV + 478 pp., ilus. *Da mayor importancia a la estructura de la cabeza.*

Parker, T. J., y **W. A. Haswell.** 1962. A textbook of zoology. 7.ª ed. Nueva York, The Macmillan Co. Vol. 2 sobre los Cordados rev. por A. J. Marshall. XXIII + 952 pp., 660 figs. *Un trabajo muy completo, publicado por vez primera en 1897.*

Romer, A. S. 1959. The vertebrate story. (Revision of Man and the vertebrates.) Chicago, The University of Chicago Press. VII + 437 pp., 122 láms., ilus.

———. 1966. Vertebrate paleontology. 3.ª ed. Chicago, The University of Chicago Press IX + 496 pp., 443 figs. *Completo, muy detallado.*

Torrey, T. W. 1962. Morphogenesis of the vertebrates. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. X + 600 pp., ilus. *Desarrollo y estructura de los sistemas de órganos, con algún detalle histológico.*

Weichert, C. K. 1970. Anatomy of the chordates. 4.ª ed. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. VII + 402 pp., 261 figs.

Young, J. Z. 1977. La vida de los vertebrados. 2.ª ed. Barcelona, Ediciones Omega, S.A. 750 pp., ilus.

General

Pirlot, Paul. 1975. Morfología evolutiva de los cordados. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 976 pp., ilus.

28

Clase

Los ciclóstomos (
ca) comprenden
(anguilas del far
encuentran tanto
ro los mixinoide
tomos son princi
da, que alcanzan
tran en las aguas
animales, que so
tebrados, carecen
parientes más p
dermos del Silúr
evolución de los
gieron muy pron
nes separados a
dermos (Stensiö).
sitúan a estos pe

28-1 Caracterís

1 Cuerpo alarga
dal comprimi
radios cartilag
merosas glánd
camas, mandíl
2 Boca ventroan

uctura de la cabeza.
2. A textbook of zool-
Macmillan Co. Vol. 2
A. J. Marshall. XXIII
muy completo, publi-

ate story. (Revision
Chicago, The Univer-
437 pp., 122 láms.,

logy. 3.ª ed. Chicago,
ss IX + 496 pp., 443

is of the vertebrates.
ns, Inc. X + 600 pp.,
de los sistemas de
stológico.
of the chordates. 4.ª
Book Company. VII +

s vertebrados. 2.ª ed.
S.A. 750 pp., ilus.

olutiva de los corda-
nega, S. A., 976 pp.,

28

Clase Ciclóstomos

Los ciclóstomos (Gr. *cyklos,* circular + *stomas,* boca) comprenden las lampreas y los mixinoideos (anguilas del fango) (fig. 28-1). Las lampreas se encuentran tanto en aguas saladas como dulces, pero los mixinoideos son todos marinos. Los ciclóstomos son principalmente formas de zona templada, que alcanzan altas latitudes y que se encuentran en las aguas frías de ambos hemisferios. Estos animales, que son los más inferiores entre los vertebrados, carecen de verdaderas mandíbulas, y sus parientes más próximos son los antiguos ostracodermos del Silúrico y el Devónico. Las líneas de evolución de los mixinoideos y las lampreas divergieron muy pronto y, probablemente, tenían orígenes separados a partir de sus antepasados ostracodermos (Stensiö). Por esta razón algunos ictiólogos sitúan a estos peces en clases separadas.

28-1 Características

1 Cuerpo alargado, delgado y cilíndrico, región caudal comprimida; aletas medias sostenidas por radios cartilaginosos; piel blanda y lisa, con numerosas glándulas mucosas unicelulares; sin escamas, mandíbulas o aletas pares.
2 Boca ventroanterior, chupadora en las lampreas, eversible y mordedora en los mixinoideos; órganos olfatorios pares, pero con una abertura media única sobre el hocico.
3 Cráneo y arcos viscerales (cesto branquial) cartilaginosos; notocordio persistente; vértebras representadas por pequeños arcos neurales imperfectos (arcualios) situados sobre el notocordio.
4 Corazón de dos cámaras, con aurícula y ventrículo; varios arcos aórticos en la región branquial; la sangre con leucocitos y eritrocitos circulares nucleados; los mixinoideos poseen corazones múltiples (pár. 28-13).
5 Branquias en bolsas laterales sacciformes fuera de la faringe; 7 bolsas en las lampreas, de 5 a 16 en los mixinoideos.
6 Encéfalo diferenciado, con 8 o 10 pares de nervios craneales; los órganos auditivos con uno (mixinoideos) o dos conductos semicirculares.
7 Riñones mesonéfricos con conductos a las papilas urogenitales; el pronefros persiste en los mixinoideos adultos; el principal producto de desecho nitrogenado es el amoníaco.
8 Temperatura del cuerpo variable (poiquilotermos).
9 Una sola gónada, grande, sin conducto; fecundación externa; desarrollo directo (mixinoideos) o con una larga fase larvaria (lampreas).

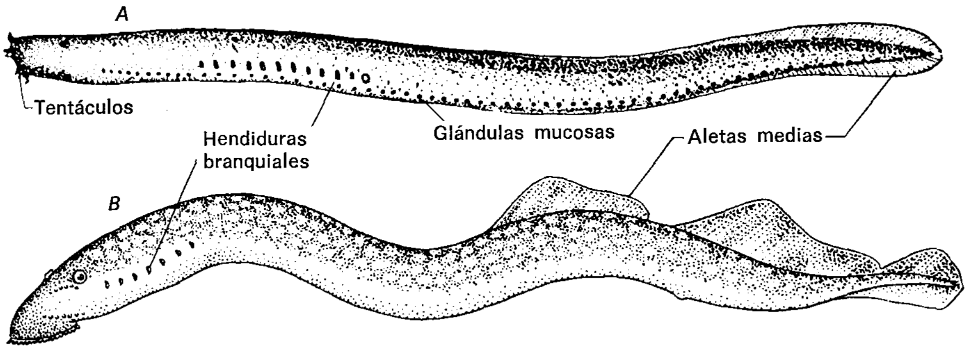

A
Tentáculos
Hendiduras branquiales
Glándulas mucosas
Aletas medias
B

Fig. 28-1 Clase *Ciclóstomos. A. Eptatretus stouti,* mixinoideo de California, con blanda boca chupadora, cuatro pares de tentáculos y once pares de hendiduras branquiales. *B.* Lamprea marina *(Petromyzon marinus),* con embudo bucal, ojos, y siete pares de hendiduras branquiales. *(A, según Wolcott, Animal biology; B, según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

Los caracteres de vertebrado de los ciclóstomos son el encéfalo diferenciado y los pares de nervios craneales, los ojos, el oído interno, la iniciación de las vértebras segmentarias, los sistemas de órganos característicos y la presencia de glóbulos rojos y blancos. Los ciclóstomos difieren de los demás vertebrados por carecer de cabeza diferenciada, mandíbulas, apéndices pares, cinturas, costillas y conductos reproductores conectados con las gónadas. Tienen una sola gónada y sólo dos conductos semicirculares en cada «oreja». El registro fósil es escaso: una lamprea del Carbonífero de Illinois.

28-2 Estructura de la lamprea (figs. 28-2 y 28-3)

El **cuerpo** (cabeza + tronco) es cilíndrico y la **cola** está comprimida lateralmente. En la región dorsal posterior y en la cola hay **aletas medias.** Ventralmente, en la cabeza, hay un gran **embudo bucal,** rodeado de papilas blandas y tapizado por dentro con **dientes** córneos, amarillos cónicos. La **abertura nasal** es única y ocupa una posición dorsal media en la cabeza y se continúa por una delgada piel situada sobre el órgano pineal, estructura semejante a un ojo. Los dos grandes ojos son laterales y están cubiertos por una piel transparente, pero carecen de párpados. Detrás de ellos se hallan siete **aberturas branquiales,** redondeadas. Una serie de pequeñas **fositas sensitivas** laterales se extiende segmentariamente a lo largo de los lados del cuerpo y de la cola. El **ano** se abre ventralmente en la base de la cola e inmediatamente detrás hay una pequeña **papila urogenital,** atravesada por un epitelio liso que contiene numerosas glándulas mucosas, pero no escamas.

28-3 Esqueleto

El **notocordio** persiste durante toda la vida como esqueleto axial; es un bastón alargado y gelatinoso, rodeado por un tejido conjuntivo resistente. Los demás elementos del **esqueleto,** todos cartilaginosos, son: 1) el complicado cráneo (cráneo y cápsulas sensoriales); 2) el robusto cartílago lingual y un anillo de cartílago anular que rodea el embudo bucal; 3) los complejos pares de arcos viscerales o «cesto branquial», que sostienen la región bran-

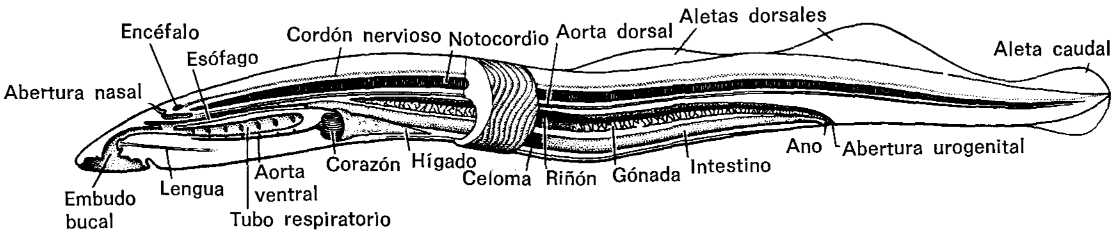

Encéfalo
Esófago
Cordón nervioso
Notocordio
Aorta dorsal
Aletas dorsales
Aleta caudal
Abertura nasal
Embudo bucal
Lengua
Aorta ventral
Tubo respiratorio
Corazón
Hígado
Celoma
Riñón
Gónada
Intestino
Ano
Abertura urogenital

Fig 28-2 Clase CICLÓSTOMOS. Estructura de una lamprea adulta *(Entosphenus tridentatus);* parte izquierda del cuerpo levantada en su mayor parte.

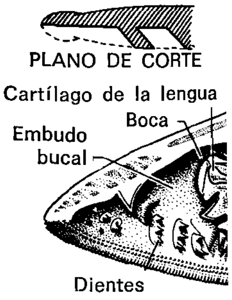

PLANO DE CORTE
Cartílago de la lengua
Boca
Embudo bucal
Dientes

Fig. 28-3
tada hasta
cuerpo.

quial, y 4) pequeñ
ma de bastón, dors
los que hay dos p
mentos del cuerpo,
rales de los vertebr

28-4 Sistema mus

Las regiones del tr
das por paredes de
que, vistos lateralm
en los demás peces
sobre el embudo b
un robusto múscul
tores menores.

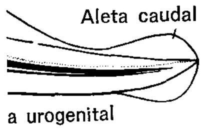
28-5 Sistema dige

La pequeña **boca** es
y se cierra o abre
adelante y hacia a
dientes córneos con
Sigue una corta **fari**
un **esófago** dorsal
la entrada en este
lámina transversa
mago. El extremo
mediante una válvu
éste hay un plieg
sol) o válvula espi
pequeño **ano.** El l
conducto biliar;
grupos de células
halla en el tifloso
del hígado.

boca chu-
ıarina (Pe-
(A, según

estructura semejan-
ojos son laterales y
ansparente, pero ca-
ellos se hallan siete
ɛadas. Una serie de
aterales se extiende
e los lados del cuer-
e ventralmente en la
ιente detrás hay una
avesada por un epi-
ɔsas glándulas muco-

e toda la vida como
alargado y gelatino-
juntivo resistente. Los
to, todos cartilagino-
ráneo (cráneo y cáp-
ɪto cartílago lingual y
que rodea el embudo
de arcos viscerales o
enen la región bran-



ıtatus); parte

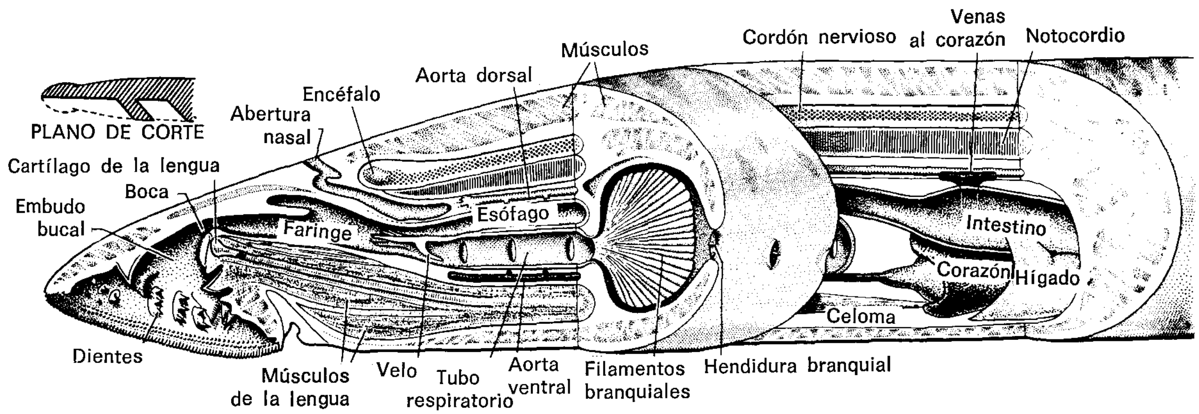


Fig. 28-3 Lamprea adulta *(Entosphenus)*, extremo anterior con la parte izquierda del cuerpo levantada hasta el plano medio, dejando partes de la región branquial y de la pared muscular del cuerpo.

quial, y 4) pequeños arcualios alargados en forma de bastón, dorsales respecto al notocordio, de los que hay dos pares en la mayor parte de segmentos del cuerpo, que representan los arcos neurales de los vertebrados superiores.

28-4 Sistema muscular

Las regiones del tronco y de la cola están formadas por paredes de cortos músculos segmentarios, que, vistos lateralmente, tienen forma de Σ como en los demás peces. Los músculos radiales operan sobre el embudo bucal y la lengua se mueve por un robusto músculo retractor y músculos protractores menores.

28-5 Sistema digestivo

La pequeña **boca** está centrada en el embudo bucal y se cierra o abre mediante un movimiento hacia adelante y hacia atrás de la **lengua.** En ésta hay dientes córneos como los del embudo (fig. 28-5*A*). Sigue una corta **faringe,** y luego el tubo se divide en un **esófago** dorsal y un **tubo respiratorio** ventral; la entrada en este último está protegida por una lámina transversa flexible, el **velo.** No hay estómago. El extremo posterior del esófago se abre, mediante una válvula, al **intestino** recto. Dentro de éste hay un pliegue longitudinal en espiral (tiflosol) o válvula espiral. El intestino termina en el pequeño **ano.** El **hígado** carece normalmente de conducto biliar; el páncreas está formado por grupos de células asociadas con el hígado y se halla en el tiflosol del intestino situado debajo del hígado.

28-6 Sistema circulatorio

El **corazón** está situado dentro del extremo posterior del cesto branquial, de forma caliciforme, en un saco pericárdico que comunica con el celoma. Consta de un seno venoso (aurícula) y un ventrículo de paredes gruesas (sin cono arterioso). La sangre del corazón es impulsada hacia adelante a la **aorta ventral** que la distribuye, en ocho pares de ramas aferentes, a los filamentos branquiales, y luego se recoge en una **aorta dorsal** media, situada sobre las branquias, que la distribuye hacia adelante y hacia atrás. El sistema venoso devuelve la sangre de la cabeza y del cuerpo y comprende un sistema hepático que atraviesa el hígado, pero no hay sistema porta renal; también existen **vasos** linfáticos.

28-7 Sistema respiratorio

Existen siete **branquias** dentro de bolsas (de aquí el nombre de MARSUPIOBRANQUIOS) a cada lado del cuerpo, entre el tubo respiratorio y la pared del cuerpo. Cada una posee numerosos filamentos con finos capilares, en los que la sangre es oxigenada por el agua que circula por las bolsas. En las lampreas adultas las corrientes de agua que sirven para la respiración *entran* y *salen* por las hendiduras, lo cual no es así en los verdaderos peces. Este método peculiar es necesario porque las lampreas frecuentemente se adhieren mediante el embudo bucal al alimento o a otros objetos, y entonces es imposible el paso de agua por la boca; en las larvas de lamprea la corriente respiratoria entra por la boca y sale por las aberturas branquiales, como en los peces.

28-8 Sistema excretor

Los dos **riñones** (mesonefros, fig. 7-8) ocupan una posición dorsal en la cavidad del cuerpo; un **uréter** tubular va desde cada uno al **seno urogenital,** que descarga al exterior por la **papila urogenital.**

28-9 Sistema nervioso

Un par de **lóbulos olfatorios,** seguidos de unos **hemisferios cerebrales** pequeños, se unen al **diencéfalo;** debajo de éste existe un ancho **infundíbulo,** y, dorsalmente, un **órgano pineal.** En el cerebro medio, dorsalmente, hay un par de grandes **lóbulos ópticos.** El **cerebelo** es una pequeña banda transversa dorsal y la **medula oblongada,** ventral, es mucho mayor. Entre los lóbulos ópticos y sobre la medula hay una grandes aberturas con plexos coroideos que contienen vasos sanguíneos. Dentro del encéfalo hay cuatro ventrículos, como en los demás vertebrados. Hay diez pares de **nervios craneales.** El **cordón nervioso** es aplanado y semejante a una banda. Las raíces ventrales y dorsales de los pares de **nervios espinales** salen alternativamente del cordón y no forman haces como en los otros vertebrados. Existe un sistema simpático poco definido.

28-10 Órganos de los sentidos

La abertura nasal única conduce a unos **sacos olfatorios** pares que reciben terminaciones nerviosas de ambos lóbulos olfatorios del encéfalo. Además de un par de **ojos** existe un complejo **ojo pineal** con un cristalino uniforme, y hay una retina pigmentada detrás de la abertura nasal. Cada **oído** interno (órgano del equilibrio) posee dos conductos semicirculares. En la faringe hay yemas gustativas y a ambos lados del cuerpo existe una **línea lateral** de órganos sensoriales, lo mismo que en la superficie inferior de la cabeza.

28-11 Glándulas endocrinas

Debajo del infundíbulo hay una **pituitaria;** un largo saco denominado **bolsa pituitaria** se extiende detrás del saco olfatorio. El endostilo de la larva se parece a estructuras semejantes de los tunicados y anfioxos y se considera precursor de la glándula tiroides de la lamprea adulta.

28-12 Sistema reproductor

Los individuos son o masculinos o femeninos, de manera que los sexos están separados (dioicos), como en los demás vertebrados. En la madurez sexual una sola **gónada** alargada llena gran parte de la cavidad abdominal. No hay conducto genital; los óvulos o los espermatòzoides quedan libres en la cavidad abdominal y pasan por un par de **poros genitales** al seno urogenital, de donde salen luego al exterior.

28-13 Mixinoideos

Comparados con las lampreas los miembros del orden MIXINIFORMES difieren en varios caracteres: 1) una pequeña boca con un gran diente epidérmico dorsal e hileras de pequeños dientes; 2) varios pares de tentáculos anteriores blandos alrededor de la boca y de la abertura nasal; 3) abertura prensal terminal y media con un conducto (y una bolsa pituitaria) que va desde debajo del encéfalo hasta la parte superior de la faringe y constituye un conducto para el paso del agua que lleva oxígeno a las branquias; 4) la parte superior y los lados de la caja encefálica membranosos, el cesto branquial muy reducido, los arcualios poco numerosos y posteriores; 5) los miómeros alternados; 6) 5 a 16 pares de branquias, muy hacia atrás; 7) pronefros segmentario en el adulto (con nefrostomas); 8) encéfalo primitivo, de cuatro lóbulos, sin cerebro o cerebelo reconocibles, raíces ventrales y dorsales de los nervios espinales unidos; 9) ojos no visibles; 10) ojo pineal rudimentario; 11) cada oído con un solo conducto semicircular; 12) sistema de la línea lateral muy reducido, y 13) huevos grandes, con cáscara formada en el ovario.

El páncreas consiste en grupos de células existentes en el hígado, en los vasos sanguíneos mesentéricos y en el epitelio intestinal. El tejido endocrino está alrededor del conducto biliar común. El sistema venoso contiene «corazones» secundarios (bulbos contráctiles) que aumentan el flujo sanguíneo de su sistema circulatorio.

28-14 Historia natural

Las lampreas se hallan tanto en las aguas dulces como en las saladas; los mixinoideos son marinos, descendiendo algunos a profundidades de más de 1800 m. Algunas lampreas adultas no son parásitas. Las especies parásitas se adhieren a los peces (figura 28-4) por succión del embudo y empleo de

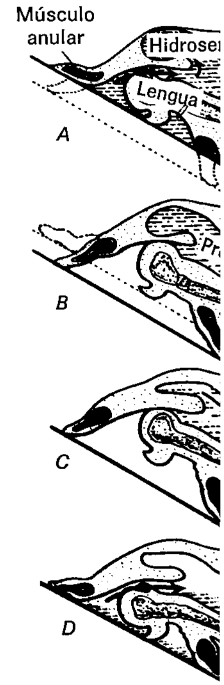


Fig. 28-4 Lamprea adheri
la acción del embudo bu
embudo bucal contra un
minuye al forzar el agua
ringe. *B.* La lengua cierra
ringe; el embudo se hin
terno y la fuerza de suc
forzada hacia detrás del
do el paso hacia la boca.
agua de las bolsas bran
moverse hacia adelante y
T. E. Reynolds, 1931.)

los dientes bucales;
un hoyo e inyectan u
del huésped fluye den
Atacan a peces sanos

Los mixinoideos n
baja salinidad del agu
brados marinos, sus
equilibrio osmótico (
mar. Buscan las part
por lo general a prof
donde excavan. Se a
invertebrados que vi
del fondo y de anim
se hunden y llegan a
de que sean depredad
ces; no obstante, se
cuerpo de peces capt
Cuando están comie

)s o femeninos, de
ɜparados (dioicos),
En la madurez se-
llena gran parte de
conducto genital;
:s quedan libres en
or un par de **poros**
donde salen luego

: los miembros del
n varios caracteres:
ran diente epidérmi-
s dientes; 2) varios
blandos alrededor
al; 3) abertura pren-
ɪnducto (y una bolsa
o del encéfalo hasta
ɪge y constituye un
ɪa que lleva oxígeno
perior y los lados de
ɪs, el cesto branquial
ɪco numerosos y pos-
ernados; 6) 5 a 16
ɪ atrás; 7) pronefros
nefrostomas); 8) en-
ɪbulos, sin cerebro o
ɜntrales y dorsales de
9) ojos no visibles;
l1) cada oído con un
2) sistema de la línea
huevos grandes, con

upos de células exis-
ɜos sanguíneos mesen-
ɪal. El tejido endocri-
cto biliar común. El
ɪrazones» secundarios
ɪentan el flujo sanguí-

ɔ en las aguas dulces
ɪinoideos son marinos,
'undidades de más de
ɪdultas no son parási-
ɜ adhieren a los peces
embudo y empleo de

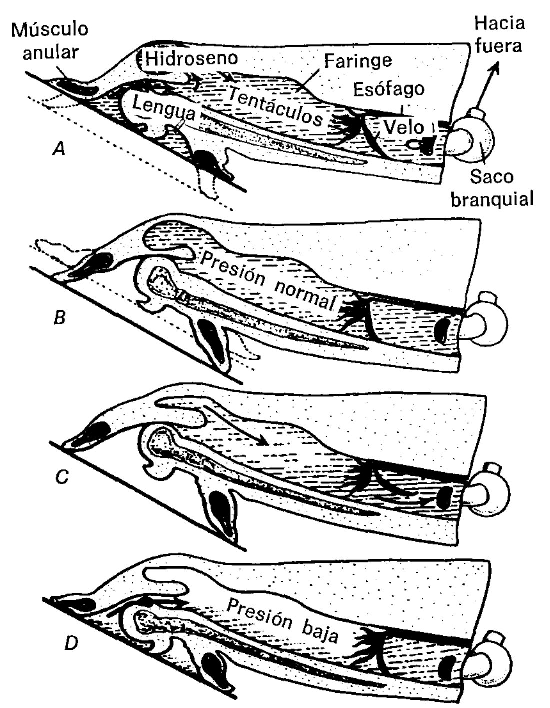


Fig. 28-4 Lamprea adherida y alimentándose; esquemas de la acción del embudo bucal y de la lengua. *A.* Se aplica el embudo bucal contra un objeto, y su volumen interno disminuye al forzar el agua detrás de la lengua, hacia la faringe. *B.* La lengua cierra el paso entre el embudo y la faringe; el embudo se hincha para aumentar el volumen interno y la fuerza de succión. *C.* El agua del hidroseno es forzada hacia detrás del velo; la lengua continúa bloqueando el paso hacia la boca. *D.* El velo impide el retroceso del agua de las bolsas branquiales. La lengua está libre para moverse hacia adelante y atrás al raspar la carne. *(Según T. E. Reynolds,* 1931.)

los dientes bucales; los dientes linguales excavan un hoyo e inyectan un anticoagulante, y la sangre del huésped fluye dentro de la boca de la lamprea. Atacan a peces sanos y pueden llegar a matarlos.

Los mixinoideos no toleran la luz fuerte y la baja salinidad del agua. Al igual que otros invertebrados marinos, sus líquidos corporales están en equilibrio osmótico (isosmóticos) con el agua del mar. Buscan las partes lodosas del fondo marino, por lo general a profundidades de más de 24 m, donde excavan. Se alimentan de gusanos y otros invertebrados que viven dentro o sobre el barro del fondo y de animales muertos o enfermos que se hunden y llegan al fondo. Hay pocas pruebas de que sean depredadores o parásitos de otros peces; no obstante, se abren paso en el interior del cuerpo de peces capturados con red devorándolos. Cuando están comiendo, hileras de dientes córneos alargados, situados a cada lado del suelo de la boca, se mueven hacia fuera, por encima del labio inferior, y, al realizar este movimiento, las hileras de cada lado se parten. Cuando el movimiento es inverso, las hileras se juntan de nuevo para morder. Parece que el alimento es localizado por el olfato y generalmente es despedazado con los dientes, pero no lo roen *ni* lo chupan.

Cuando son molestados, los mixinoideos pueden desprender grandes cantidades de mucus. De aquí su nombre de «anguilas del fango».

28-15 Reproducción

Cuando las lampreas, tanto si son marinas como de agua dulce, alcanzan la madurez sexual, en primavera o a principios de verano, las gónadas se hinchan y ambos sexos se desplazan por los ríos, a veces transportados por un pez o un bote. Buscan las aguas claras y los rápidos de los ríos y mediante el embudo bucal remueven las piedras del fondo hasta que encuentran una depresión redondeada y poco profunda, libre de cieno, que preparan como nido (fig. 28-5*C*). Entonces la hembra se adhiere a una piedra por la parte expuesta a la corriente del río, y el macho se fija sobre la hembra, empleando ambos sus embudos bucales. Parcialmente entrelazados se retuercen hacia atrás y hacia adelante cuando descargan los espermatozoides y los óvulos; la fecundación es externa. Los huevos son pequeños (1 mm en la lamprea de arroyo) y adherentes; se hunden rápidamente y quedan recubiertos por barro y arena. Una hembra de lamprea de arroyo puede contener de 2000 a 65 000 huevos y las grandes lampreas marinas hasta 236 000. El desove lo realizan varias parejas juntas, a veces en el mismo nido. Todos los adultos mueren después de desovar. Los nuevos individuos nacen al cabo de un mes, más o menos, en forma de pequeñas larvas, y cuando alcanzan los 12 o 15 mm de longitud abandonan el nido y buscan aguas quietas. Allí cada uno construye en la arena o en el barro una galería en forma de U, donde filtra el microplancton del agua, aunque sale para alimentarse del cieno que existe en el fondo del río (fig. 28-5*D*). El agua entra en la boca gracias a la acción de los cilios y sale por las aberturas branquiales. El alimento es retenido en el mucus secretado por el endostilo situado en la base de la faringe, como en el anfioxo, con el que, antiguamente, se confundían las larvas.

Las larvas, denominadas «*ammocetes*» se pare-

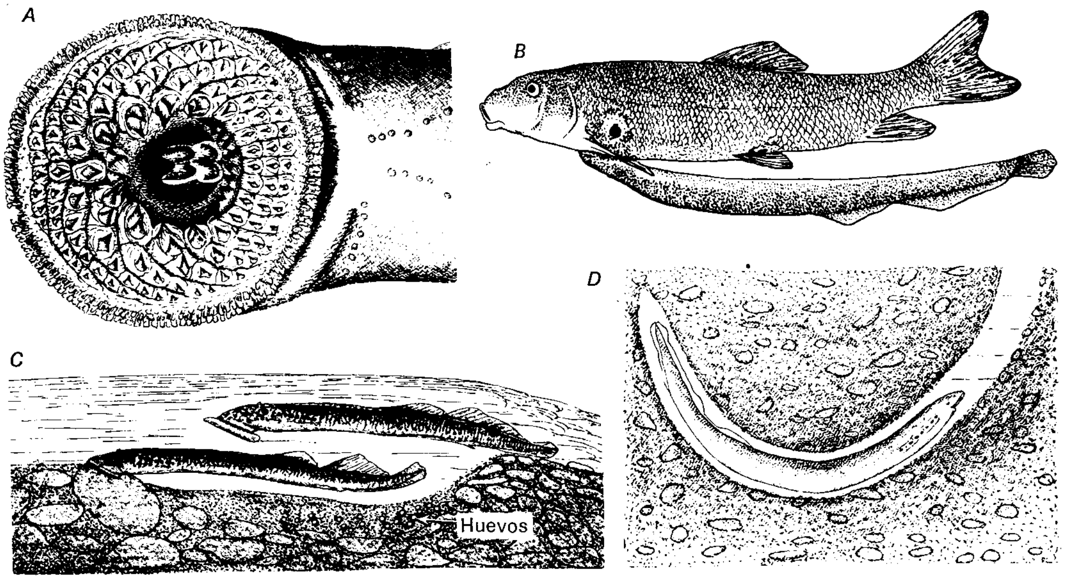


Fig. 28-5 Estructura y vida de las lampreas de lago. *A.* Embudo bucal visto ventralmente, con numerosos dientes córneos. *B.* Lamprea adherida a un pez. Cicatriz resultante del ataque previo a la aleta pectoral. *C.* Nido con una hembra adherida a una piedra, y un macho transportando otra piedra; pequeños huevos en la parte posterior del nido. *D.* Larva de lamprea (ammocetes) en su galería debajo del agua. (*Según S. H. Gage,* 1893, 1929.)

cen mucho a los anfioxos. Son ciegas y sin dientes, y su vida es larga, desde un mínimo de tres años *(Entosphenus tridentatus)* hasta quizá siete *(Petromyzon);* durante este tiempo crecen. Viven en el detritus y el barro de las zonas tranquilas de los ríos y filtran diminutos organismos del agua. En la metamorfosis, el destino de las lampreas puede ser de dos tipos. En el grupo más primitivo se conserva un tubo digestivo funcional y se desarrollan dientes fuertes y agudos; estas lampreas se alimentan de peces y continúan viviendo y creciendo en el mar o en los grandes ríos o lagos, según las especies. Después de un período de un año en este estado (quizás un tiempo más largo en algunas especies), vuelven a remontar las pequeñas corrientes, en primavera, con el objeto de desovar y luego morir. Los miembros del segundo grupo cesan de alimentarse y de crecer después de la metamorfosis, entre agosto y octubre; el tubo digestivo y los dientes degeneran parcialmente, y a los 4 u 11 meses el animal se reproduce y muere. Estas lampreas degeneradas se han desarrollado como ramas laterales del tipo normal en varias partes del mundo.

Los mixinoideos son estructuralmente hermafroditas, pero funcionalmente los sexos están separados. Primero son hermafroditas, con una gónada única, un ovario en la parte anterior y un testículo en la parte posterior. Si se desarrolla la porción ovárica y degenera el testículo, resulta una hembra; el proceso inverso produce un macho. Si ambas partes se desarrollan más allá del estadio de diferenciación sexual, el crecimiento de las gónadas se retarda, se produce una degeneración y el resultado es un animal estéril. Existen todas las fases desde machos verdaderos a hembras verdaderas. Los mixinoideos puede que estén evolucionando desde el hermafroditismo a la bisexualidad.

Los óvulos y los espermatozoides pasan a la cavidad abdominal, como en las lampreas, y entran en los conductos celómicos, muy hacia atrás en el abdomen, los cuales se unen a la cloaca. Los huevos son poco numerosos, con una cáscara resistente y córnea; son de forma oval alargada y pueden ser grandes (10 × 30 mm). En los extremos tienen unos filamentos terminados en forma de áncora con los que se fijan a las algas o a otros objetos del fondo. Parece que el crecimiento hasta el estado adulto es directo, sin fase larvaria.

28-16 Relaciones con el hombre

Los ciclóstomos, en particular los mixinoideos, se alimentan de peces enfermos o lesionados, y los

---

mixinoideos consun
nos ambientes mar
portantes consumic
muertos, por lo q
ecosistema. Pero t
sobre los intereses c
se larvaria sirven d
tiva como en las pe
tos (especialmente
zan como alimento
a los peces pues se
sangre; y también
rias. La construcció
land, durante el si
Ontario y Erie, per
tromyzon marinus)
en grandes cantida
tablecidas y no pue
Han causado granc
merciales. Sus ataq
fase de su desarrol
que era de unos 7
Los intentos de con
y venenos selectivc
método obtuvo un
posible la restaura
repoblación de la t

Clase 1. †Ostracod
o Cefaláspidos (Ce

Pequeños, en su m
longitud, cuerpo a r
boca pequeña y sin
cubierta por un esc
placas o espinas; e
1 ó 2 aletas dorsale
prolongaciones rec
a las aletas pector
30-11*A*), en algunas
se proyecta hacia a
2 conductos semici
pares de cavidades
nico, principalmente
donde el alimento
barro por el apara
probable que algun
la superficie marina

ente, con
aque pre-
sportando
cetes) en

sarrolla la porción
esulta una hembra;
macho. Si ambas
lel estadio de dife-
de las gónadas se
ración y el resulta-
todas las fases des-
as verdaderas. Los
olucionando desde
alidad.
ides pasan a la ca-
lampreas, y entran
y hacia atrás en el
la cloaca. Los hue-
na cáscara resisten-
alargada y pueden
los extremos tienen
rma de áncora con
a otros objetos del
ito hasta el estado
aria.

ore

los mixinoideos, se
lesionados, y los

mixinoideos consumen los peces muertos. En algunos ambientes marinos figuran como los más importantes consumidores de restos de vertebrados muertos, por lo que son una parte esencial del ecosistema. Pero también producen otros efectos sobre los intereses del hombre. Las lampreas en fase larvaria sirven de cebo tanto en la pesca deportiva como en las pesquerías comerciales, y los adultos (especialmente las lampreas marinas) se utilizan como alimento. Las lampreas hieren y matan a los peces pues se alimentan de su carne y de su sangre; y también producen infecciones secundarias. La construcción del canal navegable de Welland, durante el siglo XIX, que conecta los lagos Ontario y Erie, permitió que lampreas marinas *(Petromyzon marinus)* invadieran los Grandes Lagos en grandes cantidades; actualmente están allí establecidas y no pueden bajar al mar.

Han causado grandes daños a las pesquerías comerciales. Sus ataques a la trucha lacustre en una fase de su desarrollo redujeron la captura anual, que era de unos 7 millones de kg, a 250 000 kg. Los intentos de control incluyen barreras eléctricas y venenos selectivos para matar las larvas. Este método obtuvo un éxito suficiente para que fuera posible la restauración parcial de la pesca y la repoblación de la trucha.

Clasificación

Clase 1. †Ostracodermos (Ostracodermi) o Cefaláspidos (Cephalaspida).

Pequeños, en su mayoría de menos de 60 cm de longitud, cuerpo a menudo deprimido y ensiforme; boca pequeña y sin mandíbulas; cabeza a menudo cubierta por un escudo óseo y cuerpo cubierto por placas o espinas; esqueleto del cráneo osificado; 1 ó 2 aletas dorsales; a veces están presentes unas prolongaciones recubiertas de escamas parecidas a las aletas pectorales; cola heterocerca (figura 30-11*A*), en algunas formas la porción ensanchada se proyecta hacia abajo; 2 ojos y 1 ojo pineal; 2 conductos semicirculares; generalmente unos 2 pares de cavidades branquiales; Silúrico a Devónico, principalmente en el fondo de aguas dulces, donde el alimento probablemente es filtrado del barro por el aparato branquial; sin embargo, es probable que algunos fueran activos nadadores de la superficie marina. †*Cephalaspis;* †*Birkenia,* probablemente habitante de la superficie, con una cola heterocerca curvada hacia abajo; †*Pteraspis.*

Clase 2. Ciclóstomos (Cyclostomata), Agnatos (Agnatha) o Marsupobranquios (Marsipobranchii).

Cuerpo anguiliforme, largo, cilíndrico; piel lisa, sin escamas; sin verdaderas mandíbulas ni aletas pares; esqueleto cartilaginoso; del 5 a 16 pares de branquias en bolsas; corazón de 2 cámaras; unas 50 especies.

Orden 1. Petromizontiformes (Petromyzontiformes). Lampreas. Boca rodeada por un gran embudo ventral chupador provisto de numerosos dientes córneos; lengua larga y protráctil también armada con dientes córneos; sacos nasales conectados con un conducto único que se abre delante de los ojos, en situación media, sin abertura interna a la faringe; 7 pares de bolsas branquiales que se abren separadamente; los arcos branquiales están fusionados y forman una «cesta» que encierra las branquias; arcos neurales cartilaginosos (arcualios); huevos pequeños; fase larvaria larga; unas 30 especies; de distribución casi mundial, a lo largo de las costas y en los ríos y lagos. *Petromyzon marinus,* lamprea marina, costa atlántica de América del Norte, desde la bahía de Chesapeake hacia el norte y en Europa, crece hasta 1 m de longitud, desova en aguas dulces, restringida a los lagos Finger, Nueva York y a los Grandes Lagos; *Lampetra,* en las aguas dulces y saladas de Eurasia; *Entosphenus tridentatus,* lamprea del Pacífico, a lo largo de la costa desde California hasta Alaska, desova en las aguas dulces; *Lampetra lamottei,* lampreílla, de California hasta Alaska, desova en las aguas dulces; *Lampetra lamottei,* lampreílla de América del Norte, no parásita, Estados del este y del oeste medio de los EE. UU.; *Ichthyomyzon,* lampreílla de la región central de los EE. UU. y Canadá. †*Mayomyzon,* del Carbonífero (Pensilvania).

Orden 2. Mixiniformes (Myxiniformes). Mixinoideos. Boca casi terminal, con tentáculos marginales, sin embudo bucal, dientes ocultos cuando no están comiendo; los sacos nasales se abren a un conducto que se extiende desde cerca del hocico hasta la faringe; ojos debajo de la piel; 1 a 16 pares de poros; «cesto branquial» y arcualios poco desarrollados; de 20 a 30 huevos, grandes, en cápsulas córneas, desarrollo probablemente directo; 21 especies; lagos salados. *Myxine glutinosa,* mixinoideo del Atlántico, desde Cape Cod hacia el norte en la costa atlántica, hasta 75 cm de longitud, también se encuentra en Europa, pero su tamaño es de la mitad; *Bdellostoma,* en Chile; *Eptatretus stouti,* mixinoideo del Pacífico, desde la Baja California hasta Alaska.

Bibliografía

(Véanse también los trabajos de Marshall, Nikol'skii, y otros citados en la bibliografía del cap. 30.)

Applegate, V. C., y **J. W. Moffett.** 1955. The sea lamprey. *Sci. Am.,* vol. 192, no. 4, pp. 36-41, ilus. *El azote de las pesquerías comerciales de los Grandes Lagos; se describen las medidas de control.*

Brodal, A., y **R. Fänge.** 1963. The biology of *Myxine.* Oslo, Universitetsforlaget. XIII + 588 pp.

Gage, S. H. 1893. The lake and brook lampreys of Nueva York. ... Ithaca, N.Y., Wilder Quarter-Century Book. Pp. 421-493, 8 láms. *Estructura, función e historia natural; incluye la forma de agua dulce de la lamprea marina.*

Hardisty, M. W., e **I. J. Potter.** 1971. The biology of lampreys. Nueva York, Academic Press, Inc. Vol. 1, XIV + 423 pp. 1972. Vol. 2, XIV + 466 pp.

Hubbs, C. L. 1924. The life-cycle and growth of lampreys. *Michigan Academy of Science, Arts and Letters, Papers,* vol. 4, pp. 587-603, figs. 16-22.

Jensen, David. 1966. The hagfish. *Sci. Am.,* vol. 214, Núm. 2, pp. 2-10, ilus.

Lennon, R. E. 1954. Feeding mechanism of the sea lamprey and its effect on host fisches. *U.S. Fish & Wildlife Service, Fisheries Bull.,* volumen 56, páginas 245-293, 19 figuras.

Parker, P. S., y **R. E. Lennon.** 1956. Biology of the sea lamprey in its parasitic phase. *U.S. Fish & Wildlife Service, Research Rept.* 44, 32 pp., 8 figs.

Reynolds, T. E. 1931. Hydrostatics of the suctorial mouth of the lamprey. *University of California Publications in Zoology,* vol. 37, pp. 15-34, 3 láms., 2 figs. *Anatomía y función de la región cefálica.*

Stensiö, E. *En* T. Ørvig. 1968. The cyclostomes with special reference to the diphylectic origin of the Petromyzontida and Myxinoidea. *En* Nobel Symposium 4: Proceedings of the Fourth Nobel Symposium held in June 1967 at the Swedish Museum of Natural History (Naturhistoriska riksmuseet) in Stockholm. Nueva York, Interscience Publishers, a division of John Wiley & Sons, Inc. 539 pp. *Pruebas del origen independiente de los mixinoideos y las lampreas, y resumen de los caracteres básicos que unen y separan los grupos de agnatos vivientes y fósiles.*

29

Clase C

Los tiburones, las r
CHONDRICHTHYES (
ichthys, pez; figs. 2
vivientes más inferi
radas y completas,
pares. Son todos
todos habitan en e
y está representado
especialmente dient
El tiburón tiene u
bido a que sus car
recen en los embri
superiores.

29-1 Característic

1 Piel gruesa, cubi
coideas (fig. 29-
mucosas; con al
tenidas por radio
en los machos;
2 Boca ventral, co
aberturas nasales
comunicadas con
superiores e inf
válvula espiral (

ʾ and growth of lam-
'cience, Arts and Let-
)3, figs. 16-22.
h. *Sci. Am.*, vol. 214,

echanism of the sea
ıst fisches. *U.S. Fish*
Bull., volumen 56, pá-

56. Biology of the sea
. *U.S. Fish & Wildlife*
2 pp., 8 figs.
ıtics of the suctorial
rsity of California Pu-
, pp. 15-34, 3 láms., 2
'a región cefálica.
The cyclostomes with
hylectic origin of the
lea. *En* Nobel Sympo-
ə Fourth Nobel Sym-
the Swedish Museum
:oriska riksmuseet) in
rscience Publishers, a
s, Inc. 539 pp. *Pruebas*
los mixinoideos y las
caracteres básicos que
de agnatos vivientes y

29

Clase Condrícties: Peces cartilaginosos

Los tiburones, las rayas y las quimeras de la clase CHONDRICHTHYES (Griego *chondros,* cartílago + *ichthys,* pez; figs. 29-1 y 29-2) son los vertebrados vivientes más inferiores que tienen vértebras separadas y completas, mandíbulas móviles y apéndices pares. Son todos depredadores y prácticamente todos habitan en el océano. El grupo es antiguo y está representado por numerosos restos fósiles, especialmente dientes, radios de aletas y escamas. El tiburón tiene un interés biológico especial debido a que sus caracteres anatómicos básicos aparecen en los embriones jóvenes de los vertebrados superiores.

29-1 Características

1. Piel gruesa, cubierta por pequeñas escamas placoideas (fig. 29-4) y con numerosas glándulas mucosas; con aletas medias y pares, todas sostenidas por radios; aletas pélvicas con «fórceps» en los machos; cola heterocerca.
2. Boca ventral, con dientes cubiertos de esmalte; aberturas nasales en número de dos (o una), no comunicadas con la cavidad bucal; mandíbulas superiores e inferiores presentes; intestino con válvula espiral (fig. 29-6).
3. Esqueleto cartilaginoso, sin verdaderos huesos; cápsulas sensoriales pares articuladas con el cráneo; notocordio persistente; numerosas vértebras completas y separadas; cinturas pectoral y pélvica presentes.
4. Corazón con dos cámaras (una aurícula y un ventrículo), con un seno venoso y un cono arterioso, solamente contiene sangre venosa; varios pares de arcos aórticos; algunas venas ensanchadas formando senos; glóbulos rojos nucleados y ovales.
5. Respiración por branquias unidas a las paredes opuestas de cinco a siete pares de bolsas branquiales; cada bolsa tiene una abertura separada semejante a una hendidura; no hay vejiga natatoria.
6. Diez pares de nervios craneales; cada «oído» con 3 conductos semicirculares.
7. Excreción por riñones mesonéfricos; la urea es el principal desecho nitrogenado.
8. Temperatura del cuerpo variable (poiquilotermos).
9. Sexos separados; típicamente gónadas pares; los *conductos reproductores desembocan en la cloaca;* fecundación interna; ovíparos u ovovivíparos; huevos grandes, con mucho vitelo, segmen-

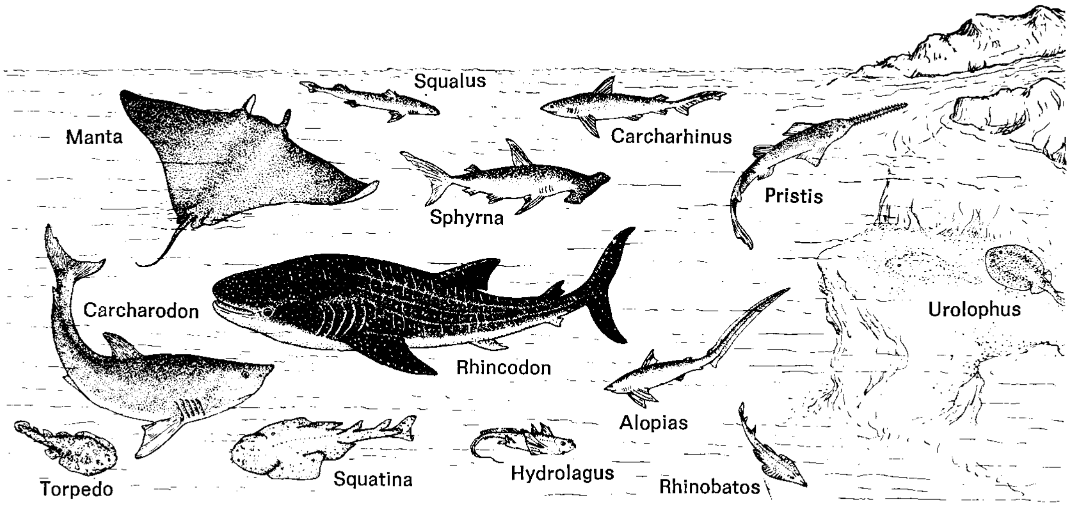

Squalus
Manta
Carcharhinus
Pristis
Sphyrna
Carcharodon
Urolophus
Rhincodon
Alopias
Torpedo
Squatina
Hydrolagus
Rhinobatos

Fig. 29-1 Clase CONDRICTÍES. Peces cartilaginosos comunes, todos marinos, reducidos a diferente escala; en la parte inferior se hallan los habitantes del fondo. Orden ESCUALIFORMES: *Alopias*, pez zorro; *Carcharhinus*, tiburón gris; *Carcharodon*, tiburón blanco; *Rhincodon*, tiburón ballena; *Sphyrna*, pez martillo; *Squalus*, galludo; *Squatina*, pez ángel. Orden RAYIFORMES: Rayas. *Pristis*, pez sierra; *Rhinobatos*, pez guitarra; *Manta*, manta o pez diablo; *Torpedo*, tembladera; *Urolophus*, raya venenosa. Orden QUIMERIFORMES: *Hydrolagus*.

tación meroblástica; sin membranas embrionarias; desarrollo directo, sin metamorfosis.

Los peces cartilaginosos muestran adelantos respecto a los ciclóstomos, pues poseen: 1) escamas que cubren el cuerpo; 2) dos pares de aletas laterales; 3) mandíbulas móviles articuladas con el cráneo; 4) dientes cubiertos de esmalte en las mandíbulas; 5) tres conductos semicirculares en cada oído, y 6) órganos y conductos reproductores pares. Se diferencia
1) el esqueleto c
sos; 2) escamas
quiales separadas
conectan con la f
natatoria.

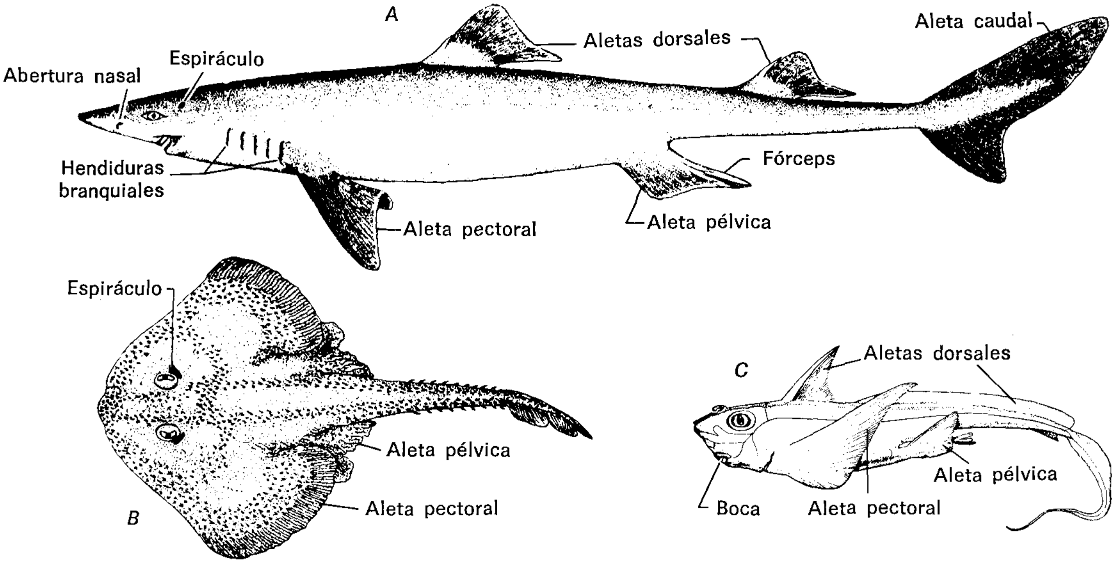

A
Abertura nasal
Espiráculo
Aletas dorsales
Aleta caudal
Hendiduras branquiales
Fórceps
Aleta pectoral
Aleta pélvica
Espiráculo
B
Aleta pélvica
Aleta pectoral
C
Aletas dorsales
Boca
Aleta pectoral
Aleta pélvica

Fig. 29-2 Clase CONDRICTÍES. *A*. Galludo *(Squalus acanthias)*. *B*. Raya *(Raja)*. *C*. Quimera *(Chimaera colliei)*. *(A, según Goode; B, según General Biological Supply House; C, según Dean, Fishes living and fossil, The Macmillan Co.)*

Se han propues
origen de las alet
four y otros, las a
laterales longitudi
lelos (fig. 29-3). (
anfioxo posee est
rales), que se cor
tral; 2) un peque
nía cinco pequeña
torales y pélvicas
un tiburón de fine
res con las bases
merosos radios p
algunos tiburones
gues tegumentario
rición de las ale
embriológicas, an
apoyan esta teoría.

29-2 Tamaño

Los escualos *(Sq*
tud, y la mayor p
nos de 2,5 m, pe
charias) crece has
thorhinus maximu
llena *(Rhincodon*
Son los mayores
ballenas. La may
30 a 90 cm de lo

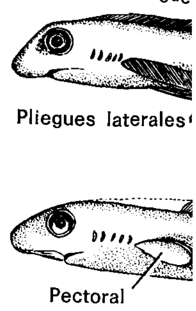
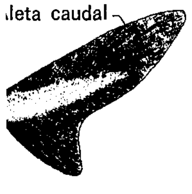

Pliegue
Pliegues laterales
Pectoral

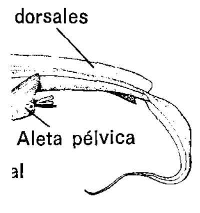
Fig. 29-3 Posible ori
de pliegues como l
gura 27-8. *(Según W*

Urolophus

a dife-
ORMES:
tiburón
: Rayas.
ra; Uro-

es de aletas latera-
uladas con el crá-
nalte en las man-
irculares en cada
reproductores pa-





era (Chi-
n, Fishes

res. Se diferencian de los peces óseos por poseer: 1) el esqueleto cartilaginoso, sin verdaderos huesos; 2) escamas placoideas; 3) hendiduras branquiales separadas; 4) un par de espiráculos que conectan con la faringe, y 5) por carecer de vejiga natatoria.

Se han propuesto varias teorías para explicar el origen de las aletas pares en los peces. Según Balfour y otros, las aletas pares derivarían de pliegues laterales longitudinales sostenidos por radios paralelos (fig. 29-3). Como pruebas cabe citar: 1) el anfioxo posee estos pliegues continuos (metapleurales), que se continúan con la aleta caudal ventral; 2) un pequeño pez devónico, †*Climatius*, tenía cinco pequeñas aletas accesorias entre las pectorales y pélvicas de cada lado; 3) †*Cladoselache*, un tiburón de fines del Devónico, poseía aletas pares con las bases extendidas, sostenidas por numerosos radios paralelos, y 4) los embriones de algunos tiburones vivientes *(Scyllium)* poseen pliegues tegumentarios laterales que preceden a la aparición de las aletas pares. Existen otras pruebas embriológicas, anatómicas y paleontológicas que apoyan esta teoría.

29-2 Tamaño

Los escualos *(Squalus)* alcanzan 90 cm de longitud, y la mayor parte de los tiburones miden menos de 2,5 m, pero el jaquetón *(Carcharodon carcharias)* crece hasta 6 m, el marrajo gigante *(Cethorhinus maximus)*, hasta 12 m, y el tiburón ballena *(Rhincodon typus)* alcanza 18 m de longitud. Son los mayores vertebrados vivientes, excepto las ballenas. La mayor parte de las rayas miden de 30 a 90 cm de longitud, pero el pez diablo *(Manta birostris)* alcanza 5 m de longitud y 6 de anchura al nivel de las aletas pectorales. Las quimeras tienen menos de 90 cm de longitud.

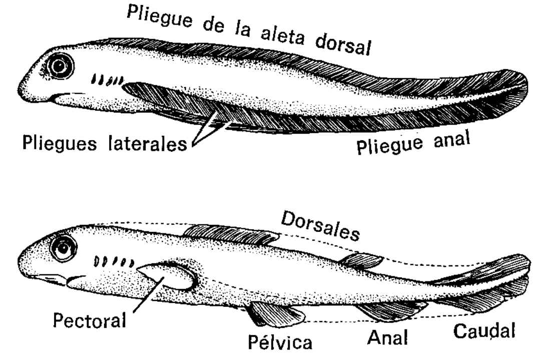


Fig. 29-3 Posible origen de las aletas de los peces a partir de pliegues como los del anfioxo. Compárese con la figura 27-8. *(Según Wiedersheim.)*

Squalus o Mustelus

29-3 Rasgos externos

La **cabeza** es obtusamente puntiaguda y el **tronco** es fusiforme, más ancho cerca de las aletas pectorales y cónico hacia atrás. Hay dos **aletas dorsales** medias, separadas (cada una precedida por una espina en *Squalus*), una **aleta caudal** media y dos pares de aletas laterales, **pectorales** y **pélvicas.** En el macho maduro cada aleta pélvica lleva un apéndice alargado y surcado, el **fórceps,** que utiliza en la copulación. *Mustelus* tiene también una **aleta anal.** La **cola** es heterocerca, la columna vertebral se arquea hacia arriba y se extiende hasta casi el extremo de la aleta caudal (fig. 30-11). Ventralmente, en la cabeza, hay dos **aberturas nasales** y una ancha **boca;** los **ojos** son laterales y sin párpados. Cinco **hendiduras branquiales** ovales se abren anteriormente a cada aleta pectoral; un **espiráculo** (hendidura semejante a una branquia) se abre detrás de cada ojo. El **ano** se halla entre las aletas pélvicas.

La aleta caudal es bilobulada, la parte superior suele ser más estrecha que el lóbulo ventral, que está unido a la parte inferior de la columna vertebral (fig. 30-11). Cuando la cola se mueve de un lado a otro al nadar, el lóbulo ventral proporciona la sustentación. Con cada batido de aletas hacia adentro, la superficie superior es inclinada hacia la línea media, y el lóbulo ventral sigue detrás. La fuerza resultante tiene un componente hacia arriba y la cola tiende a levantarse y a forzar las partes anteriores hacia abajo. Sin embargo, las aletas pectorales se inclinan hacia arriba y fuerzan las partes anteriores a elevarse, contraponiéndose a la acción de la cola. El efecto combinado de ambas fuerzas tiende a elevar el pez, hecho que tiene suma importancia para un animal que carece de vejiga natatoria para la flotación y que, además, es más pesado que el agua.

29-4 Cubierta del cuerpo

La **piel,** que es de color gris, está uniformemente cubierta por series diagonales de diminutas **esca-**

mas placoideas (fig. 29-4), cada una con una espina puntiaguda dirigida hacia atrás, cubierta de esmalte, y una placa basal de dentina en la dermis.

29-5 Esqueleto

Todo el **esqueleto** es cartilaginoso y está más o menos reforzado por depósitos calcáreos; las partes axiales son el **condocráneo,** el **esqueleto visceral** y la **columna vertebral,** segmentada. Cada **vértebra** posee un centro en forma de carrete, cóncavo en ambos extremos (anficélica), y encima de éste hay un arco neural para alojar al cordón nervioso; en la cola, cada una posee además ventralmente un arco hemal que protege la vena y la aorta caudales; el notocordio persiste. El condocráneo está formado por: 1) el cráneo, que aloja el encéfalo; 2) cápsulas pares para los órganos olfatorios, ópticos y auditivos. El esqueleto visceral consta de las mandíbulas, el arco hioideo y cinco pares de arcos branquiales que sostienen la región branquial. La mandíbula superior no está unida a la caja craneana. El **esqueleto apendicular** comprende: 1) la **cintura escapular,** en forma de U, que sostiene las aletas pectorales; 2) la **cintura pélvica,** más plana, en la que se articulan las aletas pélvicas, y 3) los numerosos pequeños cartílagos articulados que existen dentro de cada aleta lateral y que le sirven de sostén. Las aletas medias están sostenidas por **radios** dérmicos.

29-6 Sistema muscular

Los **músculos** del cuerpo y de la cola son segmentarios y sirven para producir las ondulaciones laterales del tronco y de la cola, necesarias para la natación (fig. 29-8). En la región de las aletas pares, branquial y de los órganos de la cabeza, hay músculos más especializados.

29-7 Sistema digestivo (fig. 29-5)

La ancha **boca** está rodeada de series transversales de agudos **dientes.** Los dientes evolucionaron a partir de las escamas placoideas (fig. 29-4). Están insertos en la carne y no fijados en las mandíbulas, como los peces óseos y los vertebrados superiores. Continuamente son reemplazados por nuevas series de dientes situadas detrás. Los dientes sirven para coger presas tales como pequeños peces, que a menudo son engullidas enteras. Una **estructura lingüiforme** plana se fija en el suelo de la boca. A los lados de la ancha **faringe** están las aberturas que conducen a las **hendiduras branquiales,** separadas, y a los **espiráculos.** El corto **esófago** conduce al **estómago,** que termina en un músculo esfínter circular, la válvula pilórica. Sigue el **intestino,** que comunica directamente con la **cloaca** y el **ano.** En el intestino hay una **válvula espiral,** cubierta por una membrana mucosa, que hace más lento el paso del alimento y ofrece una mayor superficie de absorción (fig. 29-6). El gran **hígado** consta de dos largos lóbulos, adheridos al extremo anterior de la cavidad del cuerpo. La bilis del hígado se recoge en la **vesícula biliar,** que es verdosa, y de allí pasa, a través del **conducto biliar,** a la parte anterior del intestino. El **páncreas,** bilobulado, está situado entre el estómago y el intestino, y su conducto desemboca en este último, inmediatamente debajo del conducto biliar. El aceite del hígado de algunos tiburones consti-

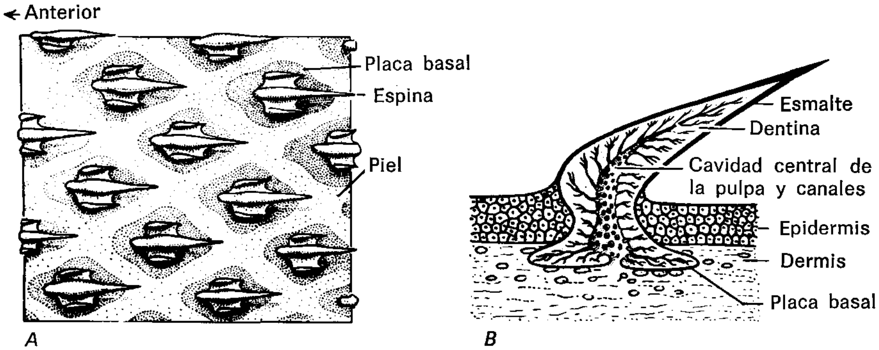


Fig. 29-4 Escamas placoideas (aumentadas). *A.* Piel con escamas vistas por encima. *B.* Sección media de una escama. *(Según Klaatsch.)*

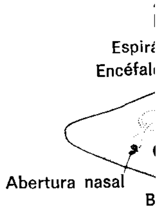


Fig. 29-5 (

tuye por término m
madamente del peso
siderable flotabilida
vejiga natatoria.

29-8 Celoma

El estómago, intest
están situados en l
celoma. Está tapiza
brillante, el **periton**
ganos. Estos último
dorsal media del c
senterios también fc
to transverso separa
contiene el corazón.

29-9 Sistema circu

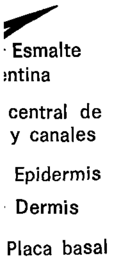
El corazón está situ
quial, en un saco,

Fig. 29-6 Intestino de
válvula espiral. *(Segú*

cesarias para la na-
de las aletas pares,
cabeza, hay múscu-

29-5)

series transversales
tes evolucionaron a
as (fig. 29-4). Están
dos en las mandíbu-
os vertebrados supe-
mplazados por nue-
detrás. Los dientes
como pequeños pe-
ullidas enteras. Una
se fija en el suelo de
cha **faringe** están las
las **hendiduras bran-**
espiráculos. El corto
, que termina en un
válvula pilórica. Si-
ica directamente con
estino hay una **válvu-**
membrana mucosa,
del alimento y ofrece
sorción (fig. 29-6). El
argos lóbulos, adheri-
a cavidad del cuerpo.
en la **vesícula biliar,**
asa, a través del **con-**
erior del intestino. El
tuado entre el estóma-
cto desemboca en este
jo del conducto biliar.
unos tiburones consti-


Esmalte
ntina
central de
y canales
Epidermis
Dermis
Placa basal

na. *B.* Sección

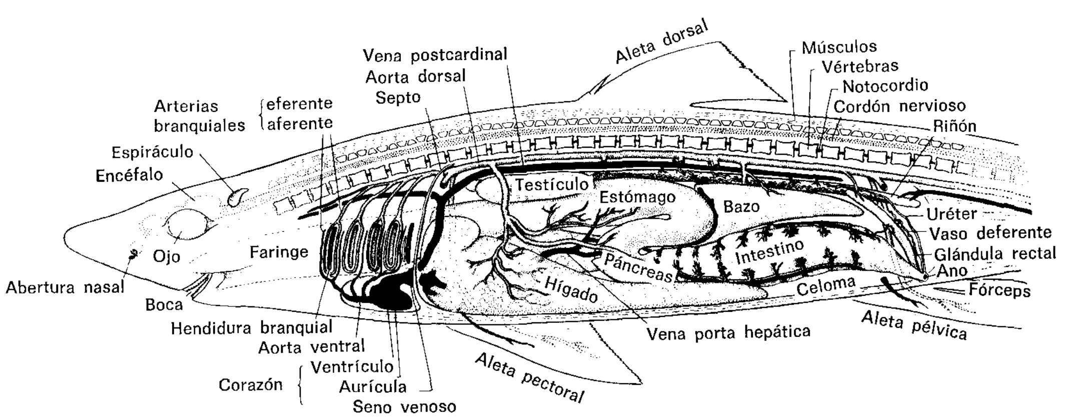

Aleta dorsal
Vena postcardinal
Aorta dorsal
Septo
Arterias branquiales
eferente
aferente
Espiráculo
Encéfalo
Ojo
Abertura nasal
Boca
Faringe
Hendidura branquial
Aorta ventral
Corazón
Ventrículo
Aurícula
Seno venoso
Testículo
Estómago
Bazo
Páncreas
Hígado
Intestino
Celoma
Vena porta hepática
Aleta pectoral
Aleta pélvica
Músculos
Vértebras
Notocordio
Cordón nervioso
Riñón
Uréter
Vaso deferente
Glándula rectal
Ano
Fórceps

Fig. 29-5 Galludo *(Squalus acanthias);* **organización interna.**

tuye por término medio un 20 por ciento aproximadamente del peso del cuerpo y permite una considerable flotabilidad. Los tiburones carecen de vejiga natatoria.

29-8 Celoma

El estómago, *intestino* y otros órganos internos están situados en la gran **cavidad del cuerpo** o **celoma.** Está tapizado por una membrana lisa y brillante, el **peritoneo,** que también cubre los órganos. Estos últimos están sostenidos por la pared dorsal media del celoma mediante delgados **mesenterios** también formados por peritoneo. Un **septo** transverso separa el celoma de la cavidad que contiene el corazón.

29-9 Sistema circulatorio

El corazón está situado debajo de la región branquial, en un saco, el pericardio, y consta de: 1) un seno venoso dorsal de paredes delgadas que recibe la sangre de varias venas, seguido de 2) la aurícula; 3) el ventrículo de paredes gruesas y 4) el cono arterioso. De este último la sangre pasa hacia adelante a la **aorta ventral,** desde la cual cinco pares de **arterias branquiales aferentes** riegan los capilares de las branquias para su oxigenación; cuatro pares de **arterias branquiales eferentes** recogen entonces la sangre en la **aorta dorsal,** que se extiende a lo largo de la región dorsal media del celoma. Las principales **arterias** son: 1) un par externo y otro interno de carótidas que van a la cabeza; 2) un par de subclavias a las aletas pectorales; 3) tronco celíaco al estómago, hígado e intestino; 4) mesentérica anterior al bazo y parte posterior del intestino; 5) mesentérica posterior a la glándula rectal; 6) varias renales y genitales (ovárica o espermática) a los riñones y órganos de la reproducción, y 7) un par de ilíacas a las aletas pélvicas. Más allá de éstas la aorta caudal continúa hacia la cola.

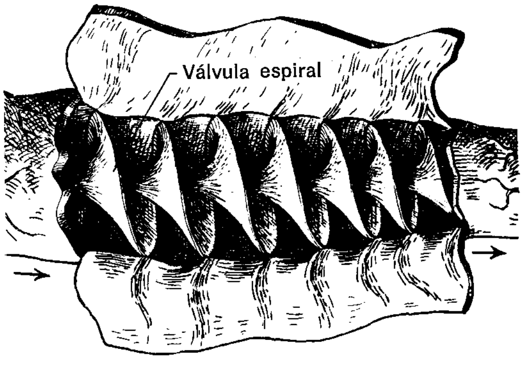

Válvula espiral

Fig. 29-6 Intestino de *Squalus* **abierto para que se vea la válvula espiral.** *(Según Jammes.)*

En el **sistema venoso,** la sangre de la vena caudal pasa de la cola a 1) un par de venas porta renales que van a los riñones. La otra sangre de la región posterior pasa hacia adelante por 2) un par de venas postcardinales (senos) paralelas a los riñones, y 3) un par de venas abdominales laterales a cada lado de la cavidad del cuerpo. Un par de 4) yugulares y 5) de venas cardinales anteriores (senos) devuelven la sangre de la región cefálica. Todas estas venas entran en grandes senos conectados con el seno venoso. La sangre del tubo digestivo pasa a 6) la vena porta hepática, es filtrada por el hígado, y luego se recoge en 7) las venas hepáticas que comunican con el seno venoso. La sangre pasa por el corazón, pero sólo una vez en cada circuito, como en los ciclóstomos y en la mayor parte de los peces, y toda la sangre del corazón es venosa (sin oxígeno; oscuro en la figura 29-5; véase también fig. 7-5).

29-10 Sistema respiratorio

En los tiburones bénticos, el agua pasa a través de la boca y sobre las branquias por expansión de las **bolsas branquiales.** Mediante la contracción de las bolsas, el agua es expulsada a través de las hendiduras branquiales. Las especies pelágicas nadan con la boca y las hendiduras branquiales abiertas manteniendo de este modo el flujo de agua sobre las branquias (fig. 30-6). Las **branquias** están formadas por numerosos filamentos alargados y paralelos que contienen capilares. La sangre de la aorta ventral pasa por estos capilares, descarga anhídrido carbónico, y absorbe el oxígeno disuelto en el agua continuando seguidamente por la aorta dorsal.

29-11 Sistema excretor

Los dos **riñones mesonéfricos** son alargados y están situados inmediatamente encima del celoma, a cada lado de la aorta dorsal. La orina de cada uno de ellos es recogida en una serie de conductillos segmentarios que desembocan en el **conducto de Wolff** (uréter), que se dirige hacia atrás; los dos uréteres vierten su contenido por la **papila urogenital** única, situada dorsalmente en la cloaca.

Una **glándula rectal** alargada se inserta en la unión del intestino y la cloaca y colabora con los riñones en la eliminación del exceso de sales de la sangre.

El gran contenido en sales de las aguas oceánicas presenta un problema de regulación osmótica para muchos animales marinos. Los antepasados de los peces óseos y de los elasmobranquios vivían en las aguas dulces. En este medio hipotónico, la concentración de sales de sus líquidos corporales era más baja y, de este modo, se reducía la absorción osmótica de agua a través de las branquias y de las membranas mucosas y se evitaba el gasto de energía que acarreaba la eliminación del exceso. Al penetrar en las aguas marinas se encontraron ante un problema opuesto: la pérdida del agua del cuerpo ante el medio hipertónico marino. Para combatir el desequilibrio osmótico, los tiburones y las rayas retienen un 2,0 a 2,5% de cloruro y urea (un producto de desecho del metabolismo proteínico) en la sangre (frente al 0,01 o 0,03% en la mayor parte de los demás vertebrados), de manera que su sangre y los líquidos de los tejidos son ligeramente hipertónicos en relación con el agua de mar. Se pierde poca urea a través de las branquias o los riñones. Absorben algo de agua por las branquias y la bucofaringe, por lo que no necesitan beber. La eliminación de orina es pequeña. Es interesante el que los POTAMOTRIGÓNIDOS tengan poca urea en su sangre.

29-12 Glándulas endocrinas

En los elasmobranquios, la pituitaria, que se halla en la base del encéfalo, consta de cuatro subdivisiones. El tiroides es compacto, dentro de la lengua o la faringe, y los islotes de Langerhans están dentro del páncreas. En cuanto a las cápsulas suprarrenales, la porción comparable a la corteza de los mamíferos se halla en posición media en la región renal (cuerpos interrenales), mientras que las cápsulas suprarrenales, que producen la epinefrina, son segmentarias. Estas últimas están situadas cerca de los ganglios simpáticos y se dirigen hacia atrás, a las venas postcardinales.

29-13 Sistema nervioso

El **encéfalo** de un tiburón (fig. 29-7) es de un tipo más avanzado que el de la lamprea. De los dos sacos olfatorios existentes en el hocico parten dos grandes conductos olfatorios hasta los **lóbulos olfatorios,** los cuales se unen al par de **hemisferios cerebrales,** situados sobre el **diencéfalo.** Este último posee dorsalmente un pedúnculo pineal y el **cuerpo pineal,** y ventralmente el **infundíbulo,** al cual se inserta la **hipófisis.** Todo esto forma parte del cerebro anterior (prosencéfalo). Sobre el cerebro medio (mesencéfalo), dorsalmente, hay dos **lóbulos ópticos** redondeados. El cerebro posterior (rombencéfalo) comprende un gran **cerebelo** dorsal medio encima de la **medula oblongada,** que está abierta en su parte superior. Hay diez pares de **nervios craneales** que inervan a los distintos órganos, principalmente de la cabeza, con una distribución aproximadamente igual que en los demás vertebrados (tabla 9-1). El **cordón nervioso** espinal está protegido por los arcos neurales de las vértebras, lo cual representa un avance sobre los ciclóstomos. Entre los arcos neurales de las vértebras

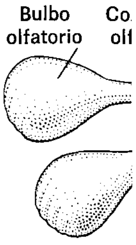


Fig. 29-7
1, 2, nervic

sucesivas emergen **n**
a cada segmento d
simpático comprend
o menos segmentar
postcardinales.

29-14 Órganos de

Las dos **fosas olfat**
el hocico, están reg
contribuyen al sent
las substancias dis
contiene **papilas gus**
vidos por tres pares
más vertebrados, c
que en la mayoría d
retina contiene sólo
están adaptados a u
ser un órgano del
semicirculares perp
todos los vertebrad
dolinfático alargado
queño poro dorsal
cabeza.

La **línea lateral** e
de a lo largo de to
tiene un conducto
queñas aberturas a
conducto hay célul
conectan con una r
Evidentemente, resp
de baja frecuencia e
es una especie de «

metabolismo proteíni-
1 o 0,03% en la ma-
ebrados), de manera
de los tejidos son li-
elación con el agua
a través de las bran-
n algo de agua por
e, por lo que no ne-
de orina es pequeña.
TAMOTRIGÓNIDOS ten-

ituitaria, que se halla
sta de cuatro subdivi-
cto, dentro de la len-
de Langerhans están
nto a las cápsulas su-
arable a la corteza de
posición media en la
enales), mientras que
que producen la epi-
stas últimas están si-
simpáticos y se diri-
postcardinales.

ig. 29-7) es de un tipo
lamprea. De los dos
el hocico parten dos
hasta los **lóbulos ol-**
al par de **hemisferios**
diencéfalo. Este últi-
edúnculo pineal y el
nte el **infundíbulo,** al
Todo esto forma parte
ncéfalo). Sobre el ce-
dorsalmente, hay dos
. El cerebro posterior
un gran **cerebelo** dor-
la oblongada, que está
r. Hay diez pares de
n a los distintos órga-
abeza, con una distri-
ual que en los demás
ordón nervioso espinal
neurales de las vérte-
vance sobre los ciclós-
rales de las vértebras

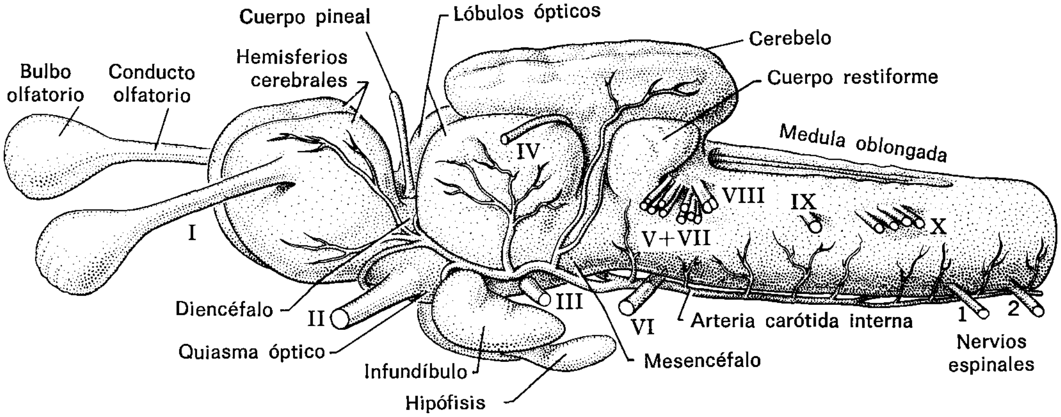


Fig. 29-7 Encéfalo y nervios de *Squalus* vistos desde el lado izquierdo. I-X, nervios craneales; 1, 2, nervios espinales.

sucesivas emergen **nervios espinales** pares que van a cada segmento del cuerpo. El **sistema nervioso simpático** comprende una serie de ganglios más o menos segmentarios, por encima de las venas postcardinales.

29-14 Órganos de los sentidos

Las dos **fosas olfatorias,** situadas ventralmente en el hocico, están regadas por el agua que entra y contribuyen al sentido del olfato para reconocer las substancias disueltas en el agua. La faringe contiene **papilas gustativas** dispersas. Los **ojos,** movidos por tres pares de músculos como en los demás vertebrados, carecen de párpados. Al igual que en la mayoría de los peces elasmobranquios, la retina contiene sólo bastones y los ojos parece que están adaptados a una luz tenue. El «oído» parece ser un órgano del equilibrio, con tres conductos semicirculares perpendiculares entre sí como en todos los vertebrados superiores. Un conducto endolinfático alargado va desde cada oído a un pequeño poro dorsal que se encuentra situado en la cabeza.

La **línea lateral** es un ligero surco que se extiende a lo largo de todo el tronco y cola y que contiene un conducto alargado con numerosas y pequeñas aberturas a la superficie. Dentro de este conducto hay células sensitivas «ciliadas» que se conectan con una rama del décimo nervio craneal. Evidentemente, responden a estímulos de presión de baja frecuencia en el agua circundante, es decir, es una especie de «respuesta al tacto» a distancia. En la cabeza se encuentran otros **conductos sensoriales** que se abren en poros; cada uno de estos poros conduce a una pequeña cámara (ampolla de Lorenzini) que contiene un electrorreceptor (pár. 30-15) con pelos sensitivos que se conectan con fibras nerviosas.

29-15 Sistema reproductor

Los sexos están separados. En el **macho** los espermatozoides se forman en dos **testículos** alargados situados anteriormente en la cavidad del cuerpo; desde cada testículo varios **vasos eferentes** conducen a un conducto de Wolff o **vaso deferente,** a cuyo través pasa la orina en los tiburones. En el apareamiento los fórceps se sitúan muy juntos y los dos órganos se insertan en la cloaca de la hembra. El líquido seminal fluye hacia abajo por el canal formado por los surcos adyacentes de los fórceps.

El sistema reproductor **femenino** comprende dos grandes **ovarios** (a veces fusionados) sostenidos dorsalmente por unas robustas membranas. Dos **conductos de Müller** u **oviductos** se extienden a lo largo de la cavidad del cuerpo y cada uno de ellos posee en su extremo anterior un gran embudo por el cual entran los huevos. La porción anterior de cada conducto está dilatada y forma una **glándula de la concha;** las especies ovovivíparas, como *Squalus,* tienen el extremo posterior ensanchado formando un **«útero»** para alojar las crías durante el desarrollo. Los oviductos se abren por separado en la cloaca.

Otros peces cartilaginosos

29-16 Estructura y evolución

La mayor parte de tiburones se parecen a *Squalus* en su anatomía general. Sin embargo, las rayas tienen el cuerpo deprimido, con grandes aletas pectorales ampliamente unidas a la cabeza y al tronco, de manera que estos peces tienen el perfil de forma romboidal y de disco. Nadan mediante batidos de las aletas (fig. 29-8).

Las aberturas branquiales están en la superficie ventral plana, y, en las formas que viven en el fondo, los espiráculos sirven para la entrada de las corrientes respiratorias de agua. Esto impide la obstrucción de las branquias con el detritus del fondo. La cola suele ser alargada y no se utiliza para la locomoción.

Entre algunos tiburones y rayas habitantes del fondo marino ha tenido lugar una evolución convergente. Ambos grupos presentan «peces sierra» con un rostro largo y plano, ensiforme, bordeado por dientes a ambos lados: los tiburones sierra (PRISTIOFÓRIDOS) y los peces sierra (rayas) (PRÍSTIDOS). La sierra se utiliza para la defensa y para desarmar a las presas. Los peces sierra tienen un cuerpo y una cola largos, de aspecto y función semejantes a los tiburones. También en ambos grupos han evolucionado formas que viven parcialmente enterradas en la arena y que se alimentan principalmente del fondo. El pez ángel (ESCUATÍNIDOS), con el cuerpo aplanado y pectorales semejantes a alas, son comparables a los peces guitarra (RINOBÁTIDOS), rayas con una cola robusta, parecida a la de los tiburones, utilizada en la locomoción.

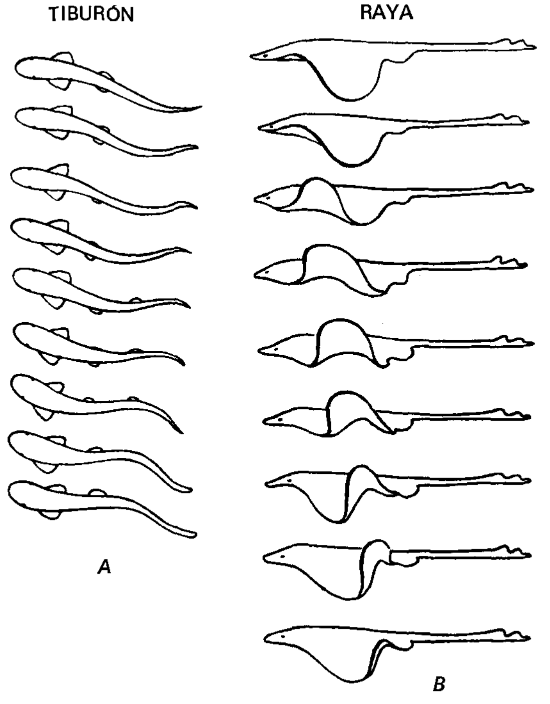


Fig. 29-8 La natación de los peces cartilaginosos. *A.* Tiburón (visto dorsalmente), nada por ondulaciones laterales del tronco y de la cola. *B.* Raya (vista lateral), nada mediante los movimientos de las aletas pectorales. *(Según Marey.)*

Las quimeras son taxonómicamente distintas a los tiburones y las rayas. Son animales de forma grotesca y grandes ojos, habitantes del suelo de mares profundos (bajas latitudes) o de aguas poco profundas (altas latitudes). Miden de 0,5 a 2 m. La piel carece de escamas y la mandíbula superior está completamente fusionada con el cráneo. Las mandíbulas contienen placas anchas y planas. Las quimeras se alimentan de algas, invertebrados y peces. Las grandes aletas pectorales sirven para la locomoción. Algunas formas fósiles eran muy grandes y su dentición era variada.

Los dientes de los elasmobranquios reflejan sus hábitos alimenticios. Los de los tiburones varían desde la forma de punzón hasta la forma triangular, a menudo con bordes aserrados que utilizan para cortar, desgarrar o despedazar. Los peces guitarra y la mayoría de las demás rayas son peces de fondo; sus dientes son generalmente pequeños, romos y anchos, y los utilizan para aplastar a los animales acorazados.

29-17 Historia natural

La mayoría de los tiburones y rayas son marinos, pero unos pocos viven en ríos y lagos tropicales, en aguas salobres o dulces. Los tiburones suelen vivir en alta mar y las rayas en el fondo, pero la manta y otras grandes rayas nadan cerca de la superficie. Algunos tiburones permanecen en el fondo. Los tiburones son en su mayoría depredadores y sus enemigos son principalmente otros tiburones. Los tiburones son activos nadadores y suelen buscar su alimento entre los bancos de peces. Las especies menores comen también calamares y crustáceos, mientras que algunas de las formas mayores capturan focas o leones marinos. Sin embargo, el tiburón ballena y el peregrino se alimentan de plancton. Las rayas se alimentan de diversos invertebrados (moluscos
tricas aturden a su
(pár. 30-15). Sin e
sirven de su(s) esp
defenderse.

29-18 Reproducci

Los elasmobranqui
cundación es inter
agresivos, y algun
bras a la cópula
pequeñas, incluso
las. El apareamien
durante un corto
nas especies crían
chos tiburones de
áreas especiales (d
tan); algunas raya
ras para depositar
des, experimentan
y se desarrollan le
los escualos y de
Los tiburones het
habitantes del fon
cada aleta dorsal),
quimeras son ovíp
una cápsula córne
rena») de forma d
seen zarcillos que l
marinas. Sin emba
y rayas son ovovi
huevos, que se de
luz prole viva. Las
de la hembra form
se apoyan contra
contribuyen a su r

En los embrion
las rayas eléctrica
cretan un líquido l
se va agotando el
tales como el tibu
el pez martillo (S
se forma una espe
cala con las vello
proporcionan alim
queños nacen o en
rones y rayas se p

29-19 Relaciones

Los tiburones y la
to humano en mu

ierra (rayas) (PRÍS-
ı la defensa y para
es sierra tienen un
aspecto y función
bién en ambos gru-
que viven parcial-
y que se alimentan
ez ángel (ESCUATÍ-
y pectorales seme-
a los peces guitarra
cola robusta, pare-
izada en la locomo-

camente distintas a
animales de forma
tantes del suelo de
es) o de aguas poco
den de 0,5 a 2 m.
mandíbula superior
con el cráneo. Las
nchas y planas. Las
gas, invertebrados y
rales sirven para la
siles eran muy gran-
ı.
anquios reflejan sus
los tiburones varían
ta la forma triangu-
errados que utilizan
lazar. Los peces gui-
más rayas son peces
eralmente pequeños,
ı para aplastar a los

y rayas son marinos,
s y lagos tropicales,
Los tiburones suelen
en el fondo, pero la
adan cerca de la su-
rmanecen en el fon-
mayoría depredadores
ente otros tiburones.
ladores y suelen bus-
ancos de peces. Las
ién calamares y crus-
le las formas mayores
nos. Sin embargo, el
ino se alimentan de
tan de diversos inver-

tebrados (moluscos, crustáceos, etc.). Las rayas eléctricas aturden a sus presas con descargas eléctricas (pár. 30-15). Sin embargo, las rayas venenosas se sirven de su(s) espina(s) cubiertas de veneno para defenderse.

29-18 Reproducción

Los elasmobranquios realizan la cópula, y la fecundación es interna. Los machos son a menudo agresivos, y algunos tiburones inducen a las hembras a la cópula mordiéndolas, o, en especies más pequeñas, incluso oprimiéndolas con las mandíbulas. El apareamiento suele ser cíclico, tiene lugar durante un corto período, y las hembras de algunas especies crían solamente en años alternos. Muchos tiburones depositan sus huevos o crías en áreas especiales (donde los adultos no se alimentan); algunas rayas se acercan a las bahían costeras para depositar allí sus crías. Los huevos, grandes, experimentan una segmentación meroblástica y se desarrollan lentamente (de 16 a 25 meses en los escualos y de 9 a 12 meses en las quimeras). Los tiburones heterodontos primitivos (pequeños habitantes del fondo, con una espina delante de cada aleta dorsal), algunos escualos y rayas y las quimeras son ovíparos, y depositan cada huevo en una cápsula córnea de color pardo («bolsa de sirena») de forma distintiva; en algunos casos poseen zarcillos que les permiten adherirse a las algas marinas. Sin embargo, la mayoría de los tiburones y rayas son ovovivíparos, o sea, que retienen los huevos, que se desarrollan internamente, y dan a luz prole viva. Las paredes del «útero» (oviducto) de la hembra forman asas de vasos sanguíneos que se apoyan contra el saco vitelino del embrión y contribuyen a su respiración.

En los embriones de las rayas venenosas y de las rayas eléctricas, las vellosidades del útero secretan un líquido lechoso y nutritivo a medida que se va agotando el vitelo. En las formas vivíparas tales como el tiburón azul o tintorera *(Prionace)*, el pez martillo *(Sphyrna)* y la musola *(Mustelus)* se forma una especie de «placenta» que se intercala con las vellosidades uterinas vasculares que proporcionan alimento y oxígeno. Cuando los pequeños nacen o emergen del huevo todos los tiburones y rayas se parecen a sus progenitores.

29-19 Relaciones con el hombre

Los tiburones y las rayas se utilizan como alimento humano en muchos países, aunque al producto se le dan diferentes nombres. En Oriente las aletas de tiburón se dejan secar y luego se hierven para producir un material gelatinoso que se emplea para sopa. El hígado de los tiburones contiene gran cantidad de aceite rico en vitamina A. Desde hace mucho tiempo existen pesquerías destinadas a este producto en las aguas cercanas a Groenlandia, Islandia y Noruega, y más recientemente también a lo largo de las costas de los Estados Unidos, pero esta industria ha declinado a medida que el aceite de hígado ha sido sustituido por vitaminas sintéticas. Antiguamente la piel de tiburón era curtida sin quitar las escamas (chagrín) y se utilizaba para encuadernar libros, para joyeros y empuñaduras de espada, y también como abrasivo para pulir madera o marfil. Sin las escamas esta piel es adecuada para zapatos y bolsos.

Los tiburones son una molestia para los pescadores porque rompen sus redes, roban los peces capturados y se llevan el cebo o los peces del anzuelo. Los grandes tiburones pueden hacer zozobrar las pequeñas embarcaciones y herir o matar a los pescadores. Tanto los tiburones grandes como los pequeños constituyen una amenaza para los bañistas y buceadores de aguas poco profundas en Australia, África oriental, Filipinas, Japón, Florida hasta Nueva York y la costa de California. En 1959, año en que se alcanzó el máximo de ataques registrados, se contaron 56 casos de ataques en todo el mundo. En los últimos años los ataques parecen haber disminuido. Esto puede deberse, en parte, a la mejora de la vigilancia. En algunas playas muy frecuentadas de estas regiones se colocan actualmente redes protectoras cerca de la orilla, y otras están vigiladas por guardas que advierten a los bañistas cuando se acercan los tiburones. La creciente popularidad de la pesca submarina está aumentando el acercamiento de los tiburones al hombre, pues éstos se sienten atraídos por los peces que quedan muertos o heridos por el arpón. Cuando están excitados son muy sensibles a las molestias producidas por el hombre (las aletas de un nadador sobre la superficie, etc.) y pueden atacar. El aumento de ataques registrados parece debido al aumento de bañistas, pero en cambio, sorprendentemente, en Hawai el número de ataques ha sido pequeño a pesar de haberse incrementado el número de bañistas.

29-20 Formas fósiles

Los vertebrados fósiles más antiguos que se conocen con mandíbulas son los †PLACODERMOS del

Devónico al Pérmico. Las mandíbulas eran primitivas. La mayoría de los placodermos poseían un opérculo que cubría las branquias. Existían aletas pares y medias, pero las primeras eran más variables en número que en los peces más recientes. Los primeros Condrictíes aparecen en las rocas del Devónico tardío (más tarde en los primeros peces óseos), pero ya presentaban las mandíbulas muy evolucionadas. En ningún tiburón, fósil o viviente, se halla un verdadero hueso, y el esqueleto cartilaginoso parece más bien un carácter degenerativo que un carácter primitivo. Algunos tipos primitivos habitaban en las aguas dulces, pero el grupo ha sido principalmente marino; en el Paleozoico abundaban y eran frecuentemente acorazados (placodermos), pero luego disminuyó su número y perdieron la coraza.

Clasificación

Clase 1. †Placodermos (Placodermi).

Peces mandibulados primitivos con articulación entre el cráneo y la cintura escapular; un arco branquial funcional y completamente desarrollado precedía al arco hioideo.

Orden 1. †Renánidos (Rhenanida). Cabeza cubierta por pocas placas o tubérculos separados; Devónico. †*Gemuedina*, rayiforme; †*Jagorina*, escualiforme.

Orden 2. †Artródiros (Arthrodira). Armadura ósea de dos partes, región cefálica y branquial articulada a la del cuerpo; mandíbulas óseas, a menudo macizas; de pequeños a grandes; Devónico. †*Coccosteus*, en los ríos; †*Dinichthys*, marino, hasta 6 m de longitud.

Orden 3. †Antiarcos (Antiarchi). Cabeza y parte anterior del cuerpo dentro de un escudo óseo deprimido; parte posterior del cuerpo cónica, con escamas o desnuda; aleta pectoral larga, con articulación de la armadura pectoral; en el fondo de aguas dulces; Devónico. †*Pterichthyodes;* †*Bothryolepis*, hasta 1 m de longitud.

Clase 2. Condrictíes (Chondrichthyes).

Peces cartilaginosos. Las formas vivientes con esqueleto de cartílago; la primera hendidura branquial es un espiráculo; escamas diminutas, placoideas; boca y 2 aberturas nasales en situación ventral; machos con fórceps; pocos huevos, grandes, con mucho vitelo, segmentación meroblástica, unas 1000 especies. (Fig. 29-1.)

Subclase 1. Elasmobranquios (Elasmobranchii).

Orden 1. †Cladoselacios (Cladoselachii) o *Pleuropterigios (Pleuropterygii).* Escualiformes; aletas pectorales anchas en la base; 2 aletas dorsales; sin fórceps; marinos; Devónico superior a Carbonífero superior. †*Cladoselache.*

Orden 2. †Pleuracantodios (Pleuracanthodii). Aleta dorsal a lo largo de la mayor parte del dorso, con escotadura en la base de la cola; agua dulce; Devónico tardío a Triásico. †*Xenacanthus.*

Orden 3. Camidoselaciformes (Chlamydoselachiformes) o *Clamidoselácidos (Chlamydoselachidae).* 6 pares de hendiduras branquiales; raro. *Chlamydoselachus anquineus*, tiburón lagarto.

Orden 4. Hexanquiformes (Hexanchiformes) o *Hexánquidos (Hexanchidae).* 6 ó 7 hendiduras branquiales; 1 aleta dorsal; ovovivíparos. *Hexanchus griseus*, tiburón de peinetas.

Orden 5. Escualiformes (Squaliformes). 2 aletas dorsales y 1 aleta anal (o sin ella); las dorsales con o sin espinas; el cuerpo es típicamente fusiforme; 5 pares de hendiduras branquiales, laterales; aletas pectorales de tamaño moderado, constreñidas en la base; nadan utilizando la cola; Carbonífero inferior a Reciente; unas 250 especies vivientes.

Heterodóntidos (Heterodontidae). Mandíbulas con dientes perforadores y trituradores; con espinas delante de las aletas dorsales. *Heterodontus francisci*, tiburón cornudo, hasta 125 cm de longitud.

Odontaspídidos (Odontaspididae). *Odontaspis taurus*, tiburón de arena; *Odontaspis ferox.*

Lámnidos (Lamnidae). *Cetorhinus maximus*, peregrino, hasta 9 m de longitud, de movimientos lentos, se alimenta de plancton; *Lamna nasus*, marrajo de Cornualles, hasta 3 m de longitud, a veces en bandadas; *Carcharodon carcharias*, tiburón blanco, hasta 6 m de longitud, peligroso para los bañistas.

Alópidos (Alopiidae). Lóbulo superior de la cola largo y delgado. *Alopias vulpinus*, pez zorro, hasta 6 m de longitud.

en situación ven-
huevos, grandes,
eroblástica, unas

smobranchii).

oselachii) o Pleu-
aliformes; aletas
letas dorsales; sin
erior a Carboní-

(Pleuracanthodii).
yor parte del dor-
de la cola; agua
co. †Xenacanthus.

s (Chlamydosela-
(Chlamydoselachi-
ranquiales; raro.
burón lagarto.

lexanchiformes) o
ó 7 hendiduras
ovivíparos. Hexan-
s.

liformes). 2 aletas
ella); las dorsales
típicamente fusifor-
nquiales, laterales;
oderado, constreñi-
la cola; Carboní-
s 250 especies vi-

TIDAE). Mandíbulas
radores; con espi-
sales. Heterodontus
a 125 cm de longi-

DIDAE). Odontaspis
taspis ferox.
hinus maximus, pe-
d, de movimientos
; Lamna nasus, ma-
de longitud, a ve-
carcharias, tiburón
, peligroso para los

ulo superior de la
vulpinus, pez zorro,

RINCODÓNTIDOS (RHINCODONTIDAE). *Rhincodon typus,* tiburón ballena, hasta 18 m de longitud, come crustáceos, peces pequeños y plancton.

CARCARÍNIDOS (CARCHARHINIDAE). *Carcharhinus,* tiburón gris; *Prionace glauca,* tintorera o tiburón azul; *Mustelus,* musola; *Galeocerdo cuvieri,* tiburón tigre, hasta 5,5 m de longitud, dientes aplanados, falciformes, con borde estriado y punta triangular que se proyecta hacia fuera.

ESFÍRNIDOS (SPHYRNIDAE). Un lóbulo grande con un ojo a cada lado de la cabeza. *Sphyrna zygaena,* pez martillo, hasta 4,5 m de longitud.

ESCUALOS (SQUALIDAE). *Squalus acanthias,* galludo, de 90 cm a 1,20 m de longitud, comunes en las aguas costeras.

ESCUATÍNIDOS (SQUATINIDAE). Se parecen a las rayas, pero las aberturas branquiales son laterales y las aletas pectorales están separadas de la cabeza, nadan con la cola; viven en el fondo y se alimentan de peces planos, moluscos y crustáceos. *Squatina,* pez ángel.

PRISTIOFÓRIDOS (PRISTIOPHORIDAE). Tiburones sierra. *Pristiophorus* (5 pares de hendiduras branquiales) y *Pliotrema* (6 pares), se parecen a *Pristis* pero las hendiduras branquiales son laterales y las aletas pectorales están separadas de la cabeza; unos 125 cm de longitud.

Orden 6. Rayiformes (Rajiformes) o *Batoideos (Batoidei).* Cuerpo deprimido, aletas pectorales agrandadas, unidas a los lados de la cabeza y del cuerpo; 5 pares de hendiduras branquiales, ventrales; espiráculo muy funcional; nadan principalmente mediante batidos o movimientos ondulantes de las aletas pectorales. Jurásico superior a Reciente; principalmente en el fondo, en aguas costeras, algunos hasta 2750 m de profundidad; unas 350 especies.

PRÍSTIDOS (PRISTIDAE). Peces sierra. Cuerpo parecido al de un tiburón, el hocico es una hoja larga y plana con escamas dentiformes a los lados, que utiliza para buscar el alimento en el fondo o para herir a los peces de una bandada moviéndola de un lado a otro. *Pristis pectinata,* pez sierra de dientes pequeños, hasta 6 m de longitud.

RINOBÁTIDOS (RHINOBATIDAE). Algo parecidos a un tiburón. *Rhinobatos,* pez guitarra.

TORPEDÍNIDOS (TORPEDINIDAE). Rayas eléctricas. Aletas pectorales redondeadas, con muchas células musculares modificadas como un órgano eléctrico que produce fuertes descargas y que utiliza para paralizar las presas (véase pár. 30-15). *Torpedo,* tembladera.

RÁYIDOS (RAJIDAE). Rayas. Diversos; cola delgada, nadan con las anchas aletas pectorales, parecidas a alas; se alimentan de moluscos, crustáceos y peces del fondo; más de 1000 especies. *Raja,* raya.

DASIÁTIDOS (DASYATIDAE). Rayas venenosas. Redondas o en forma de rombo. *Dasyatis,* chucho.

MILIOBÁTIDOS (MYLIOBATIDAE). Águilas de mar. Pequeños, cola delgada en forma de látigo, con 1 o 3 espinas aserradas que contienen glándulas venenosas que producen heridas de curación muy lenta, a veces con complicación de tétanos o gangrena, en los bañistas o pescadores; viven en el fondo de aguas someras. *Aetobatus.*

MOBÚLIDOS (MOBULIDAE). Mantas o «peces diablo». Anchura de hasta 6 m, nadan a un nivel de profundidad medio y se alimentan de pececillos y plancton que filtran con las láminas branquiales. *Manta,* manta o pez diablo.

POTAMOTRIGÓNIDOS (POTAMOTRYGONIDAE). Rayas venenosas de agua dulce. Restringidas a las aguas dulces de Sudamérica y del sudeste de Asia; tienen un poco de urea en la sangre. *Potamotrygon.*

Subclase 2. Holocéfalos (Holocephali).

Orden 7. Quimeriformes (Chimaeriformes). Quimeras (fig. 29-2). Hendiduras branquiales cubiertas por un opérculo; sin cloaca ni espiráculos; la primera aleta dorsal muy hacia adelante, con una fuerte espina; cola delgada, parecida a un látigo; la mandíbula superior está unida al cráneo; cada mandíbula tiene una gran placa dentaria; los adultos sin escamas; ovíparos. Devónico superior a Reciente. En aguas oceánicas frías, hasta 1800 m de profundidad; 25 especies. *Hydrolagus (Chimera) colliei,* en el Pacífico norte, desde California hacia el norte, come peces, invertebrados y algas marinas.

Bibliografía

(Véanse también los trabajos de Greenwood, Marshall, Nikol'skii y Norman, y otros citados en la bibliografía al final del cap. 30.)

Baldridge, H. D. 1974. Shark attack. Nueva York, Berkeley Medallion Books. XI + 236 pp. *Ataques al hombre, medidas de protección, consejos.*

Bigelow, H. B., y **W. C. Schroeder.** 1948-1953. Sharks, rays, and chimaeroids. *En* Fishes of the western

North Atlantic. New Haven, Conn., Yale University, Sears Foundation for Marine Research. Pts. 1 y 2, 1164 pp., ilus. *Claves, descripciones, distribución y hábitos.*

Gilbert, P. W. 1962. The behavior of sharks. *Sci. Am.*, vol. 207, núm. 1, pp. 60-68. *El papel de sus sentidos en el comportamiento alimentario.*

——— (dir.). 1963. Sharks and survival. Boston, D. C. Heath and Co. 792 pp. *Ataques al hombre, medidas de protección, estudios de campo y experimentales, órganos sensoriales de los tiburones.*

———, **R. F. Mathewson,** y **D. P. Rall** (dirs.). 1967. Sharks, skates and rays. Baltimore, The Johns Hopkins Press. XV + 624 pp. *Colección de comunicaciones de un simposio sobre biología de los elasmobranquios.*

Lineaweaver, T. H., III, y **R. H. Backus.** 1970. The natural history of sharks. Filadelfia, J. B. Lippincott Co., 256 pp.

McCormick, H. W., T. Allen, y **W. E. Young.** 1963. Shadows in the sea. Filadelfia, Chilton Co. — Book Division. XII + 415 pp., ilus. *Ataques de los tiburones al hombre, medidas protectoras, pesca del tiburón, su utilización para alimento y cuero, descripciones de las especies principales y bibliografía.*

Moy-Thomas, J. A., y **R. S. Miles.** 1971. Paleozoic fishes. 2.° ed. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XI + 259 pp., ilus.

Watson, D. M. S. 1937. The acanthodian fishes. *Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser.* B, vol. 228, pp. 49-136, láms. 5-14, figs. 1-25.

30

Clase O

Los griegos daban
thyes, y la *ictiologí*
peces; el nombre
pisces. Los más típ
queleto óseo, están
cas, suelen tener el
diante movimientos
respiran por branqu
habitan en toda clas
saladas, calientes o
do un alimento pro
la antigüedad; muc
agradable distracció

30-1 Característica

1 Piel con numeros
dinario con escam
(cicloideas o cteno
ra 30-8): algunos
malte; con aletas
ciones), sostenidas
óseos; sin extremi
2 La boca suele ser
díbulas bien desa
neo; fosas olfatori

:kus. 1970. The na-
ia, J. B. Lippincott

V. E. Young. 1963.
:hilton Co. — Book
aques de los tibu-
ectoras, pesca del
nento y cuero, des-
cipales y bibliogra-

es. 1971. Paleozoic
Saunders Co. XI +

thodian fishes. *Phil.*
vol. 228, pp. 49-136,

30

Clase Osteictíes: Peces óseos

Los griegos daban a los peces el nombre de *ichthyes,* y la *ictiología* es el estudio científico de los peces; el nombre común de pez deriva del latín *pisces.* Los más típicos, o peces óseos, poseen esqueleto óseo, están recubiertos de escamas dérmicas, suelen tener el cuerpo fusiforme, nadan mediante movimientos del cuerpo y de las aletas y respiran por branquias (fig. 30-1). Varias especies habitan en toda clase de aguas: dulces, salobres o saladas, calientes o frías. Los peces han constituido un alimento proteico básico del hombre desde la antigüedad; muchas especies suministran una agradable distracción a los pescadores deportistas.

30-1 Características

1. Piel con numerosas glándulas mucosas, de ordinario con escamas dérmicas hundidas en ella (cicloideas o ctenoideas, a veces ganoideas; figura 30-8): algunos sin escamas cubiertas de esmalte; con aletas pares y medias (algunas excepciones), sostenidas por radios cartilaginosos u óseos; sin extremidades.
2. La boca suele ser terminal y con dientes; mandíbulas bien desarrolladas, articuladas al cráneo; fosas olfatorias en número de dos, dorsales, de ordinario en comunicación con la cavidad bucal; ojos sin párpados, generalmente bien desarrollados.
3. Esqueleto principalmente óseo (cartílago en los esturiones y algunos otros); numerosas vértebras diferenciadas; cola generalmente homocerca en las formas avanzadas (fig. 30-11); a menudo persisten restos del notocordio.
4. Corazón con dos cámaras (una aurícula y un ventrículo) con seno venoso y cono arterioso, que contiene sólo sangre venosa; 4 pares de arcos aórticos; glóbulos rojos nucleados y ovales.
5. Respiración por pares de branquias situadas sobre arcos branquiales óseos, en una cámara común a cada lado de la faringe, cubiertas por un opérculo; suelen tener vegija natatoria, algunas veces con un conducto que va a la faringe y que es parecido a un pulmón en los Dipnoos y algunos otros.
6. Encéfalo con lóbulos ópticos y cerebelo bien desarrollados; diez pares de nervios craneales.
7. Excreción por riñones mesonéfricos; el principal desecho nitrogenado de las larvas es el amoníaco, el de la mayoría de los adultos, la urea.
8. Temperatura del cuerpo variable (poiquilotermos); puede ser elevada en peces grandes y activos.

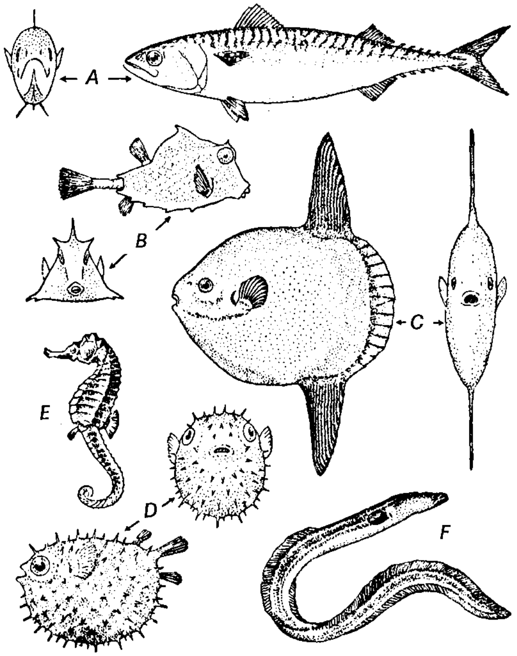


Fig. 30-1 Representantes de los peces óseos (Clase OSTEICTÍES), de distinta forma del cuerpo. *A. Scomber,* caballa, de forma navicular y nadador rápido. *B. Ostracion,* pez cofre, cuerpo rígido, sólo las aletas son móviles. *C. Mola,* pez luna, enorme, delgado, de cuerpo muy alto. *D. Chilomycterus,* pez globo, cuerpo espinoso, hinchado, aletas pequeñas. *E. Hippocampus,* caballito de mar, nada erecto gracias a la pequeña aleta dorsal, cola prensil. *F. Anguilla,* anguila, larga y muy flexible. *(Según Norman, History of fishes, Ernest Benn, Ltd.)*

9 Gónadas típicamente pares; generalmente ovíparos (algunos ovovivíparos o vivíparos); fecundación externa (algunas excepciones), huevos, de diminutos a 25 mm *(Latimeria),* vitelo en cantidad variable, segmentación de ordinario meroblástica; sin membranas embrionarias; los individuos jóvenes (postlarvas) a veces muy poco parecidos a los adultos.

Estructuralmente los peces óseos son notables por sus esqueletos, por las escamas delgadas y flexibles, por la complejidad de sus mandíbulas (figura 30-13), por la vejiga natatoria y por los avances en la estructura del encéfalo. La cola es homocerca o dificerca y ocasionalmente heterocerca (figura 30-11). La aleta caudal, aparte del soporte esquelético, es de forma muy variada, según los hábitos del pez. En la mayor parte de los peces modernos las escamas forman una armadura ósea menos desarrolladas que en los tipos antiguos, muchos de los cuales poseían una armadura completa (con escamas cosmoideas o ganoideas). La cabeza está encerrada en un verdadero cráneo formado por huesos de membrana o dérmicos y por huesos de cartílago o substitución. Las aletas de la mayor parte de los peces óseos están sostenidas por numerosos radios dérmicos paralelos, pero en los crosopterigios cada par de aletas tiene una sola base sólida y distinta, sostenida por elementos axiales óseos que se articulan con la cintura pélvica; es posible que las partes óseas de las extremidades de este tipo se convirtieran en el esqueleto de los miembros de los vertebrados terrestres (fig. 13-3). En algunos peces óseos, la vejiga natatoria se asemeja a un pulmón, y ciertas especies poseen órganos accesorios que les permiten respirar aire en aguas sucias poco profundas.

30-2 Tamaño

El pez más pequeño que existe es el gobio *Pandaka,* de Filipinas, que tiene sólo 10 mm de longitud. La mayor parte de los peces tienen menos de 1 metro de longitud. Algunas especies marinas notables por su tamaño son el halibut, que llega a 2,7 m; el pez espada, 3,6 m, el esturión del río Columbia, que crece hasta 3,7 m y alcanza un peso de 583 kg, y mola *(Mola),* que pesa 907 kilos.

Estructura de un pez óseo: la perca amarilla

30-3 Rasgos externos (fig. 30-2)

El cuerpo es fusiforme, más alto que ancho y de sección transversal oval, para que nade fácilmente por el agua. La **cabeza** va desde el extremo del hocico hasta el borde posterior del opérculo, el **tronco,** desde este punto al ano, y el resto es la **cola.** La gran **boca** es terminal, con mandíbulas distintas que llevan finos dientes. En el hocico, dorsalmente, hay dos **fosas olfatorias** dobles. Los **ojos** son laterales y sin párpados y detrás de cada uno hay una delgada cubierta ósea de las branquias, u **opérculo,** con los bordes libres debajo y hacia atrás. Debajo de cada opérculo hay cuatro **branquias** pectinadas. El **ano** y la **abertura urogenital** preceden a la aleta anal. Los ictiólogos miden la longitud de los peces desde el extremo del hocico hasta el final de la última vértebra *(placa hipural)* para evitar el error a que podría inducir

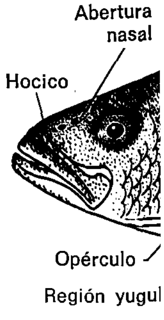


Fig. 30-2

el posible deterior
pescadores incluyer
En el dorso hay
en el extremo de l
y, ventralmente y d
todas ellas son med
son las **aletas pecto**
las **aletas pélvicas**
Las aletas son exte
bierta del cuerpo,
aletas, calcificados.

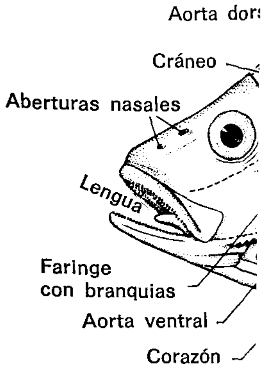


Fig. 30-3
piel y l
izquierd

ideas). La cabeza
cráneo formado
icos y por huesos
letas de la mayor
ostenidas por nu-
, pero en los cro-
ne una sola base
elementos axiales
ntura pélvica; es
s extremidades de
esqueleto de los
restres (fig. 13-3).
natatoria se ase-
pecies poseen ór-
n respirar aire en

es el gobio *Panda-*
0 mm de longitud.
ienen menos de 1
ecies marinas no-
libut, que llega a
el esturión del río
m y alcanza un
que pesa 907 kilos.

le un pez óseo: a perca amarilla

-2)

to que ancho y de
ue nade fácilmente
sde el extremo del
r del opérculo, el
o, y el resto es la
l, con mandíbulas
tes. En el hocico,
atorias dobles. Los
s y detrás de cada
ósea de las bran-
des libres debajo y
pérculo hay cuatro
la **abertura uroge-**
Los ictiólogos mi-
esde el extremo del
ima vértebra *(placa*
que podría inducir

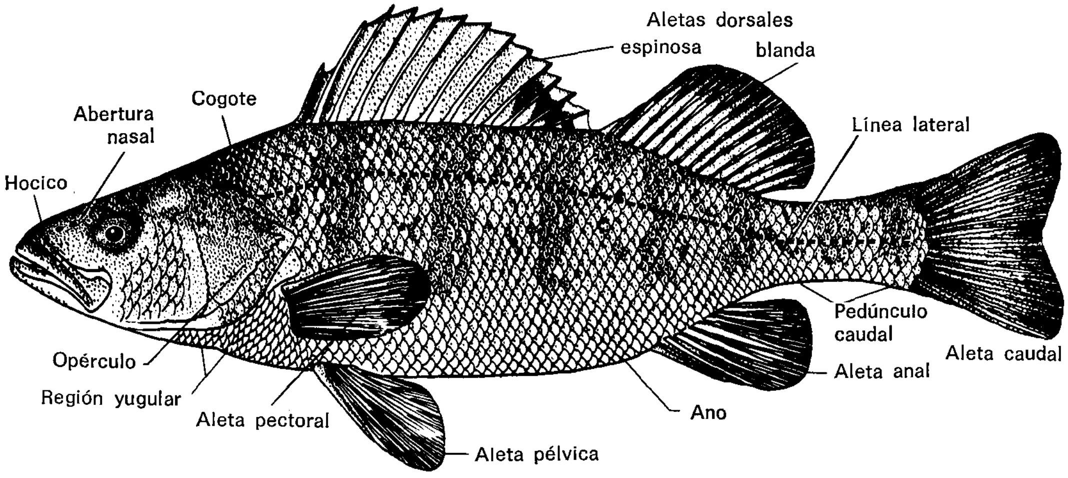

Aletas dorsales
espinosa
blanda
Abertura nasal
Cogote
Hocico
Línea lateral
Pedúnculo caudal
Aleta caudal
Aleta anal
Opérculo
Región yugular
Aleta pectoral
Ano
Aleta pélvica

Fig. 30-2 Perca amarilla ***(Perca flavescens);*** **morfología externa.**

el posible deterioro de la aleta caudal, pero los pescadores incluyen la aleta.

En el dorso hay dos **aletas dorsales** separadas, en el extremo de la cola se halla la **aleta caudal,** y, ventralmente y detrás del ano, está la **aleta anal;** todas ellas son medias. Las aletas laterales o pares son las **aletas pectorales,** detrás de los opérculos, y las **aletas pélvicas** o ventrales justamente debajo. Las aletas son extensiones membranosas de la cubierta del cuerpo, sostenidas por los **radios de las aletas,** calcificados. Las espinas son rígidas y no articuladas; los radios blandos son flexibles, tienen muchas articulaciones y, generalmente, son ramificadas. Las aletas contribuyen al mantenimiento del equilibrio, a la dirección del movimiento y a la locomoción.

30-4 Cubierta del cuerpo (fig. 30-4)

Todo el cuerpo está cubierto por una **epidermis** blanda, productora de mucus, que facilita los movimientos por el agua y sirve de protección contra

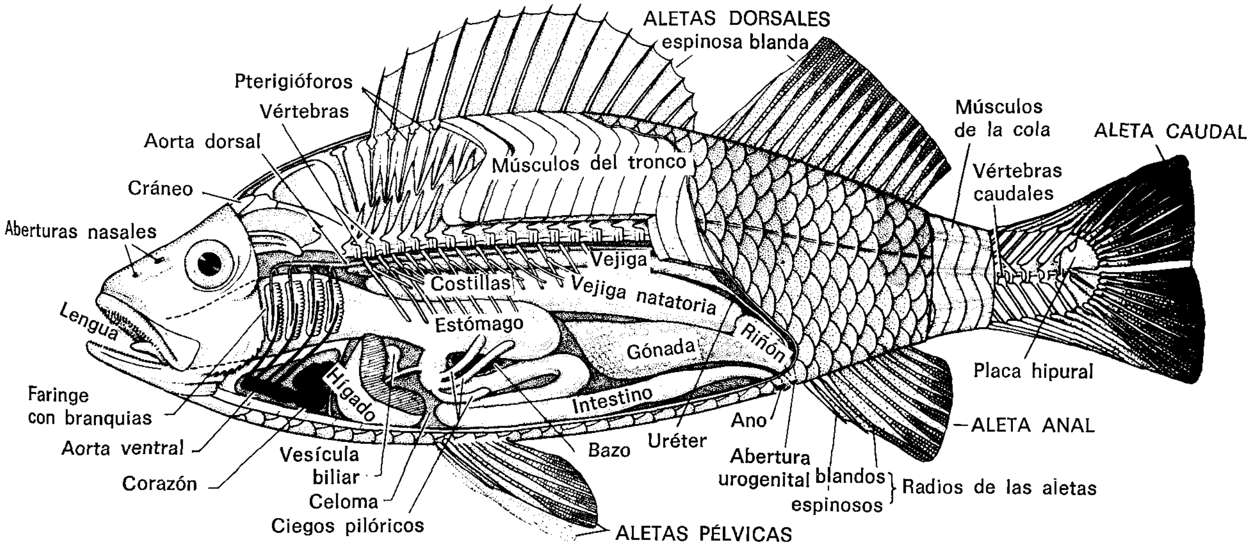

ALETAS DORSALES
espinosa blanda
Pterigióforos
Vértebras
Aorta dorsal
Músculos del tronco
Músculos de la cola
ALETA CAUDAL
Vértebras caudales
Cráneo
Aberturas nasales
Vejiga
Vejiga natatoria
Costillas
Lengua
Estómago
Riñón
Gónada
Placa hipural
Faringe con branquias
Hígado
Intestino
Ano
ALETA ANAL
Aorta ventral
Vesícula biliar
Bazo
Uréter
Abertura urogenital
blandos
espinosos
Radios de las aletas
Corazón
Celoma
Ciegos pilóricos
ALETAS PÉLVICAS

Fig. 30-3 Perca amarilla: estructura general. El opérculo, la aleta pectoral, la mayor parte de la piel y las escamas y algunos músculos del tronco y de la cola han sido separados en el lado izquierdo.

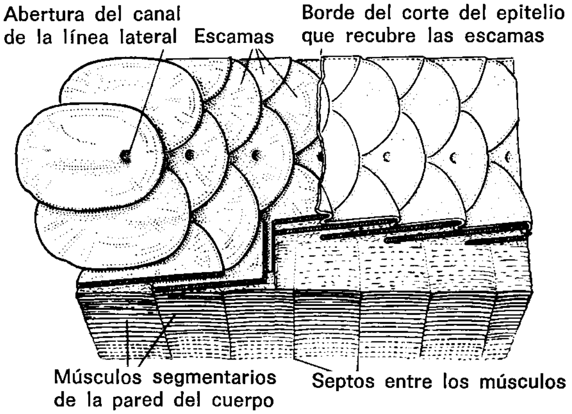

Abertura del canal de la línea lateral
Escamas
Borde del corte del epitelio que recubre las escamas
Músculos segmentarios de la pared del cuerpo
Septos entre los músculos

Fig. 30-4 Pared del cuerpo de un pez óseo (carpa) cerca de la línea lateral: pueden verse las relaciones entre la epidermis, las escamas y los músculos. *(Modificado de Lankester, Treatise on zoology, A. & C. Black, Ltd.)*

la abrasión y la entrada de organismos patógenos. El tronco y la cola llevan delgadas **escamas** dérmicas redondeadas, dispuestas en series longitudinales y diagonales, con los bordes posteriores libres imbricados como las tejas en un tejado; cada una de ellas está dentro de una bolsa dérmica y crece durante toda la vida. La parte libre está cubierta por una delgada capa de piel. La **línea lateral,** situada a lo largo de cada lado del cuerpo, es una serie de pequeños poros conectados con un conducto tubular longitudinal situado debajo de las escamas (véase pár. 30-12).

30-5 Esqueleto

El endoesqueleto consta del cráneo, la columna vertebral, las costillas, la cintura pectoral y numerosos pequeños huesos accesorios *(pterigióforos)* que sostienen los radios de las aletas.

El **esqueleto de la cabeza** comprende el **cráneo,** que aloja el encéfalo, las **cápsulas** para los órganos pares de los sentidos (olfatorio, óptico y auditivo) y el **esqueleto visceral,** del que se forman las mandíbulas y los huesos que soportan el mecanismo de la lengua y las branquias. El esqueleto de la cabeza tiene una doble articulación con la columna vertebral y está tan estrechamente unido a la columna vertebral que los peces no pueden «girarla». Sobre los huesos premaxilares, dentarios, vómer y palatinos suele haber **dientes.**

En los embriones y peces óseos jóvenes, el esqueleto cefálico está formado por cartílago que luego es reemplazado por **huesos de cartílago** separados. A éstos se añaden numerosos **huesos de membrana** que resultan de osificaciones en el tejido conjuntivo embrionario.

Durante el desarrollo, el esqueleto visceral comprende siete pares de **arcos,** primero cartilaginosos y luego óseos; corresponden a los arcos de los tiburones y rayas, pero no al cesto branquial de las lampreas. La parte superior *(palatocuadrado)* del **arco mandibular** (núm. 1) se articula con el cráneo, y cada una de las mitades del maxilar superior está formada por dos huesos de membrana *(premaxilar* y *maxilar).* La parte inferior del arco, la **mandíbula inferior** primitiva (cartílago de Meckel), de cada lado está formada por tres huesos: el dentario y el angular (huesos de membrana) y el articular; este último cuelga del cuadrado, el cual se articula con el cráneo. El **arco hioideo** (núm. 2) constituye, en parte, un sostén para la lengua. El hioides está implicado en los movimientos de la garganta, que ensanchan o estrechan el tamaño de la cavidad bucal. Siguen cinco arcos branquiales, cuatro de los cuales (núms. 3 a 6) llevan cada uno una branquia sobre su curvatura externa y 2 hileras de pequeños rastrillos branquiales espinosos en el borde interno o faríngeo. Los rastrillos branquiales contienen numerosos dientes pequeños. Al quedar entrelazados, forman un filtro para proteger las branquias contra el daño que podría causar el alimento o las substancias extrañas. El último arco, pequeño (núm. 7), tiene pequeños dientes faríngeos, pero carece de branquia.

La **columna vertebral** está compuesta por numerosas **vértebras** semejantes y separadas. Cada una de ellas consta de: 1) un centro cilíndrico, cóncavo en ambos extremos (anficélica); 2) un pequeño arco neural dorsal por encima del cordón nervioso; encima de éste 3) una espina neural, alargada, donde se insertan músculos, y 4) un par de parapófisis, lateralmente sobre el centro. Cada vértebra caudal tiene también 5) un arco hemal ventral que rodea la arteria y la vena caudales, y 6) debajo una espina hemal alargada (figura 4-4). La columna termina en un hueso ancho en forma de abanico, formado por varios pequeños huesos (la placa hipural) que sostiene la cola. Las vértebras están unidas entre sí mediante ligamentos y entre los centros hay restos del notocordio.

Huesos alargados pares semejantes a costillas se articulan con las vértebras del tronco y unos deli-

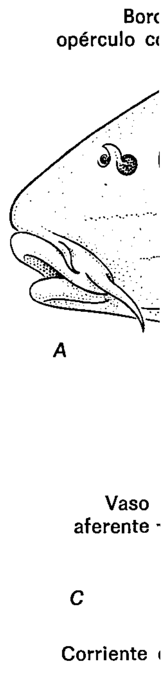


Fig. 30-5
opérculo
quiales,
vasos ef
de un fil
Posición
flujo de
cialment

cados **huesos intr**
tienden longitudin
tillas. En la carne
vértebras hay hue
que sostienen y a
les.

Cada mitad de
por varios huesos
la, etc.) articulad
cefálico, en los cu
las aletas pector
los extremos ensa
dulos cartilaginos
ticulan entre la
cada aleta pector
aletas ventrales (
so púbico (basipt
gamento que va
carece de conexió

cartílago separados.
huesos de membrana
n el tejido conjunti-

queleto visceral com-
rimero cartilaginosos
a los arcos de los ti-
esto branquial de las
(palatocuadrado) del
rticula con el cráneo,
del maxilar superior
de membrana *(pre-*
inferior del arco, la
cartílago de Meckel),
por tres huesos: el
os de membrana) y
lga del cuadrado, el
eo. El **arco hioideo**
e, un sostén para la
ado en los movimien-
nchan o estrechan el
. Siguen cinco arcos
uales (núms. 3 a 6)
a sobre su curvatura
os rastrillos branquia-
erno o faríngeo. Los
nen numerosos dien-
relazados, forman un
quias contra el daño
o las substancias ex-
ueño (núm. 7), tiene
pero carece de bran-

á compuesta por nu-
s y separadas. Cada
un centro cilíndrico,
s (anficélica); 2) un
por encima del cor-
e 3) una espina neu-
an músculos, y 4) un
ente sobre el centro.
también 5) un arco
arteria y la vena cau-
a hemal alargada (fi-
a en un hueso ancho
do por varios peque-
) que sostiene la cola.
ntre sí mediante liga-
ay restos del notocor-

mejantes a costillas se
lel tronco y unos deli-

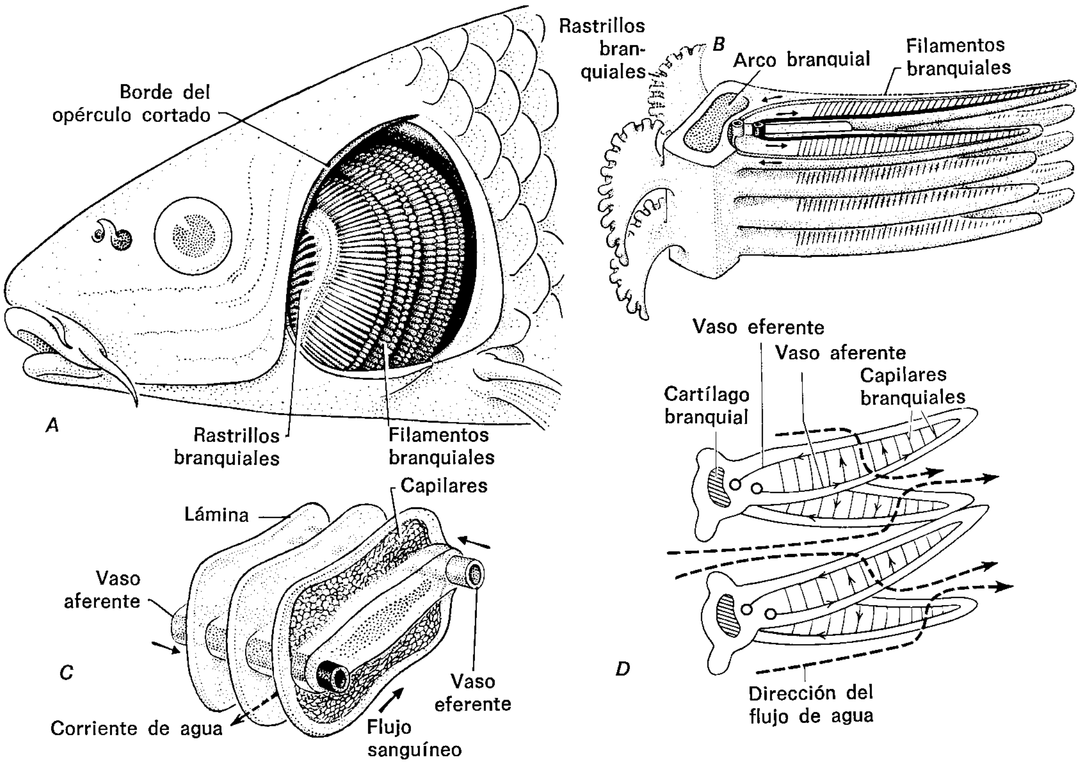


Fig. 30-5 Branquias de un pez óseo (carpa). *A.* Branquias dentro de la cámara branquial, con el opérculo levantado. *B.* Parte de una branquia en que se ven los filamentos y los rastrillos branquiales, con indicación de la circulación sanguínea en estos últimos; vasos aferentes oscuros, vasos eferentes claros (en muchos peces los rastrillos branquiales son alargados). *C.* Porción de un filamento, muy ampliada; cada lámina contiene capilares donde se oxigena la sangre. *D.* Posición de los filamentos branquiales durante la respiración. La dirección del flujo sanguíneo y del flujo de agua están representados, respectivamente, por flechas continuas y flechas de trazos. *(Parcialmente según Goldschmidt, Ascaris, Prentice-Hall, Inc.)*

cados **huesos intramusculares** *(epipleurales)* se extienden longitudinalmente entre algunas de las costillas. En la carne existente entre las espinas de las vértebras hay huesos interespinales (pterigióforos), que sostienen y articulan las aletas dorsales y anales.

Cada mitad de la **cintura escapular** está formada por varios huesos (escapular, coracoides, clavícula, etc.) articulados dorsalmente con el esqueleto cefálico, en los cuales se insertan los músculos de las aletas pectorales. Cuatro cortos huesos con los extremos ensanchados (actinostos) y varios nódulos cartilaginosos (pterigióforos distales) se articulan entre la cintura pectoral y los radios de cada aleta pectoral. No existe cintura pélvica; las aletas ventrales (pélvicas) se articulan con el hueso púbico (basipterigio), que posee un tendón o ligamento que va a la cintura pectoral pero que carece de conexión con la columna vertebral.

30-6 Sistema muscular

El tronco y la cola están formados principalmente por **músculos segmentarios** (miómeros), que alternan con las vértebras y sirven para la natación y los movimientos de giro. Los miómeros de los peces son en forma de Σ ensanchada, están dispuestos en cuatro bandas principales y son más potentes a lo largo del dorso. Entre los sucesivos miómeros existen delicados septos de tejido conjuntivo; cuando se cuece un pescado, se disuelven estos tabiques y quedan libres los miómeros en forma de «escamas» individuales. Los músculos de las aletas, la región branquial y la cabeza son pequeños.

30-7 Sistema digestivo

Las mandíbulas poseen numerosos **dientes** pequeños y cónicos que sirven para coger el alimento, y más hacia atrás los dientes faríngeos y los del rastrillo branquial contribuyen a sostenerlo y a triturarlo. Las glándulas mucosas son numerosas, pero no hay glándulas salivales. La **lengua** es pequeña, está adherida al suelo de la cavidad bucal y puede contribuir a los movimientos respiratorios. La **faringe** posee branquias a ambos lados y se continúa con un corto esófago, al que sigue un **estómago** curvo. La válvula pilórica separa el estómago del **intestino.** A éste se unen tres cortos **ciegos pilóricos** tubulares; su función es probablemente absorbente. Anteriormente, en la cavidad del cuerpo, hay un **hígado** grande, una **vesícula biliar** y el conducto biliar que va al intestino. El **páncreas** suele estar indiferenciado.

30-8 Sistema circulatorio

El **corazón** tiene dos cámaras y está situado debajo de la faringe en la cavidad pericárdica, una parte anterior del celoma. La sangre venosa pasa al **seno venoso,** a la **aurícula** de paredes delgadas y de aquí al **ventrículo** muscular, todos separados por válvulas que impiden el retroceso de la sangre. Las contracciones rítmicas del ventrículo fuerzan la sangre hacia el **cono arterioso** y la corta **aorta ventral,** que se ramifica en cuatro pares de **arterias branquiales aferentes** que riegan los capilares de los filamentos branquiales para su oxigenación. Luego se recoge en unos pares de **arterias branquiales eferentes** que conducen a la **aorta dorsal,** la cual da ramas que van a todas las partes del cuerpo y de la cabeza. Las principales **venas** son el par de venas cardinales anteriores y posteriores y el sistema porta hepático impar que pasa por el hígado. La **sangre** de los peces es pálida y escasa comparada con la de los vertebrados terrestres. El plasma sanguíneo contiene glóbulos rojos nucleados ovales (eritrocitos) y varios tipos de glóbulos blancos (leucocitos). El **bazo,** que forma parte del sistema sanguíneo, es una glándula grande y de color rojo situada cerca del estómago. También existe un sistema linfático.

30-9 Sistema respiratorio (figs. 30-5 y 30-6)

La perca respira mediante **branquias,** que son cuatro en una cámara branquial común a cada lado de la faringe y están cubiertas por el opérculo. Una branquia consiste en una doble hilera de largos **filamentos branquiales;** cada filamento posee numerosas placas transversas, pequeñas, cubiertas por un fino epitelio y que contienen capilares entre las arterias branquiales aferentes y eferentes. Cada

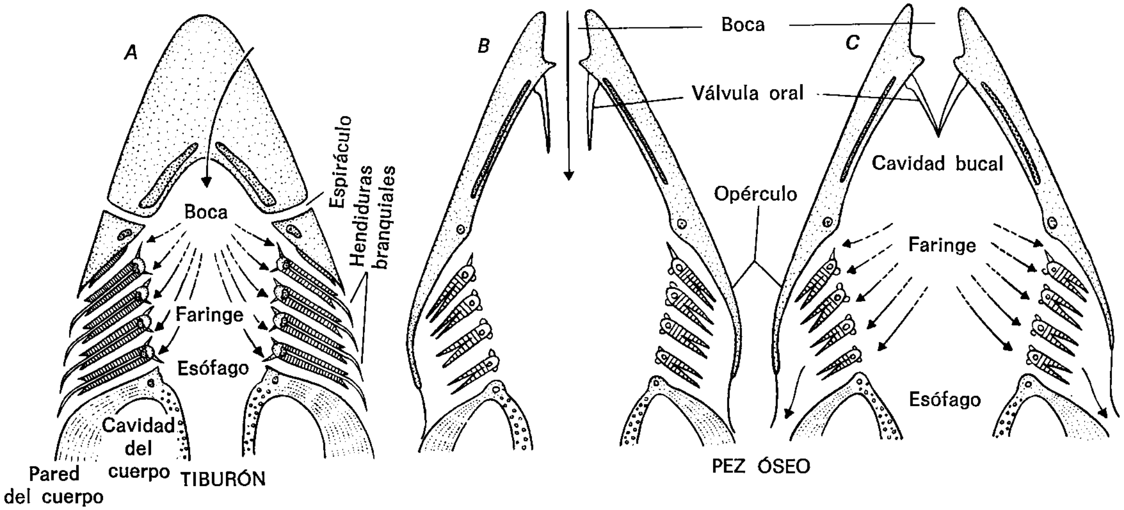


Fig. 30-6 El mecanismo respiratorio de los peces; secciones frontales esquemáticas (los lóbulos de la válvula oral son en realidad dorsales y ventrales); las flechas indican la dirección de las corrientes de agua. TIBURÓN. *A.* El agua entra en la boca, en posición ventral, la cual entonces se cierra, y el suelo de la boca se eleva para forzar al agua sobre las branquias y hacerla salir por las hendiduras. PEZ ÓSEO. *B. Inspiración,* los opérculos se cierran, la válvula oral se abre, la cavidad se dilata y el agua entra. *C. Espiración,* la válvula oral se cierra, la cavidad bucal se contrae, el agua pasa por encima de las branquias, situadas en unas cavidades comunes a los lados de la faringe, y sale por debajo de los opérculos. *(Modificado de Boas.)*

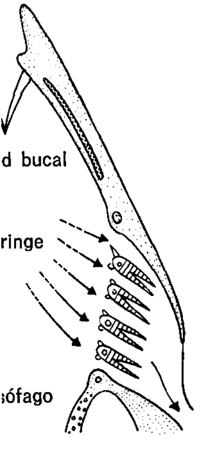
---

branquia está sostenic
tilaginoso, y en su t
branquiales que la p
duras e impiden el pa
turas branquiales.
Al «respirar», los c
dad bucal se agrand
hacia dentro de la b
maras branquiales se
presión inferior a la d
fluye por encima de l
vidad bucal se contra
vas, se cierran, impid
boca; el agua es for
quias. Las cámaras b
zan el agua a través
Las membranas situa
troposterior del opé
agua. De esta forma
branquial funcionan a
de aspiración y boml
un flujo constante d
quias. Cada branqui
filamentos que, dura
hacia fuera, separánd
de la branquia vecina
flujo sanguíneo en
opuesta a la del fluj
mecanismo de conti
completa oxigenación
bre en oxígeno que p
za con la corriente c
contenido de oxígenc
lado opuesto. Así la
do su camino a travé
cesita un suministro
de oxígeno, y pronto
del agua o si el agua
los peces no beben a
nas formas marinas
Un gran saco de p
tatoria, ocupa la pa
cuerpo. En algunos
faringe por un condu
te las especies de ra
perca o en formas d
natatoria está llena d
ciona como órgano h
so específico del cuer
fundidades. Mediante
gases por los vasos
vejiga (pár. 30-22),

ı los capilares de
ı su oxigenación.
de **arterias bran-**
a la **aorta dorsal,**
das las partes del
ncipales **venas** son
iores y posteriores
ar que pasa por el
es pálida y escasa
ebrados terrestres.
glóbulos rojos nu-
arios tipos de gló-
ızo, que forma par-
ıa glándula grande
del estómago. Tam-
).

gs. 30-5 y 30-6)

ıquias, que son cua-
común a cada lado
por el opérculo. Una
ble hilera de largos
filamento posee nu-
queñas, cubiertas por
enen capilares entre
tes y eferentes. Cada



; (los lóbulos
ección de las
cual entonces
hacerla salir
al se abre, la
bucal se con-
ıs a los lados

branquia está sostenida por un **arco branquial** cartilaginoso, y en su borde interno posee **rastrillos branquiales** que la protegen contra las partículas duras e impiden el paso del alimento por las aberturas branquiales.

Al «respirar», los opérculos se cierran y la cavidad bucal se agranda, con lo que el agua fluye hacia dentro de la boca. Simultáneamente las cámaras branquiales se ensanchan y se produce una presión inferior a la de dentro de la boca, y el agua fluye por encima de las branquias. Entonces la cavidad bucal se contrae y las válvulas orales, pasivas, se cierran, impidiendo que fluya el agua de la boca; el agua es forzada por encima de las branquias. Las cámaras branquiales se contraen y fuerzan el agua a través de las aberturas operculares. Las membranas situadas a lo largo del borde ventroposterior del opérculo impiden el reflujo del agua. De esta forma la cavidad bucal y la cámara branquial funcionan alternativamente como bomba de aspiración y bomba de presión para mantener un flujo constante de agua a través de las branquias. Cada branquia tiene una doble hilera de filamentos que, durante la respiración, se curvan hacia fuera, separándose y tocando los filamentos de la branquia vecina (fig. 30-5*D*). La dirección del flujo sanguíneo en las láminas branquiales es opuesta a la del flujo del agua a través de ellas, **mecanismo de contracorriente** que asegura una completa oxigenación de la sangre. La sangre pobre en oxígeno que penetra en las láminas se cruza con la corriente de agua, que tiene un mayor contenido de oxígeno, mientras se dirige hacia el lado opuesto. Así la sangre se oxigena durante todo su camino a través de las branquias. El pez necesita un suministro constante de agua, portadora de oxígeno, y pronto muere por asfixia si se le saca del agua o si el agua es desoxigenada. En cambio, los peces no beben agua mas que al comer. Algunas formas marinas sí beben.

Un gran saco de paredes delgadas, la **vejiga natatoria,** ocupa la parte dorsal de la cavidad del cuerpo. En algunos peces está conectada con la faringe por un conducto pneumático, especialmente las especies de radios blandos, pero no en la perca o en formas de radios espinosos. La vejiga natatoria está llena de gases (O_2, N_2, CO_2) y funciona como órgano hidrostático para ajustar el peso específico del cuerpo al del agua a distintas profundidades. Mediante la expulsión o absorción de gases por los vasos sanguíneos de la pared de la vejiga (pár. 30-22), los peces pueden lograr este ajuste lentamente cuando se mueven de una profundidad a otra; si se extrae rápidamente un pez de una considerable profundidad, la mayor presión existente dentro de la vejiga natatoria puede, al alcanzar la superficie, impeler al estómago a salir por la boca. Según los peces la vejiga puede contribuir a la respiración o servir como órgano de los sentidos o en la producción de sonido. La vejiga natatoria es parecida a un pulmón en algunos peces pulmonados (DIPNOOS) y algunos otros.

30-10 Sistema excretor

Los dos **riñones,** que son largos y de color oscuro, están situados dorsalmente entre la vejiga natatoria y las vértebras. Las substancias de desecho nitrogenadas (amoníaco, urea) eliminadas de la sangre son transportadas desde cada riñón hacia atrás por un **uréter** tubular y ambos desembocan en una **vejiga urinaria,** la cual a su vez descarga al exterior por el **seno urogenital.** La osmorregulación del agua y de las sales se estudia en el párrafo 30-20.

30-11 Sistema nervioso

El **encéfalo** de la perca es corto, y los lóbulos olfatorios, los hemisferios cerebrales y el diencéfalo son menores que en el tiburón, mientras que los lóbulos ópticos y el cerebelo son mayores. Hay diez pares de **nervios craneales.** El **cordón nervioso** está cubierto por los arcos neurales y emite un par de **nervios espinales** laterales a cada segmento del cuerpo.

30-12 Órganos de los sentidos

Las **fosas olfatorias** dorsales del hocico contienen células sensibles a las substancias disueltas en el agua. En la boca y alrededor de la misma hay **papilas gustativas** Cada fosa olfatoria tiene una abertura anterior y otra posterior. El agua entra por la primera y sale por la segunda, pasando por encima de un epitelio sensitivo que hay en el suelo de cada fosa. Los **ojos** son grandes y probablemente enfocan con claridad sólo los objetos próximos, pero sirven para detectar los objetos que se mueven sobre el agua, como, por ejemplo, una persona que se pasee por la orilla. El **oído** interno contiene tres conductos semicirculares y **otolitos** que contribuyen al equilibrio.

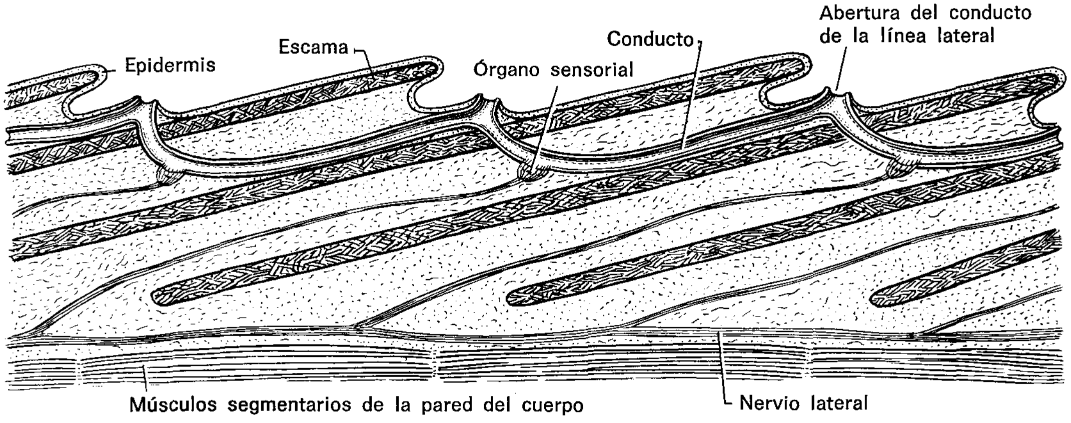

Epidermis
Escama
Órgano sensorial
Conducto
Abertura del conducto de la línea lateral
Músculos segmentarios de la pared del cuerpo
Nervio lateral

Fig. 30-7 Pared del cuerpo de la carpa en sección longitudinal, mostrando el sistema sensorial de la línea lateral; Compárese con la fig. 30-4. *(Modificado de Lankaster, Treatise on zoology, A. & Black, Ltd.)*

El **sistema de la línea lateral** (figura 30-7) comprende la línea lateral y varias prolongaciones en la cabeza y, evidentemente, detecta los ligeros cambios de presión o el oleaje suave o los movimientos de las corrientes (no más de seis vibraciones por segundo) que puede experimentar un pez al nadar cerca de algún objeto sólido que refleje los movimientos del agua (orientación táctil a distancia). También, probablemente, es detectada la presencia de otros peces, presas o depredadores, y las corrientes de aguas profundas. El sistema de la línea lateral contiene células «ciliadas» mecanorreceptoras (pár. 9-11) en conductos abiertos situados sobre la superficie del cuerpo. Está inervado por la rama lateral del décimo nervio craneal. Se considera que este sistema está representado en los vertebrados terrestres por el oído interno.

30-13 Sistema reproductor

En el **macho,** los dos **testículos** aumentan notablemente de tamaño durante la estación de cría y, en el apareamiento, el esperma pasa mediante un **vaso deferente** hacia la abertura urogenital, por donde sale. En las **hembras,** los óvulos pasan de los dos **ovarios,** que están unidos, a los **oviductos.**

Estructuras de otros peces óseos

Todos los peces óseos son suficientemente parecidos en su forma general y en su estructura para que puedan reconocerse como miembros de la clase OSTEICTÍES, pero difieren unos de otros en numerosos detalles. Muchos tienen la configuración general de la perca; el lenguado, la platija y algunos peces tropicales de los arrecifes de coral tienen el cuerpo delgado, las anguilas son muy alargadas y los peces erizo son globulosos.

30-14 Escamas

La mayor parte de los peces están recubiertos por **escamas** (fig. 30-8). Si bien generalmente son delgadas e imbricadas, en las anguilas las escamas están separadas y son diminutas, en algunas platijas son pequeñas y en forma de tubérculo y en los peces erizo forman largas espinas. Las escamas imbricadas de *Megalops* tienen hasta 5 cm de anchura, mientras que otros son desnudos, o sea, que carecen de escamas (pez gato). Las escamas suelen ser óseas. En la perca y en muchos otros, la parte posterior de las mismas, que está al descubierto, posee numerosas espinas delgadas, por lo que las escamas son **ctenoideas.** Otras que no tienen estas espinas se denominan **cicloideas,** y todavía hay otras, llamadas escamas **ganoideas,** que son óseas y están cubiertas de ganoína, una substancia vítrea y dura parecida al esmalte. Las escamas ganoideas eran características de los peces primitivos que tenían aletas con radios (paleoníscidos y holósteos) pero en los teleósteos vivientes sólo se presentan en los polípteros *(Polypterus),* en *Calamoichthys* y en *Lepisosteus.* Las cabezas y cuerpos de varios peces, vivientes y fósi-

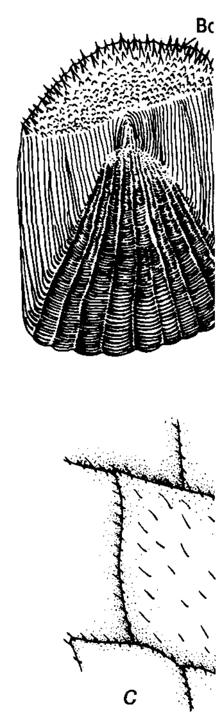
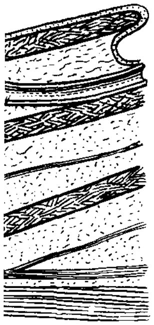


Fig. 30-8 Escamas de
dea (con dientes finos)
sosteus) vista por enc

les, están acorazad
cizas, como en el
así protegidas suel
o de pequeño tama
Las escamas cre
mentando de tamañ
La cubierta del cu
nalmente puede
reemplazada. En
produce una serie
que terminan oblic
cama. En primave
len estar bien sepa
cimiento se detien
tán más juntos, fo
no» definida (fig.
del desove pueden
nes del borde de l
de el crecimiento,
substancia vieja y
y se forma una «m
ble determinar la
perca y otros pec

lel conducto
a lateral



nsorial de
ı zoology,

niembros de la cla-
ıos de otros en nu-
en la configuración
lo, la platija y algu-
recifes de coral tie-
uilas son muy alar-
ɔbulosos.

stán recubiertos por
neralmente son del-
nguilas las escamas
as, en algunas plati-
le tubérculo y en los
pinas. Las escamas
en hasta 5 cm de
on desnudos, o sea,
gato). Las escamas
y en muchos otros,
ıas, que está al des-
pinas delgadas, por
ideas. Otras que no
minan **cicloideas,** y
escamas **ganoideas,**
tas de ganoína, una
cida al esmalte. Las
terísticas de los pe-
etas con radios (pa-
en los teleósteos vi-
os polípteros *(Polyp-*
. *Lepisosteus.* Las ca-
ces, vivientes y fósi-

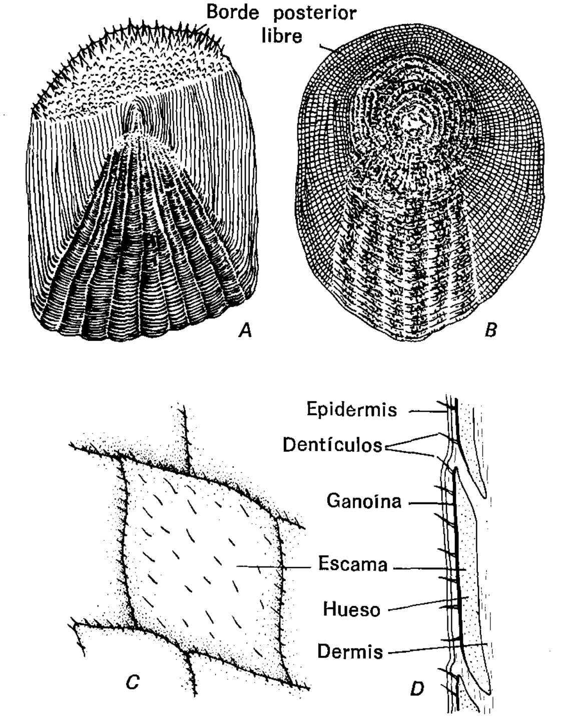


Fig. 30-8 Escamas de peces óseos, aumentadas. *A.* Ctenoidea (con dientes finos). *B.* Cicloidea. *C, D.* Ganoidea *(Lepisosteus)* vista por encima y en sección vertical.

les, están acorazados con escamas grandes y macizas, como en el pez cofre; las especies vivientes así protegidas suelen ser de movimientos lentos o de pequeño tamaño.

Las escamas crecen durante toda la vida, aumentando de tamaño a medida que lo hace el pez. La cubierta del cuerpo no muda, aunque ocasionalmente puede perderse alguna escama y ser reemplazada. En muchas especies el crecimiento produce una serie de finos resaltes concéntricos que terminan oblicuamente en el borde de la escama. En primavera y en verano los anillos suelen estar bien separados, pero a medida que el crecimiento se detiene, en invierno, son menos y están más juntos, formándose una «línea de invierno» definida (fig. 30-9). Las demandas fisiológicas del desove pueden causar una resorción de porciones del borde de la escama. Cuando se reemprende el crecimiento, la línea de separación entre la substancia vieja y nueva de la escama es irregular y se forma una *«marca de desove».* Ello hace posible determinar la edad en el salmón, la trucha, la perca y otros peces (los otolitos también sirven para este objeto en algunos peces). Ello suministra datos importantes sobre la velocidad de crecimiento, la edad de la puesta y otros caracteres, en algunos peces que se emplean como alimento o en los propios de la pesca deportiva. La disposición de las escamas es bastante constante en cada especie; por ello, la estructura, forma, número y disposición de las mismas son muy importantes para la clasificación.

30-15 Peces eléctricos

Existen unas 250 especies de peces eléctricos, incluyendo 1) las rayas, habitantes del fondo, y 2) los torpedos, perecidos a las rayas, 3) los teleósteos marinos, 4) los peces cuchillo sudamericanos y las anguilas eléctricas, 5) los peces africanos mormíridos y gimnárquidos y 6) el pez gato africano. Los torpedos, o tembladeras, algunos teleósteos marinos, las anguilas eléctricas y los peces gato africanos pueden producir descargas muy violentas; las de los demás son mucho más débiles. Los órganos eléctricos son fibras musculares modificadas, placas plurinucleadas desiguales dispuestas en paquetes como las baterías en serie y embebidas en una matriz gelatinosa. Un torpedo grande puede tener medio millón de placas. Pueden estar implicados músculos de diferentes partes del cuerpo: el tronco y la cola en la anguila eléctrica, el aparato hiobranquial en la raya eléctrica y los músculos externos del ojo en los teleósteos marinos.

Los órganos eléctricos potentes emiten pulsacio-

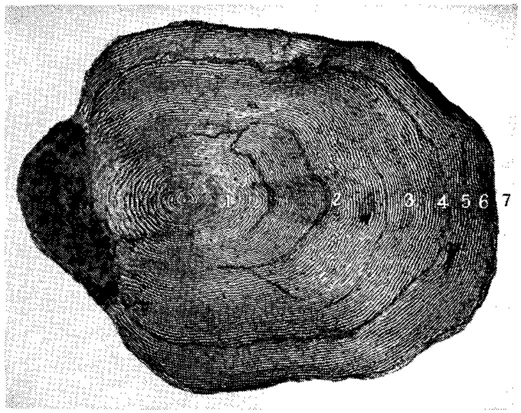


Fig. 30-9 Escama de una trucha arco iris hembra de 3,5 kg de peso, en la que se aprecian los anillos invernales de crecimiento, concéntricos (numerados), los cuales indican la edad en años. *(Fotografía aumentada, por cortesía de C. McC. Mottley.)*

nes a pequeños intervalos, varias veces por segundo, mientras que los que son débiles producen descargas en series rápidas ininterrumpidas (300 por segundo en *Gymnarchus*). Alrededor del pez se forma un campo eléctrico oscilante y los receptores existentes en la piel informan al animal de las alteraciones del campo. En los mormíridos, los receptores son **mormiromastos,** órganos de la línea lateral modificados, localizados en el fondo de fosas llenas de gelatina. En los elasmobranquios, las ampollas de Lorenzini son electrorreceptores. Algunos peces eléctricos son altamente sensibles a las alteraciones en su campo eléctrico, y otros *(Gymnarchus)* pueden determinar con precisión tales alteraciones a gran distancia.

Los órganos eléctricos sirven para paralizar la presa y ahuyentar los depredadores. Una tembladera grande (que puede alcanzar hasta 2 m de longitud) puede producir una descarga de más de 200 voltios, capaz de paralizar a un hombre. Los órganos eléctricos de los mormíridos y los peces cuchillo, que son más débiles, sirven evidentemente para evitar los obstáculos y los animales depredadores, para encontrar alimento y detectar otros animales de su especie. Los peces eléctricos nadan típicamente con el cuerpo en línea recta, lo cual puede ser importante para mantener alineados los sistemas que generan la descarga eléctrica y los detectores. Muchos de estos peces tienen la vista muy débil y viven en aguas turbias o en otros lugares donde la visibilidad es escasa.

Estos animales constituyen un ejemplo notable de evolución convergente. Los órganos eléctricos han evolucionado de músculos existentes en diferentes partes del cuerpo, en grupos de peces divergentes.

30-16 Coloración

Los peces óseos poseen coloración diversa debido a que tienen células pigmentarias, o **cromatóforos,** en la dermis, en la parte exterior o interior de las escamas. En diferentes especies se hallan presentes pigmentos negros, amarillos, anaranjados o rojos. Las combinaciones de estos pigmentos dan por resultado el verde (negro + amarillo), el castaño (rojo o amarillo + negro) y otros colores. En otras células (iridocitos), cristales reflectantes de **guanina** e hipoxantina proporcionan colores «estructurales» resultantes de los fenómenos de interferencia. Los cristales, a menudo en paquetes o en pequeñas placas, reflejan la luz de diferentes longitudes de onda, según su anchura y la de las capas citoplasmáticas que los separan. Cuando estas capas son de aproximadamente la misma anchura que los cristales, se refleja una luz de longitud de onda larga, como el rojo; cuando son más estrechas, reflejan ondas de longitud más corta, como, por ejemplo, el amarillo o el verde. El brillo plateado que es común en todos los peces es debido a la imbricación de las capas de plaquitas que reflejan partes diferentes del espectro. Una banda de ondas no reflejada por una capa puede penetrar más profundamente para ser reflejada por otra. En conjunto, las capas pueden reflejar la luz de todas las bandas del espectro.

Muchos peces presentan una coloración que permite que puedan pasar desapercibidos. La iluminación debajo del agua es casi constante en un plano horizontal y más brillante por encima, lo cual es ideal para producir un contrasombreado (pár. 33-16). La orientación de los reflectores ya descrita puede contribuir a esta forma de encubrimiento. Los reflectores están distribuidos desde el dorso hasta el vientre del pez, más o menos paralelos entre sí en un plano vertical; así, en un pez en posición vertical las superficies reflectoras están dirigidas lateralmente. Un observador que se aproxima por el lado recibe la luz como reflejada en un espejo por los flancos del pez. Si esta luz es igual en intensidad a la del fondo, y a menudo lo es, es muy difícil ver el pez. Desde encima, sólo se ven los bordes de los reflectores. El pigmento oscuro del dorso absorbe la luz descendente y el pez se confunde con las profundidades. Algunos peces tienen músculos especializados (semejantes a fibras ópticas) que conducen la luz que llega a sus cuerpos desde arriba hasta la superficie ventral, al parecer con el fin de iluminar la silueta. *Leignathus equulus,* de la región indopacífica, ha ido aún más lejos. La luz procedente de bacterias simbióticas luminiscentes que viven en una cámara especial que desemboca en el esófago puede proyectarse en el interior de la gran vejiga natatoria, donde una capa plateada de guanina, situada en el revestimiento superior, refleja la luz hacia abajo, a través del cuerpo translúcido del pez. La intensidad de la luz está controlada por una pieza móvil situada en la abertura esofágica.

Ciertos peces cambian de color debido a la concentración o expansión del pigmento en los cromatóforos, lenta o rápidamente. Algunas platijas pueden imitar el color del fondo sobre el que descansan (fig. 30-10). El estímulo para el cambio es recibido a través de los ojos, ya que los peces ce-

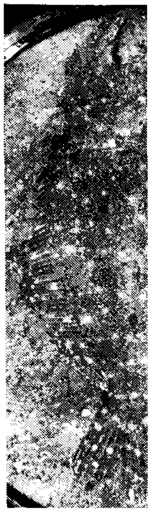


Fig. 30
despué
Wildlif

gados experimen
mulo igual que l
la trucha de fon
bio, o ninguno, e
pueden cambiar
la oscuridad per
suelen ser negro

30-17 Aletas

Las aletas tiene
ción. Las aletas
aberturas branqu
domen en la tr
quiales en la pe
blenios y no exi
sal puede ser ún
de todo el dors
tienen, además
aleta adiposa o
y en otras espe
la aleta anal es
copulador (fig.
El tamaño d
(fig. 30-11). Los
ciformes suelen
velocidad, mien
cuadradas o rec
a ráfagas y tien
nor.

capas son de apro-
 que los cristales,
 onda larga, como
has, reflejan ondas
r ejemplo, el ama-
lo que es común en
imbricación de las
n partes diferentes
ondas no reflejada
más profundamente
conjunto, las capas
las bandas del es-

coloración que per-
cibidos. La ilumina-
nstante en un plano
encima, lo cual es
ombreado (pár. 33-
lectores ya descrita
 de encubrimiento.
dos desde el dorso
o menos paralelos
así, en un pez en
reflectoras están di-
vador que se aproxi-
omo reflejada en un
Si esta luz es igual
 a menudo lo es, es
encima, sólo se ven
El pigmento oscuro
endente y el pez se
s. Algunos peces tie-
(semejantes a fibras
que llega a sus cuer-
rficie ventral, al pa-
 silueta. *Leignathus*
fica, ha ido aún más
bacterias simbióticas
ına cámara especial
puede proyectarse en
natatoria, donde una
tuada en el revesti-
 hacia abajo, a tra-
l pez. La intensidad
na pieza móvil situa-

olor debido a la con-
mento en los croma-
Algunas platijas pue-
o sobre el que des-
o para el cambio es
ya que los peces ce-

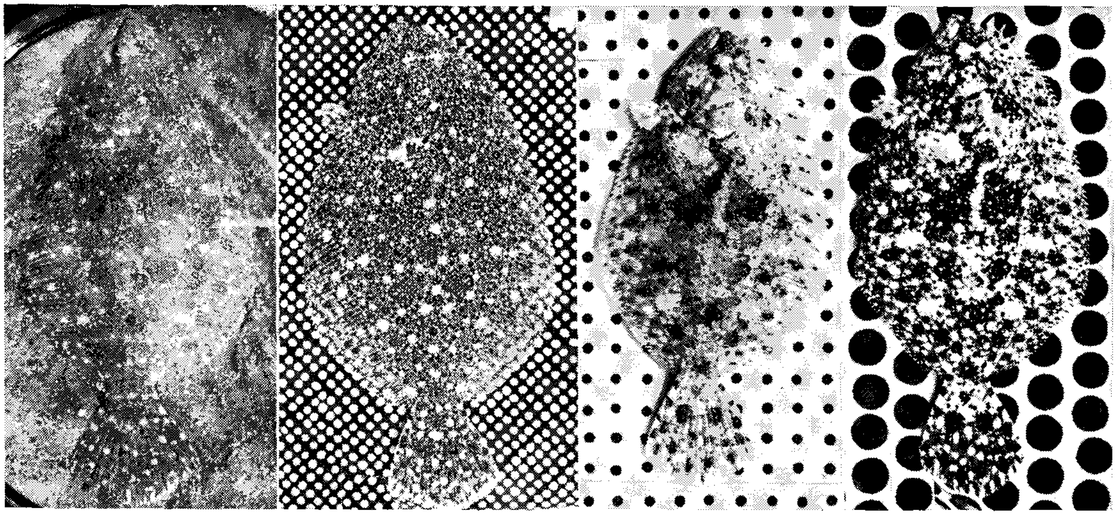


Fig. 30-10 Cambios en el dibujo de la piel de una platija ***(Paralichthys albigutta)*** **algún tiempo después de haber sido colocada sobre distintos tipos de fondo.** *(Según Mast, del U.S. Fish and Wildlife Service.)*

gados experimentalmente no responden a un estímulo igual que los normales. Algunos peces, como la trucha de fontana, experimentan muy poco cambio, o ninguno, en cuanto al dibujo y al color, pero pueden cambiar el tono. Los peces que viven en la oscuridad perenne de las grandes profundidades suelen ser negros.

30-17 Aletas

Las aletas tienen distintas formas, tamaño y posición. Las aletas pectorales suelen estar cerca de las aberturas branquiales; las pélvicas están en el abdomen en la trucha, cerca de las aberturas branquiales en la perca, en el cuello (yugular) en los blenios y no existen en las anguilas. La aleta dorsal puede ser única, múltiple o continua a lo largo de todo el dorso; los salmónidos y los peces gato tienen, además de la dorsal ómica, una pequeña aleta adiposa o carnosa más atrás. En *Gambusia* y en otras especies vivíparas la parte anterior de la aleta anal está modificada en forma de órgano copulador (fig. 30-26).

El tamaño de la aleta caudal varía enormente (fig. 30-11). Los peces con colas bifurcadas o falciformes suelen ser capaces de mantener una gran velocidad, mientras que los que tienen las colas cuadradas o redondeadas nadan con más lentitud, a ráfagas y tienen una capacidad de maniobra menor.

30-18 Sonidos

Los peces producen sonidos de varias maneras según las especies. Pueden batir las aletas y golpear determinadas partes del cuerpo, pueden hacer rechinar los dientes faríngeos, expeler gas del conducto de la vejiga natatoria o hacer vibrar las paredes de dicha vejiga mediante músculos especiales. Estos sonidos puede que sirvan para reunir los individuos de una misma especie para el apareamiento o la alimentación. En algunas especies se

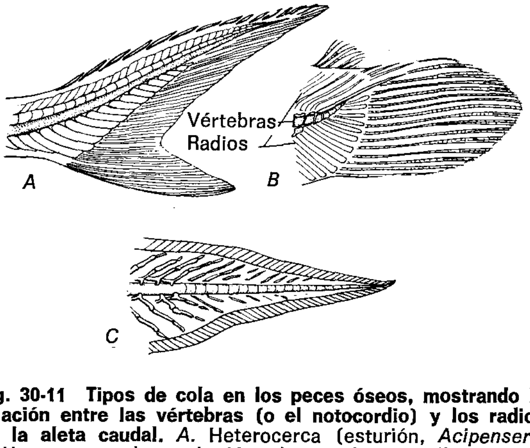


Fig. 30-11 Tipos de cola en los peces óseos, mostrando la relación entre las vértebras (o el notocordio) y los radios de la aleta caudal. *A.* Heterocerca (esturión, *Acipenser*). *B.* Heterocerca abreviada *(Amia)*. *C.* Dificerca, lóbulos iguales (pez pulmonado). La cola homocerca, que se halla en muchos peces, puede verse en la fig. 30-2.

emiten sonidos durante los actos de agresión o de defensa, y puede que tengan importancia en el comportamiento territorial.

En muchas especies los sonidos parece que son transmitidos a través del cuerpo hasta el oído interno. En muchos teleósteos, sin embargo, el oído interno está acoplado a una vejiga natatoria cuyas paredes vibran debido a las ondas sonoras que se propagan por debajo del agua, como un hidrófono. El acoplamiento puede ser directo, con una conexión con la cápsula del oído parecida a un estetoscopio (*Tarpon atlanticus,* el bacalao de grandes profundidades y los arenques) o indirecto, a través de varios huesecillos, los osículos de Weber (caracios, peces ciprínidos y peces gato).

Historia natural

30-19 Distribución

Los peces se hallan desde los mares polares hasta el ecuador y desde la superficie hasta profundidades de más de 9000 m, y en los Andes en lagos que se encuentran a 4500 m de altura. Viven en alta mar, en los fondos arenosos, rocosos o cenagosos, en las grietas de los arrecifes, en las bahías y estuarios salinos, en los ríos y lagos de agua dulce o alcalina, en las aguas de las cavernas e incluso en aguas termales. Algunos viven a gran profundidad, en los lagos y en el mar, y otros en aguas polares (los peces de la familia de los QUENÍCTIDOS, en la Antártida, no tienen glóbulos rojos y viven a una temperatura de −1°C). Otros están restringidos a mares tropicales cálidos y poco profundos, y unos pocos foxinos viven en fuentes termales hasta 34° C en los desiertos americanos. La trucha medra en aguas que se hallan entre 13 y 21° C. La vida de la mayoría de los peces tiene un límite de temperatura que oscila entre −9,5 y −11° C. En general viven en aguas dulces o saladas, pero los espinosos, la escorpina y otros pueden vivir en unas y en otras. Algunas especies marinas que habitan en alta mar tienen una distribución muy amplia en el océano, pero en cambio los peces costeros tienen una distribución restringida, de forma que a lo largo de las costas de los continentes y en las aguas interiores existen diversas faunas ícticas bien definidas.

Muchos peces, al igual que las aves, realizan **migraciones** estacionales. La barracuda y el pez espada se dirigen hacia el Norte en primavera y hacia el Sur en otoño, en una migración latitudinal. Los atunes emigran desde California hasta el Japón, atravesando el Pacífico. Varias especies dejan las aguas saladas y van a las aguas dulces a desovar, y muchos (anguilas y algunos gobios) hacen una migración inversa. El salmón, el sábalo, la perca amarilla y alguna trucha constituyen ejemplos de los primeros y se denominan **anádromos;** la anguila de agua dulce, que pertenece a los segundos, se dice que es **catádroma.** Los salmones realizan su viaje de vuelta a la corriente donde nacieron guiados por el «olor» de dicha corriente, tal vez impreso en ellos durante el desarrollo embrionario. Parece que emplean la navegación astronómica al desplazarse desde alta mar a la tierra. Los bacalaos y los arenques realizan una migración hacia la costa para desovar en bancos o bajíos. Algunos peces de aguas profundas *(mesopelágicos)* tienen una migración diaria vertical.

30-20 Osmorregulación

Los peces afrontan problemas especiales de osmorregulación, en particular las especies que se mueven entre las aguas saladas y dulces. En las formas de agua dulce, el contenido de sal de la sangre y los tejidos es considerablemente más alto que el del agua donde habitan y, por esta razón, absorben agua. Lo hacen a través de las branquias y de las membranas mucosas de la boca y la faringe. El exceso de agua es eliminado por los riñones, y producen una orina copiosa y diluida (de ordinario 10 veces o más por kilo de peso al día que las especies de agua salada). Algunas sales se pierden a través de las branquias y en la orina y las heces, pero se reemplazan a medida que son necesarias absorbiéndolas del alimento y del agua que baña las branquias y la bucofaringe. Las especies de agua dulce no beben.

Por otra parte, en los peces de agua salada, las sales del cuerpo presentan una concentración más baja que la del agua de mar, y estos peces pierden agua a través de las branquias y las superficies bucofaríngeas. Este proceso de deshidratación se contrarresta bebiendo grandes cantidades de agua de mar y eliminando el exceso de sales (sodio, potasio, cloruro) adquirido a través de los riñones, las branquias y, tal vez, otras partes del cuerpo. Los peces de agua salada excretan orina muy concentrada en pequeñas cantidades y, así, conservan el agua. El hecho de que algunos peces marinos carezcan de glomérulos o tengan glomé-

---

rulos rudimentarios
etcétera) está eviden
ducida eliminación
las branquias de los
están especializadas
ros. Las células de
lladas en los peces
tija, espinoso, etc),
lerancia a la salinid
pararse con las esp
restringidas al agua
peces (salmón, lam
aguas saladas y dul
versas fases de su ci
dio. Las branquias d
dulce, además de de
librio de las sales,
tos más simples de
no, tales como el ar
especies (carpín dor
de ser de seis a diez
nes. Para la informa
en los peces elasmol

30-21 Costumbres

Los modernos homb
sitos de aire que le
longada y provistos
tentes luces, están
las costumbres de
mantienen en activ
descansan durante l
turnos. Algunos lab
Los que viven en la
len colocarse con la
ra mantener su pos
coger el alimento,
dero de truchas. La
en todas las estacio
cies de agua dulce
el invierno, descen
en los lagos y ríos,
metabolismo anaeró
tumbres solitarias,
rios y viven en ba
de los arenques os
hasta muchos millo

30-22 Locomoción

La mayoría de los
ciones laterales de l

rulos rudimentarios (*Ceratias,* diversos agujones, etcétera) está evidentemente relacionado con la reducida eliminación de orina. Algunas células de las branquias de los peces de agua dulce y salada están especializadas en absorber o excretar cloruros. Las células de «cloruro» están bien desarrolladas en los peces **eurihalinos** especialmente (platija, espinoso, etc), que presentan una amplia tolerancia a la salinidad. Estos peces pueden compararse con las especies **estenohalinas,** que están restringidas al agua dulce o a la salada. Algunos peces (salmón, lampreas) que emigran entre las aguas saladas y dulces están adaptados, en las diversas fases de su ciclo biológico, a uno u otro medio. Las branquias de los peces marinos y de agua dulce, además de desempeñar un papel en el equilibrio de las sales, excretan también los productos más simples de la descomposición del nitrógeno, tales como el amoníaco y la urea. En algunas especies (carpín dorado, carpa), esta excreción puede ser de seis a diez veces la cantidad de los riñones. Para la información sobre la osmorregulación en los peces elasmobranquios, véase el pár. 29-11.

30-21 Costumbres

Los modernos hombres-rana, equipados con depósitos de aire que les permiten una inmersión prolongada y provistos de cámaras fotográficas y potentes luces, están descubriendo mucho acerca de las costumbres de los peces. Algunas especies se mantienen en actividad a todas horas, muchos descansan durante la noche y unos pocos son nocturnos. Algunos labros duermen sobre sus flancos. Los que viven en las corrientes de agua dulce suelen colocarse con la cabeza contra la corriente para mantener su posición, facilitar la respiración y coger el alimento, según puede verse en un criadero de truchas. Las especies marinas son activas en todas las estaciones, pero muchas de las especies de agua dulce permanecen inactivas durante el invierno, descendiendo a aguas más profundas en los lagos y ríos, y las carpas se adaptan a un metabolismo anaeróbico. Algunos peces son de costumbres solitarias, mientras que otros son gregarios y viven en bancos de distinto número; los de los arenques oscilan entre unos pocos millares hasta muchos millones de individuos.

30-22 Locomoción

La mayoría de los peces nadan mediante ondulaciones laterales de la cola y de la aleta caudal, producidas por contracciones alternadas de los músculos metaméricos de ambos lados. Las demás aletas sirven, principalmente, para mantener el equilibrio y cambiar de dirección, pero algunos peces emplean para nadar la dorsal, la anal y algunas veces las pectorales. La aletas pélvicas y, a veces, las pectorales, pueden usarse como frenos. La forma aerodinámica de los peces facilita una locomoción rápida y se ha comprobado que su superficie viscosa reduce enormemente la fricción del agua.

El centro de gravedad de un pez suele hallarse en la vejiga natatoria. Esta funciona como un órgano hidrostático que le permite al pez permanecer suspendido en un estado de ingravidez a cualquier profundidad sin necesidad de nadar. La energía se conserva, y las aletas pueden emplearse para nadar o maniobrar. Al ascender y descender, la presión del gas en la vejiga natatoria bajará o subirá con los cambios de presión del agua, y el volumen de la vejiga aumentará o disminuirá. Sin embargo, existen de hecho mecanismos compensadores. Muchos peces de aguas someras tienen un conducto que comunica la vejiga natatoria con la citofaringe y ajustan la presión de la vejiga al liberar gas en el agua o al absorber aire en la superficie. En muchos peces (dos terceras partes de los teleósteos, incluidas las formas marinas) que tienen una vejiga cerrada, la presión es reducida mediante **resorción** vascular de gas por el «óvalo» de la parte posterosuperior de la vejiga y es aumentada mediante **secreción** vascular por la «glándula del gas» de la parte anteroinferior de la vejiga.

La glándula del gas presenta un sistema de contracorriente (pár. 30-9) de los vasos sanguíneos *(rete mirabile).* La sangre que sale de la vejiga tiene una alta concentración de gases; la de la sangre que entra es mucho menor. La yuxtaposición de los vasos permite que el flujo entrante tome el gas liberado (al parecer por un mecanismo de ácido láctico) de la sangre que sale y que establezca la alta presión de gas necesaria para recargar la vejiga. La vejiga natatoria está reducida o falta en muchos peces que viven en el fondo (heterosomas, xenopterigios, blenios) y en las especies de corrientes rápidas que arremeten con fuerza contra el fondo.

La trucha, el salmón y otros pueden saltar fuera del agua en persecución de una presa; nadan rápidamente hasta la superficie y entonces, por su propia inercia, pasan al aire menos denso. Otros, como los HEMIRRÁNFIDOS, patinan por la superficie propulsados por la cola, que permanece sumergida. Los peces voladores (EXOCÉTIDOS; fig. 30-26) salen del agua para planear. Para hacer esto nadan rápidamente, luego elevan el cuerpo por encima de la superficie, mientras que la cola, todavía sumergida, vibra lateralmente hasta setenta veces por segundo (las aletas pectorales pueden vibrar como resultado de los movimientos del cuerpo); la velocidad puede llegar a 10 m por segundo. Luego, abren las anchas aletas pectorales, ascienden y se deslizan durante unos 20 segundos, desplazándose desde 20 a varios cientos de metros, ayudados en ocasiones por la acción de la cola mientras el lóbulo ventral de la aleta caudal toca el agua. Los GASTEROPELICINOS, pequeños peces dulceacuícolas de Panamá y de Sudamérica tropical, realizan vuelos de 1,5 a 3 m por vibración de las aletas pectorales.

Algunos peces pueden moverse en la tierra y respirar durante largos períodos (de muchas horas a días) fuera del agua. Son ejemplos de esto *Anabas, Clarius* y *Periophthalmus* de las costas tropicales y subtropicales (fig. 30-12). *Periophthalmus* sale de sus madrigueras situadas en las llanuras de fango cuando la marea está baja y se alimenta de pequeños invertebrados que se hallan en el fango descubierto. Avanza a sacudidas mediante movimientos simultáneos de las aletas pectorales, como una persona con muletas, y conserva las branquias húmedas absorbiendo el agua de las charcas que deja la marea. Sus costumbres terrestres le permiten explotar una fuente de alimento de la que no disponen los peces estrictamente acuáticos. *Clarius batrachus* emplea la cabeza, las aletas pectorales y los movimientos de deslizamiento del cuerpo para moverse y, cuando está fuera del agua, respira con sus branquias modificadas semejantes a pulmones. Ejemplares de esta especie asiática fueron liberados por un distribuidor de peces tropicales en Boca Ratón, Florida, en 1968. La especie se extendió con rapidez, desplazando a especies nativas valiosas y, en la actualidad, está extendido desde el lago Okcechobee hasta Miami. El tiempo frío de los últimos años ha reducido afortunadamente sus poblaciones.

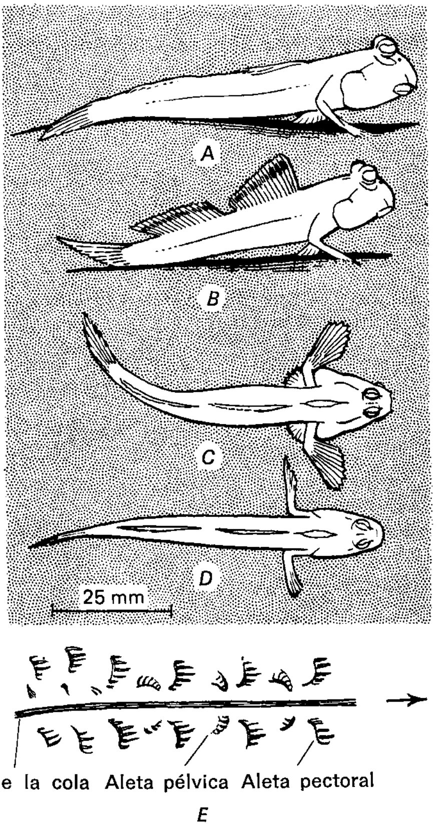


Fig. 30-12 El góbido anfibio *Periophthalmus sobrinus*. *A.* En tierra, dispuesto a saltar sobre la presa (pequeños invertebrados). *B.* Aletas dorsales elevadas en actitud agresiva. *C.* Posición de las aletas pectorales al andar, cámaras branquiales dilatadas con aire y agua. *D.* El agua ha sido expulsada de las cámaras branquiales. *E.* Huellas sobre el barro.

30-23 Alimento

Unos pocos peces de agua dulce y algunas especies marinas se alimentan de vegetación acuática, y las carpas y los peces que tienen un aparato bucal chupador utilizan los desechos del fondo marino que contienen algas e invertebrados diminutos. Sin embargo, la mayoría de los peces, incluso las crías de las especies herbívoras, son depredadores; se alimentan de pequeños animales acuáticos o de otros peces, y ciertos peces mayores pueden capturar aves o mamíferos.

Los métodos de alimentación son variados. Muchos de ellos capturan y retienen a sus presas con las mandíbulas. Otros ingieren el alimento mediante un ensanchamiento de la boca y de las cámaras operculares. Los boquerones nadan con la boca abierta y filtran pequeños organismos del agua con rastrillos branquiales muy finos. El rape captura la presa abriendo la boca de manera súbita. Las mandíbulas de los peces son las más complejas entre los vertebrados. Mediante movimientos de los huesos premaxilar y maxilar muchas especies pueden proyectar la boca hacia fuera (figura 30-13). Este procedimiento facilita la captura

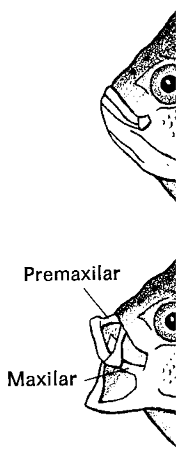


**Fig. 30-13 Protrusión de
mostrando la acción de l**

de alimento por succi
to con las mandíbulas
detritos del fondo sir
del cuerpo, lo cual re
cesario. Puesto que s
en general, utilizan n
para mantener la ten
te producción intern
pasar largos períodos
lizan grasa e incluso
cuerpo. Un pez sol (L
de su peso por día d
de un 1 por ciento en

30-24 Reproducción

La mayoría de los p
en primavera o a pri
nas truchas lo hacen
especies tropicales de
mente en la estación
cen o se desbordan,
les» desovan en charc
sobreviven debajo de
que llega la próxima
mayoría de los peces
las gambusias (Gamb

Los peces son, en g

(de muchas horas a
plos de esto *Anabas,*
ıs costas tropicales y
ophthalmus sale de
ıs llanuras de fango
alimenta de peque-
n en el fango descu-
mediante movimien-
ectorales, como una
serva las branquias
de las charcas que
s terrestres le permi-
mento de la que no
te acuáticos. *Clarius*
las aletas pectorales
iento del cuerpo pa-
ra del agua, respira
s semejantes a pul-
pecie asiática fueron
le peces tropicales en
3. La especie se ex-
ndo a especies nati-
d, está extendido des-
a Miami. El tiempo
reducido afortunada-

lulce y algunas espe-
vegetación acuática,
ienen un aparato bu-
echos del fondo ma-
nvertebrados diminu-
de los peces, incluso
voras, son depredado-
os animales acuáticos
eces mayores pueden

ón son variados. Mu-
nen a sus presas con
n el alimento median-
boca y de las cáma-
rones nadan con la
eños organismos del
es muy finos. El rape
boca de manera sú-
eces son las más com-
Mediante movimien-
y maxilar muchas es-
oca hacia fuera (figu-
to facilita la captura

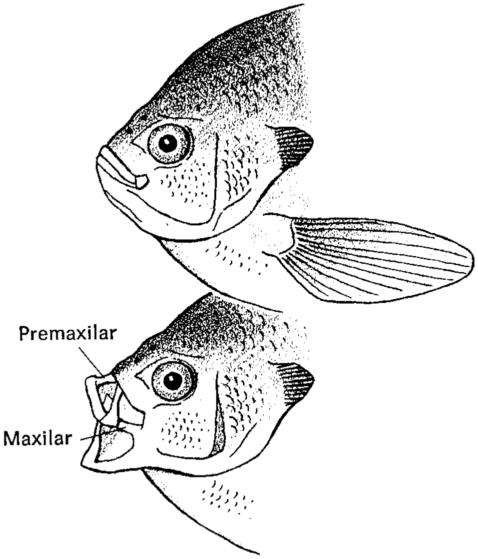


Fig. 30-13 Protrusión de la boca en un pez sol *(Lepomis)*, mostrando la acción de las mandíbulas.

de alimento por succión, la prehensión del alimento con las mandíbulas o el aprovechamiento de los detritos del fondo sin necesidad de inclinar el eje del cuerpo, lo cual retardaría la huida en caso necesario. Puesto que son poiquilotermos, los peces, en general, utilizan muy poca energía, o ninguna, para mantener la temperatura del cuerpo mediante producción interna de calor. Algunos pueden pasar largos períodos sin comer, para lo cual utilizan grasa e incluso proteínas almacenadas en el cuerpo. Un pez sol *(Lepomis)* come un 5 por ciento de su peso por día durante el verano, pero menos de un 1 por ciento en invierno.

30-24 Reproducción

La mayoría de los peces de zona templada crían en primavera o a principios de verano, pero algunas truchas lo hacen en otoño o en invierno. Las especies tropicales de agua dulce crían principalmente en la estación lluviosa, cuando los ríos crecen o se desbordan, pero unos pocos «peces anuales» desovan en charcas en desecación y los huevos sobreviven debajo de la dura costra de barro hasta que llega la próxima estación de las lluvias. La mayoría de los peces tienen una puesta al año pero las gambusias *(Gambusia)* pueden tener hasta seis.

Los peces son, en general, ovíparos, pero muchas especies individuales y todos los miembros de algunos grupos son vivíparos. Las gambusias y las percas vivíparas (EMBIOTÓCIDOS) producen pocos hijos cada vez, mientras que la mayor parte de los peces ovíparos producen numerosos huevos. La trucha de fontana pone de 80 a más de 5600 huevos, según el tamaño; el salmón del Atlántico hasta 17 000, el bacalao más de 6 millones y el pez sol marino hasta 300 millones. El cuerpo de las hembras está a menudo hinchado por los huevos maduros, inmediatamente antes de ponerlos. En los machos, durante la estación de cría, pueden ocurrir cambios de coloración u otros cambios tales como las mandíbulas ganchudas del salmón. En varias clases de peces preceden al desove una serie de actos de cortejo. Algunos peces de agua dulce fabrican «nidos»; los de la trucha y el salmón consisten en depresiones poco profundas, limpias de las finas partículas de desecho que caen al fondo, las cuales, después de la deposición de los huevos, son cubiertas con gravilla o arena. El espinoso macho *(Gasterosteus)* construye un nido globuloso con finas fibras vegetales unidas mediante una secreción pegajosa de los riñones; más adelante es él quien vigila los huevos y los jóvenes. Los huevos de la perca vivípara (fig. 30-30) y de *Gambusia* son retenidos para desarrollarse dentro de los ovarios; el caballito de mar *(Hippocampus)* macho lleva los huevos en una bolsa incubadora, y los machos de algunos peces gato marinos y algunos cíclidos dulceacuícolas africanos llevan los huevos en la boca. Muchos peces óseos, marinos y de agua dulce, prodigan cuidados a la prole.

Los huevos suelen ser pequeños y el tiempo requerido para el desarrollo varía según las especies y también con la temperatura del agua. De los huevos de algunas especies marinas emergen pequeñas larvas transparentes en pocas horas, y los huevos de la mayor parte de peces tropicales de agua dulce eclosionan de 20 a 48 horas. Por contraste, los huevos de la trucha necesitan unos 44 días a 10 u 11° C y 90 días o más a menos de 4,5° C (fig. 30-14).

Los individuos jóvenes de algunas especies vivíparas se parecen a sus padres al nacer; otros pasan por una fase larvaria y adquieren gradualmente la forma adulta. Las platijas y los lenguados (HETEROSOMAS) tienen simetría bilateral al nacer, con un ojo a cada lado, pero a una edad temprana un ojo empieza a emigrar hacia el lado opuesto, que desde entonces será la cara superior, ya que el pez descansa sobre el fondo. Los individuos jó-

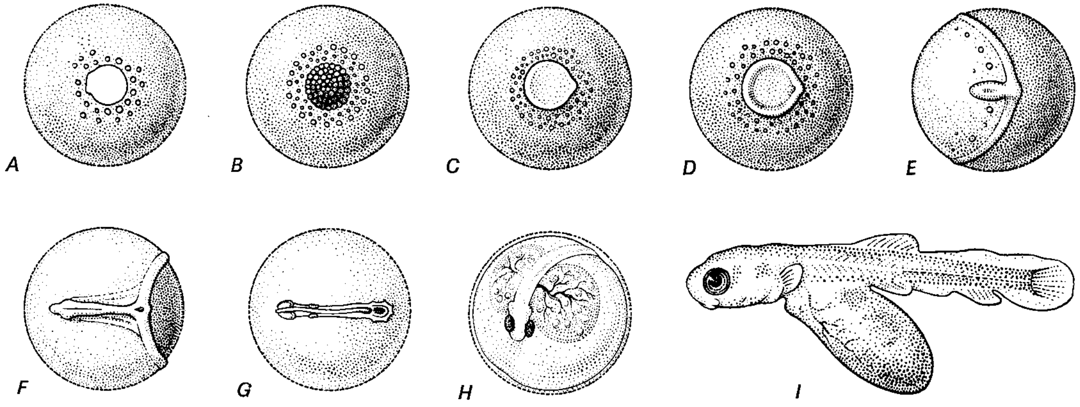


Fig. 30-14 Desarrollo temprano de la trucha, un pez óseo. *A.* El disco germinativo (blanco) se concentra después de la fecundación. *B.* Segmentación meroblástica. *C, D.* Se forma la gástrula, el blastodisco se alarga por el eje del futuro embrión. *E.* Se inicia la línea primitiva, el blastodisco se extiende. *F.* Se forma el tubo neural, el blastodermo rodea el vitelo. *G.* Embrión con ojo y vesículas auditivas y 18 somitos o más. *H.* «Huevo con ojos»: embrión con grandes ojos; los vasos sanguíneos se extienden por encima del vitelo. *I.* «Saco vitelino»: estadio del joven recién salido del huevo. (*A-G, según Henneguy,* 1888.)

venes de *Gambusia* pueden madurar y criar antes de los cuatro meses de edad, mientras que el salmón del río Yukón requiere cinco o seis años antes de desovar. El salmón del Pacífico *(Oncorhynchus)* alcanza la madurez sexual, cría una sola vez y luego muere.

30-25 Relaciones con el hombre

Los peces han sido importantes como alimento desde el Paleolítico, en que el hombre dejó espinas de pescado en sus restos de cocina, hasta la actualidad. Las pesquerías del mundo capturan anualmente unos 70 mil millones de kilogramos de peces marinos y de agua dulce (cifras para 1974 y 1975) y emplean en ello a miles de personas, pero algunas están declinado debido a la explotación desmesurada y al deterioro del ambiente. La carne de la mayor parte de los peces es blanca (o rojiza) y de textura hojosa. Contiene de 13 a 20 por ciento de proteínas y posee un valor nutritivo de 660 a 3530 calorías por kilo según el contenido en aceite (hasta 17 por ciento en el salmón). Los peces se estropean rápidamente después de pescados y deben consumirse pronto o conservarse. Cuando están frescos se conservan en hielo o se congelan. Entre los métodos de conserva está la desecación, el ahumado y la conserva en lata. Los aceites crudos de pescado se emplean en pintura y en pulverizaciones insecticidas, y el aceite refinado del hígado de bacalao y de otras especies constituye una fuente importante de vitamina D. Las sobras de las fábricas de conserva, así como peces enteros de ciertas especies, se desecan y muelen y se convierten en harina, que, en formas diversas, es utilizada como alimento para el hombre, para los perros y gatos y para las aves de corral, y también como fertilizante. De las cabezas y restos de pescado se obtiene cola líquida. A veces la carne de algunas especies tropicales es venenosa. Los peces tetraodóntidos contienen un fuerte veneno que ataca los nervios (tetrodotoxina), claramente idéntico al veneno de los sapos *(Taricha).* La toxina se encuentra principalmente en el hígado y en las huevas.

El deporte de la pesca es una diversión importante para miles de personas y además constituye una fuente de alimento. Los pescadores de caña se gastan cada año mucho dinero para perseguir a las truchas, salmones, percas, lubinas y otros peces deportivos. En los Estados Unidos se crían millones de truchas y otros peces en criaderos, los cuales se sueltan en ríos y lagos para substituir a los pescados por el hombre. En algunos criaderos se utilizan actualmente implantes de pituitaria (párrafo 8-12) para inducir una puesta rápida y abundante.

Los acuariófilos y otras personas crían peces cautivos de muchas clases en estanques o en acuarios, y muchas instituciones públicas mantienen grandes acuarios donde se exponen los peces nativos y extranjeros. Esta práctica ha aumentado en los últimos años. La cría de peces en estanques artificiales

---

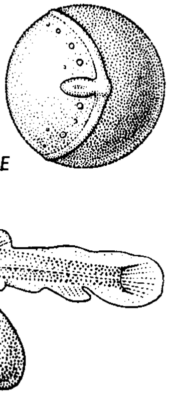
constituye una an
romanos y de los
Europa se cita la
actualmente cons
dida. En Europa
tensa de peces en
suministra un ab
poblaciones huma
cultivado actualm
partes y se ha ext
ducción casual e
indígena. Los pec
de arroz de los E
vados a cabo en
partes han demos
naturales o quím
crían peces aum
diatomeas-algas-in
peces, y con ello
de 113 kilogramos
al año.

Gambusia affin
ampliamente para
mosquitos y la m
las larvas de mo
áreas las gambus
de peces nativos
se comen sus cría

Tienen particul
troducciones de p
do, algunas entre
troducciones se h
tación y al deport
accidentales: pec
estanques de cult
lizados como ceb
nes no han sido
anterioridad al es
Por ello, actualm
evolución y la di
pecies.

30-26 Peces fós

Los peces óseos
tepasados silúrico
mas paleoniscoid
estirpes más antig
fueron dominant
bución durante t
durante el Mesoz
de agua dulce. A



ıco) se con-
gástrula, el
blastodisco
ı ojo y vesí-
s; los vasos
ecién salido

ante de vitamina D.
ɜ conserva, así como
.es, se desecan y mue-
ı, que, en formas di-
ıento para el hombre,
ra las aves de corral,
De las cabezas y res-
a líquida. A veces la
opicales es venenosa.
ıtienen un fuerte ve-
tetrodotoxina), clara-
los sapos *(Taricha).*
ipalmente en el híga-

una diversión impor-
y además constituye
pescadores de caña se
ero para perseguir a
, lubinas y otros pe-
s Unidos se crían mi-
ces en criaderos, los
ıgos para substituir a
En algunos criaderos
ntes de pituitaria (pá-
puesta rápida y abun-

sonas crían peces cau-
anques o en acuarios,
as mantienen grandes
os peces nativos y ex-
umentado en los últi-
ı estanques artificiales

---

constituye una antigua práctica de Oriente, de los romanos y de los aztecas de América Central. En Europa se cita la cría artificial en el siglo XIV, y actualmente constituye una práctica muy extendida. En Europa Central y en Oriente, la cría intensa de peces en estanques, especialmente carpas, suministra un abundante alimento proteico a las poblaciones humanas de estas regiones. *Tilapia* es cultivado actualmente en los trópicos y en otras partes y se ha extendido en otras partes por introducción casual en detrimento de la fauna íctica indígena. Los peces gato se cultivan en los campos de arroz de los EE.UU. Experimentos recientes llevados a cabo en los Estados Unidos y en otras partes han demostrado que la adición de abonos naturales o químicos a los estanques en que se crían peces aumenta la cadena de alimentación diatomeas-algas-invertebrados de que dependen los peces, y con ello pueden llegar a obtenerse más de 113 kilogramos de pescado en 40 áreas de agua al año.

Gambusia affinis se ha propagado y distribuido ampliamente para contribuir a la lucha contra los mosquitos y la malaria, ya que esta especie devora las larvas de mosquito. No obstante, en algunas áreas las gambusias han diezmado la población de peces nativos debido a la competencia y a que se comen sus crías.

Tienen particular importancia las numerosas introducciones de peces no nativos por todo el mundo, algunas entre diferentes continentes. Tales introducciones se han hecho con vistas a la alimentación y al deporte, pero también muchas han sido accidentales: peces que se han escapado de los estanques de cultivo o supervivencia de peces utilizados como cebo. Muchas de estas introducciones no han sido registradas y fueron hechas con anterioridad al estudio de las faunas ícticas locales. Por ello, actualmente es imposible determinar la evolución y la distribución natural de muchas especies.

30-26 Peces fósiles

Los peces óseos derivaron probablemente de antepasados silúricos primitivos que presentaban escamas paleoniscoideas, ganoideas o cosmoideas. Las estirpes más antiguas, de costumbres depredadoras, fueron dominantes y tuvieron una amplia distribución durante todo el Paleozoico y continuaron durante el Mesozoico. Vivían en los lagos y ríos de agua dulce. Actualmente sólo están representados por el bichir africano *(Polypterus),* el pez espátula *(Polyodon)* del valle del Misisipí y los esturiones (ACIPENSÉRIDOS) del hemisferio norte.

Tempranamente, en la evolución de los peces óseos (Devónico), quedaron establecidas sus dos líneas principales: peces con aletas carnosas, SARCOPTERIGIOS, y peces con aletas con radios, ACTINOPTERIGIOS.

Los primeros peces modernos reconocidos (†SEMIONÓTIDOS, del Triásico y Jurásico) eran habitantes del fondo que nadaban lentamente y estaban cubiertos por escamas ganoideas. La familia dio origen a varias ramas que, en su mayoría, se extinguieron durante el Cretácico, excepto *Amia* y *Lepisosteus,* que viven todavía en Norteamérica. La mayoría de las familias modernas y unos pocos géneros existentes datan probablemente del Eoceno (figura 30-15). Los restos fósiles de peces de períodos posteriores comprenden a menudo huellas o impresiones de las partes blandas.

El orden DIPNOOS (peces pulmonados) floreció durante el Paleozoico y decayó en el Triásico; pero en este último período especies parecidas al *Neoceratodus* viviente de Australia tenían una distribución casi mundial. Las cinco especies vivientes de peces pulmonados que se hallan en Australia, África y Sudamérica son los parientes vivientes más cercanos de los anfibios pero están fuera de la línea general de descendencia de los mismos (figura 30-17).

Entre los crosopterigios, el suborden †RIPIDISTIOS (†OSTEOLÉPIDOS) del Devónico y el Carbonífero, con aletas redondeadas parecidas a lóbulos, dientes simples y cuerpos cubiertos por escamas ganoideas, se asemeja al grupo de peces que probablemente dio origen a los anfibios. El suborden CELACANTINOS exhibe una continuidad notable puesto que se encuentra sin apenas ningún cam-

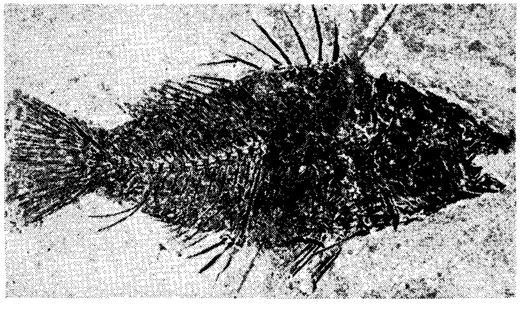


Fig. 30-15 Pez fósil († ***Priscacara,*** **Familia POMACÉNTRIDOS) de las pizarras de Green River, Kemmer, Wyo, del Eoceno.** *(Foto de T. I. Storer.)*

bio desde el Carbonífero inferior hasta el Cretácico. Todavía es más notable la captura de un celacanto viviente *(Latimeria chalumnae),* de 1,5 m, frente a East London, África del Sur, el 22 de diciembre de 1938. Ya en 1977 se habían obtenido 88 ejemplares. Todos, a excepción del de East London, han sido recogidos en las islas Gran Comora y Anjuán, del archipiélago de las Comoras, cerca de Madagascar, donde este pez es conocido de los indígenas. Se capturaron con sedales a profundidades que oscilaban entre los 100 y los 35 m. Rasgos notables de *Latimeria* son un esqueleto cartilaginoso, vértebras tubulares, espiráculos pequeños y una línea lateral poco definida, vejiga natatoria rudimentaria, ausencia de aberturas nasales internas, un solo riñón ventral, glándula rectal (compartida con los tiburones y rayas) y su ovoviviparismo.

Clasificación

Clase Osteictíes (Osteichthyes).

Peces óseos. Esqueleto más o menos óseo; la piel contiene usualmente escamas dérmicas (óseas) embebidas, de forma ganoidea, cicloidea o ctenoidea; suelen estar presentes aletas pares laterales y medias, sostenidas por radios; no hay cintura pélvica; la boca suele ser terminal; siempre hay branquias presentes, pero no en hendiduras separadas; muchos tienen vejiga natatoria; corazón con 2 cámaras; sin cloaca; huevos generalmente pequeños, pero de hasta 21 mm en el pez gato, que los incuba en la boca; segmentación meroblástica; Devónico a Reciente, en aguas saladas, salobres o dulces; probablemente hay unas 30 000 especies.

Subclase 1. †Acantodios (Acanthodii). Coraza del cuerpo formada por numerosas escamas óseas (ganoideas) de forma romboidal; todas las aletas, excepto la caudal, precedidas por una espina; peces pequeños, dulceacuícolas o marinos; Devónico a Pérmico inferior. †*Climatius;* †*Acanthodius.* (Relaciones inciertas.)

(Nota: De los 42 órdenes, se han omitido la mayoría de los órdenes fósiles y unos cuantos órdenes vivientes pequeños.)

Subclase 2. Sarcopterigios (Sarcopterygii). Aberturas nasales generalmente comunicadas con la cavidad bucal; cada aleta par con un gran lóbulo medio que contiene un esqueleto articulado y músculos, bordeado por radios dérmicos (fig. 30-16); aleta caudal con un lóbulo epicordal (lóbulo situado encima del eje del cuerpo); típicamente 2 aletas dorsales (fusionadas en los peces pulmonados modernos).

Orden 1. Crosopterigios (Crossopterygii). Peces de aletas lobuladas. Premaxilas y maxilas presentes; dientes bien desarrollados, cónicos; depredadores, se alimentan de peces.

Suborden 1. Ripidistios (Rhipidistia). †OSTEOLÉPIDOS (OSTEOLEPIDAE). Cabeza normal con esqueleto cefálico óseo; dientes en las premaxilas y las maxilas; un ojo pineal; cola heterocerca. Devónico a Carbonífero. †*Osteolepis,* †*Eusthenopteron.* Suborden del cual probablemente se originaron los anfibios.

Suborden 2. Celacantinos (Coelacanthini). Cabeza corta, profunda; esqueleto cefálico con mucho cartílago; dientes sólo en el extremo del premaxilar y del dentario; coanas aparentemente ausentes; no hay ojo pineal; la columna vertebral no está curvada hacia arriba, cola trilobulada; Devónico a Cretácico. †*Bunoderma,* †*Macropoma.* También en el Reciente: *Latimeria chalumnae* (fig. 30-16), frente a la costa del sudeste de África y en las islas Comoras; hasta 1,5 m de longitud y 82 kg de peso; devora otros peces.

Orden 2. Dipnoos (Dipnoi). Peces pulmonados (fig. 30-17). Cuerpo largo y delgado; sin premaxi-

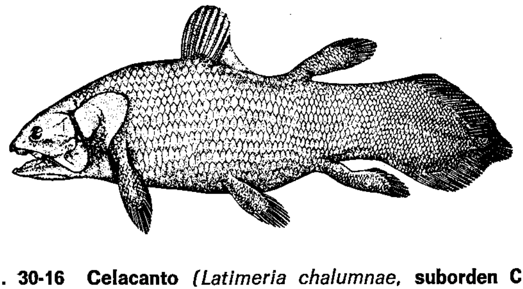


Fig. 30-16 Celacanto *(Latimeria chalumnae,* **suborden CELACANTINOS). Longitud hasta 1,5 m.** *(Según A. S. Romer, The vertebrate body, W. B. Saunders Co.)*

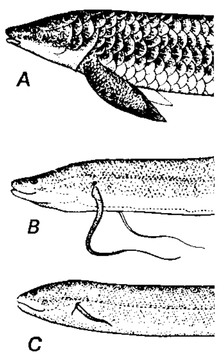


Fig. 30-17 Peces pulmon
liano *(Neoceratodus),* lo
con menos de 1,2 m. *B.*
tud hasta 80 cm. *C.* Afr
1 m *(Según Norman, Gui*

las ni maxilas; 3 pa
en el paladar y en e
rior; aletas pares e
recida a un pulmón;
de invertebrados; D
fósiles; se conocen
pulmonados del Pér

CERATODÓNTIDOS (
Triásico a Cretácico,
Neoceratodus forster
cie viviente; escama
das; aletas foliácea
longitud de más de
y Mary, Queensland
lagos y reservas; h
quedan estancadas d
tonces el pez sube a
pulmón; no puede s
LEPIDOSIRÉNIDOS (
guiliforme, escamas
pulmón bilobulado;
estación seca cada a
o tubo vertical exca
zado con mucus; los
do y son guardados
radoxa, llanuras de
gitud, excava galería
Protopterus annecten
central se retiran a
en las que el moco
con un opérculo y
del pez para respira
vuelve a quedar inu

canthodius. (Rela-

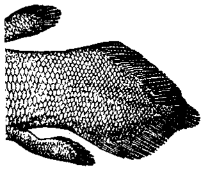
opterygii). Abertu-
icadas con la cavi-
ın gran lóbulo me-
rticulado y múscu-
os (fig. 30-16); ale-
dal (lóbulo situado
picamente 2 aletas
s pulmonados mo-

ssopterygii). Peces
y maxilas presen-
cónicos; depreda-

idistia). †OSTEOLÉ-
za normal con es-
s en las premaxilas
; cola heterocerca.
Osteolepis, †*Eusthe-*
l probablemente se

oelacanthini). Cabe-
cefálico con mucho
l extremo del pre-
anas aparentemente
; la columna verte-
arriba, cola trilobu-
†*Bunoderma,* †*Ma-*
ente: *Latimeria cha-*
la costa del sudeste
moras; hasta 1,5 m
devora otros peces.

. Peces pulmonados
lgado; sin premaxi-



ialumnae, **suborden CE-**
n. *(Según A. S. Romer,*
Co.)

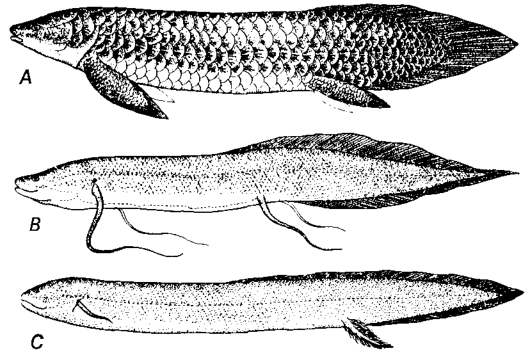


Fig. 30-17 Peces pulmonados (Orden DIPNOOS). *A.* Australiano *(Neoceratodus)*, longitud hasta 1,8 m, pero la mayoría con menos de 1,2 m. *B.* Sudamericano *(Lepidosiren)*, longitud hasta 80 cm. *C.* Africano *(Protopterus)*, longitud hasta 1 m *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

las ni maxilas; 3 pares de placas dentarias duras en el paladar y en el borde de la mandíbula inferior; aletas pares estrechas; vejiga natatoria parecida a un pulmón; se alimentan principalmente de invertebrados; Devónico a Reciente, 7 familias fósiles; se conocen galerías excavadas por peces pulmonados del Pérmico.

CERATODÓNTIDOS (CERATODONTIDAE). †*Ceratodus,* Triásico a Cretácico, de distribución casi mundial; *Neoceratodus forsteri,* la barramunda, única especie viviente; escamas grandes, cicloideas, imbricadas; aletas foliáceas; pulmones no bilobulados; longitud de más de un metro; en los ríos Burnett y Mary, Queensland, Australia, y trasplantados a lagos y reservas; habita en charcas quietas que quedan estancadas durante la estación seca y entonces el pez sube a la superficie y respira por el pulmón; no puede sobrevivir fuera del agua.

LEPIDOSIRÉNIDOS (LEPIDOSIRENIDAE). Cuerpo anguiliforme, escamas pequeñas, aletas filamentosas; pulmón bilobulado; habitan en pantanos; en la estación seca cada animal se retira a una galería o tubo vertical excavado en el barro (nido) y tapizado con mucus; los huevos se depositan en el nido y son guardados por el macho. *Lepidosiren paradoxa,* llanuras de Sudamérica, hasta 1 m de longitud, excava galerías en el barro, debajo del agua; *Protopterus annectens* y otras 2 especies del África central se retiran a galerías excavadas en el barro, en las que el moco se seca y forma un «capullo» con un opérculo y un tubo que va hasta la boca del pez para respirar; desovan cuando el terreno vuelve a quedar inundado.

✓**Subclase 3. Actinopterigios (Actinopterygii).** Peces de aletas con radios. Las aberturas nasales no están conectadas con la cavidad bucal, excepto en los peces astrónomos; esqueleto y músculo escasos en las aletas pares; en la aleta caudal no hay lóbulo epicordal; 1 aleta dorsal (a menudo de 2 o 3 partes). Devónico medio a Reciente.

Infraclase 1. Condrósteos (Chondrostei). Formas primitivas, a menudo con gruesas escamas ganoideas; dominantes en el Triásico; representados actualmente por unos pocos supervivientes especializados y degenerados; incluye los peces paleoniscoideos extinguidos.

Orden 3. Polipteriformes (Polypteriformes). Cuerpo alargado; escamas gruesas, ganoideas y romboidales; 8 o más pequeñas aletas dorsales, cada una precedida de una espina; aleta caudal en forma de flecha; centros vertebrales bicóncavos, óseos; vejiga natatoria en forma de pulmón, utilizada en la respiración cuando el agua queda estancada; larvas con branquias externas alargadas; Paleozoico y Reciente (no se conoce ninguno del período intermedio). *Polypterus,* el políptero del África tropical; unas 10 especies (fig. 30-18); *Calamoichthys calabaricus,* anguiliforme, en Nigeria y Congo.

Orden 4. Acipenseriformes (Acipenseriformes). Hocico largo; cola heterocerca; sin dientes; esqueleto cartilaginoso, vértebras sin centro. Cretácico superior a Reciente.

ACIPENSÉRIDOS (ACIPENSERIDAE). Esturiones. Parecidos a tiburones; boca ventral, con barbas; cuerpo con 5 hileras de escudos óseos (ganoideos); comen gusanos, moluscos, pequeños peces y plantas acuáticas; su carne es sabrosa, los huevos se conservan como caviar y el revestimiento de la vejiga natatoria proporciona colapez (forma pura de gelatina) para clarificar jaleas; unas 20 especies. *Acipenser oxyrhynchus,* esturión del Atlántico (fig. 30-19), a ambos lados del Atlántico, y *A. transmontanus,* gran esturión blanco de la costa del Pacífico, ambos remontan grandes ríos para desovar;

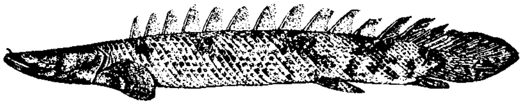


Fig. 30-18 Políptero *(Polypterus bichir,* **orden POLIPTERIFORMES). Longitud hasta 1 m.** *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

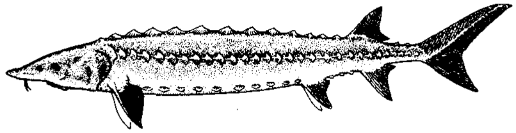


Fig. 30-19 Esturión del Atlántico *(Acipenser oxyrhynchus,* **orden ACIPENSERIFORMES). Longitud hasta 3 m.** *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

A. fulvescens y *Scaphirhynchus platorhynchus,* ambos en la desembocadura del Misisipí, sólo en agua dulce; *Huso huso,* el huso, en el mar Caspio, el Adriático y el mar Negro, hasta 8,5 m de longitud y 1130 kg de peso.

Poliodóntidos (Polyodontidae). Peces espátula. Cuerpo desnudo o con pocas escamas vestigiales; 2 especies vivientes; *Polyodon spathula,* pez espátula, desembocadura del Misisipí y hacia el sur, hasta 2 m de longitud, hocico en forma de espátula; come pequeños invertebrados que filtra del fondo cenagoso con sus rastrillos branquiales que poseen una red muy fina; *Psephurus gladius,* río Yang-tsé, en China, hasta 6 m de longitud

Infraclase 2. Holósteos (Holostei). Intermedios, en estructura, entre los condrósteos y los teleósteos; en muchos de ellos la cubierta de escamas ganoideas está reducida; 10 especies vivientes; peces de aletas con radios característicos del Mesozoico.

Orden 5. Semionotiformes (Semionotiformes). Lepisosteidos (Lepisosteidae). Hocico y cuerpo largos; escamas ganoideas en hileras oblicuas; aleta dorsal única, situada muy hacia atrás; aleta caudal corta, heterocerca; vértebras sólidas, cóncavas por detrás; dientes macizos, cónicos; suelen agarrar la presa por movimientos laterales de las mandíbulas; la vejiga natatoria es parecida a un pulmón y puede ser utilizada para respirar aire; Cretácico superior a Reciente. *Lepisosteus oseus* (fig. 30-20), Grandes Lagos y valle del Misisipí hasta Florida, longitud hasta 1,5 m; *L. spatula,* valle bajo del Misisipí, longitud hasta 3 m; todos voraces, se alimentan de peces más pequeños.

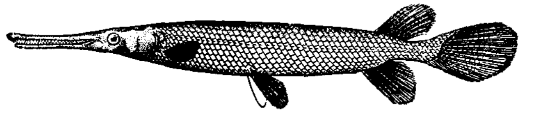


Fig. 30-20 *Lepisosteus oseus,* **orden SEMIONOTIFORMES. Longitud hasta 1,5 m.** *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

Orden 6. Amiiformes (Amiiformes). Hocico normal; aleta dorsal larga; aleta caudal corta, de apariencia homocerca pero con el soporte esquelético heterocerco; escamas delgadas e imbricadas, cicloideas; Jurásico superior y Terciario inferior; 1 especie viviente. *Amia calva* (fig. 30-21), Grandes Lagos hasta Texas y Florida, hasta 90 cm de longitud; vejiga natatoria grande, celular, contribuye a la respiración; comen peces e invertebrados; los huevos son depositados en un nido rudimentario y son vigilados por el macho.

Infraclase 3. Teleósteos (Teleostei). Esqueleto ligero, densidad de los huesos reducida y cubierta ganoidea de escamas reducida o ausente; la vejiga natatoria es un órgano hidrostático que raramente funciona como pulmón; cola homocerca que se abre en abanico a partir de las placas hipurales; premaxilas y maxilas móviles; los huesos de la mandíbula superior en la que están insertos los dientes sujetos sólo al hocico; en su mayoría pequeños, de unos 15 cm de longitud, pero algunos alcanzan más de 3,5 m; más de 20 000 especies, con una radiación adaptativa muy notable; peces dominantes desde el Cretácico.

División Teniopedios (Taeniopaedia).

Orden 7. Elopiformes (Elopiformes). Elópidos (Elopidae). Tarpones. Tamaño de mediano a grande, en aguas saladas, estimado para la pesca deportiva. *Megalops atlantica,* común frente a las costas de Florida.

Orden 8. Anguiliformes (Anguilliformes). Ápodos. Diversos; unas 25 familias.

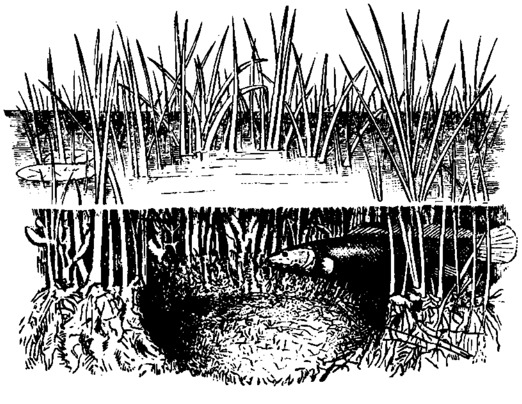


Fig. 30-21 *Amia calva* **y su nido (orden AMIIFORMES). Longitud hasta 1 m.** *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

Anguílidos (An
largo y delgado; al
tinuas, raramente f
pélvicas; aberturas
mas diminutas o aus
tener conducto; sin
rinos; Cretácico a I
agua dulce (fig. 30-2
corrientes de agua
mar en otoño, desov
ren; las larvas del
céfalos) nadan cer
donde se alimentan
ríos quizás un año
americana, de la co
las islas Bermudas.
Murénidos (Mu
muy depredadoras,
loración llamativa,
arrecifes de coral. M
Saccofaríngidos
anguiliforme, desnu
de las aletas bland
costillas ni aletas c
profundidades consi

Orden 9. Notacan
Liopomos (Lyopom
delgado, cola larga,
espinas; en mares

División Arqueofilá

Superorden 1. Oste
pha). Peces primitiv
apretar la lengua ó
están ampliamente
ces, principalmente
Mormíridos (Mo
Órganos eléctricos
cola; mormiromasto
tar cualquier altera

Fig. 30-22 Anguila am
trata, **orden ANGUILIF**
gún Goode, **1884.)**

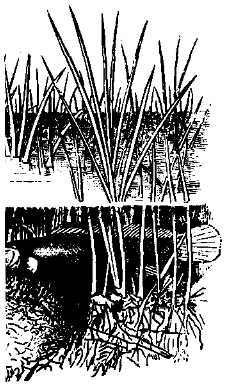
iformes). Hocico nor-
ta caudal corta, de
n el soporte esquelé-
lgadas e imbricadas,
y Terciario inferior;
(fig. 30-21), Grandes
hasta 90 cm de lon-
e, celular, contribuye
e invertebrados; los
nido rudimentario y

ostei). Esqueleto lige-
ducida y cubierta ga-
o ausente; la vejiga
tático que raramente
a homocerca que se
las placas hipurales;
s; los huesos de la
ue están insertos los
); en su mayoría pe-
ongitud, pero algunos
s de 20 000 especies,
muy notable; peces
.

opaedia).

opiformes). ELÓPIDOS
o de mediano a gran-
do para la pesca de-
común frente a las

Anguilliformes). Ápo-
ias.



rden AMIIFORMES). Lon-
Guide to fish gallery, Bri-

ANGUÍLIDOS (ANGUILLIDAE). Anguilas. Cuerpo largo y delgado; aletas dorsal, caudal y anal continuas, raramente falta la caudal; no hay aletas pélvicas; aberturas branquiales pequeñas; escamas diminutas o ausentes; la vejiga natatoria suele tener conducto; sin oviductos; en su mayoría marinos; Cretácico a Reciente. *Anguilla*, anguilas de agua dulce (fig. 30-22), alcanzan la madurez en las corrientes de agua dulce, los adultos emigran al mar en otoño, desovan en aguas profundas y mueren; las larvas delicadas y transparentes (leptocéfalos) nadan cerca de la superficie del agua, donde se alimentan y crecen, y penetran en los ríos quizás un año más tarde; *A. rostrata*, anguila americana, de la costa Atlántica, desova cerca de las islas Bermudas.

MURÉNIDOS (MURENIDAE). Morenas. Marinas, muy depredadoras, muchas de ellas con una coloración llamativa, abundan en las grietas de los arrecifes de coral. *Muraena*, morena.

SACCOFARÍNGIDOS (SACCOPHARYNGIDAE). Cuerpo anguiliforme, desnudo; boca muy grande; radios de las aletas blandos; cola larga y delgada; sin costillas ni aletas caudal o pélvicas; oceánicos, a profundidades considerables; *Saccopharynx*.

Orden 9. Notacantiformes (Notacanthiformes) o *Liopomos (Lyopomi)*. Anguilas espinosas. Cuerpo delgado, cola larga, sin aleta caudal; aletas con espinas; en mares profundos. *Notacanthus*.

División Arqueofiláceos (Archaeophylacea).

Superorden 1. Osteoglosomorfos (Osteoglossomorpha). Peces primitivos; producen la mordedura al apretar la lengua ósea contra el cielo de la boca; están ampliamente distribuidos en las aguas dulces, principalmente en los trópicos.

MORMÍRIDOS (MORMYRIDAE). Peces con hocico. Órganos eléctricos a cada lado de la base de la cola; mormiromastos en la piel, que pueden detectar cualquier alteración en su campo eléctrico; encéfalo grande; visión escasa; la vejiga natatoria se conecta con el oído; unas 150 especies; habitan en aguas dulces sombrías; África tropical. *Gnathonemus*, peces elefante.

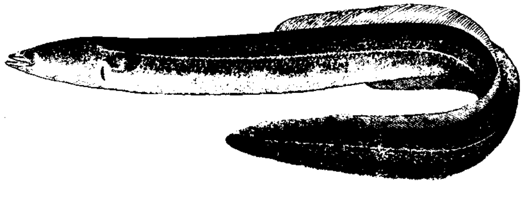


Fig. 30-22 Anguila americana de agua dulce ***(Anguilla rostrata,*** **orden ANGUILIFORMES). Longitud hasta 1,20 m.** ***(Según Goode,*** **1884.)**

Superorden 2. Clupeomorfos (Clupeomorpha). Peces comprimidos y plateados, generalmente marinos; primitivos; aletas con disposición simple, sin espinas; aletas pélvicas abdominales; la vejiga natatoria comunica con la cápsula del oído, sin huesecillos auditivos.

Orden 10. Clupeiformes (Clupeiformes). *Arenques*. Aletas sin radios espinosos; aletas pélvicas abdominales; vejiga natatoria con un conducto abierto que va a la faringe; ciegos pilóricos generalmente numerosos; Jurásico a Reciente.

CLUPEIDOS (CLUPEIDAE). Pequeños; dientes pequeños; la mayoría se alimentan de plancton; principalmente en aguas saladas, a menudo en bandadas constituidas por millones de animales a lo largo de ambas costas de América del Norte, llegando a la orilla para desovar; unas 300 especies. *Clupea harengus*, arenque común, en las aguas del Atlántico y del Pacífico; se vende fresco, salado, ahumado o en escabeche, y también se utiliza como cebo; los jóvenes son enlatados como «sardinas»; *Sardinops sagax*, sardina del Pacífico para enlatarla y para fabricar harina de pescado o aceite de pescado; *Engraulis ringens*, anchoveta del Perú, base de la mayor pesquería del mundo, unos 9 millones de toneladas anuales; *Sardinia*, la sardina de España e Italia; *Alosa sapidissima*, alosa, nativa de la costa atlántica e introducida en la del Pacífico, penetra en los ríos para desovar, es muy estimada como alimento humano; *Brevoortia*, costa atlántica, más de 2000 millones de kilogramos se utilizan anualmente para harina, aceite y abonos.

División Euteleósteos (Euteleostei).

Superorden 1. Protacantopterigios (Protacanthopterygii). Predominantemente peces delgados y depredadores; sin radios espinosos; aletas pélvicas abdominales; las pectorales situadas bajas en el cuerpo; suele haber una aleta adiposa; los premaxilares extendidos posteriormente, tendiendo a excluir los maxilares en la abertura de la boca.

Orden 11. Salmoniformes (Salmoniformes).

SALMÓNIDOS (SALMONIDAE). Incluye los salmones y las truchas. Por lo general, con una pequeña aleta adiposa en el dorso. En las aguas frías del hemisferio norte, muy apreciados para la pesca deportiva y como alimento. *Oncorhynchus,* salmón del Pacífico (fig. 30-23) 5 especies, desde California central hasta Alaska, otros en Asia; se pescan millones de kilogramos con redes y se emplean frescos o enlatados; desovan en agua dulce, los jóvenes emigran al mar y alcanzan la madurez en un período de 2 a 8 años, vuelven al agua dulce, desovan una vez y mueren; O. *tschawtyscha* tiene un peso medio de 13 kg y algunos alcanzan un peso de más de 45 kg; otras especies son menores. *Salmo salar,* salmón del Atlántico, en el este de América del Norte y en Europa, desova más de una vez, como las truchas; *S. gairdneri,* trucha arco iris, residente en las aguas dulces de la costa del Pacífico, de California a Alaska, tiene una raza que se halla en el mar; *S. clarkii,* trucha de Clark, Colorado y California central hacia el norte; *S. trutta,* trucha común de Europa, extensamente introducida en los Estados Unidos; *Salvelinus fontinalis,* trucha de fontana, Iowa y montes Allegheny hasta Saskatchewan y Labrador, introducida en Europa. *Coregonus,* corégono, y *Thymallus,* tímalo, en Europa septentrional especialmente, norte de EE.UU., Canadá y Alaska. Varias truchas y salmones han sido introducidos en nuevos lugares.

Esócidos (Esocidae). Lucios. Sin ciegos pilóricos; cuerpo alargado, boca grande y dientes conspicuos, se alimentan de otros peces. *Esox lucius,* lucio, Arkansas y Minnesota hacia el este, otras especies allí y en Eurasia; *E. masquinongy,* cuenca superior del Misisipí, Grandes Lagos y hacia el norte, crece hasta 2,40 de longitud y llega a pesar más de 50 kg; es un pez deportivo muy apreciado.

Gonostomátidos (Gonostomatidae). Parecidos a arenques; una de las varias familias de peces luminosos que habitan en las profundidades marinas (suborden Estomiatoideos, Stomiatoidea); estos peces se presentan en número de miles de millones a profundidades intermedias en todos los mares y son un elemento importante de la «capa profunda de dispersión» registrada por la sonda acústica. *Cyclothone.*

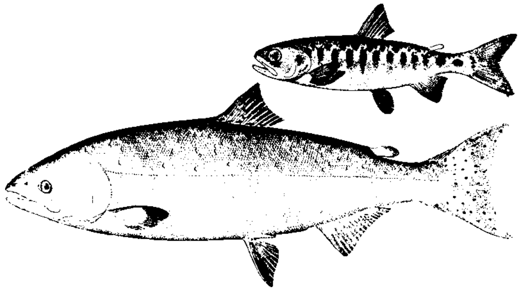


Fig. 30-23 Salmón rey y una cría *(Oncorhynchus tschawtyscha,* **familia SALMÓNIDOS).** Longitud de 60 cm a 1,5 m. (*Según Goode,* 1884.)

Orden 12. Mictofiformes (Myctophiformes). Peces linterna. Los premaxilares excluyen los maxilares en la abertura de la boca; órganos luminosos presentes o ausentes.

Mictófidos (Myctophidae). Organos luminosos situados lateralmente y con modelos definidos; aleta adiposa presente; vejiga natatoria ausente o llena de grasa para contrarrestar las diferencias de presión; Cretácico a Reciente. *Myctophum,* pez linterna, mares profundos hasta 4500 m, con manchas luminosas para reconocimiento de la especie y de los sexos.

Sinodóntidos (Synodontidae). Peces lagarto. Aguas tropicales someras. *Synodus.*

Harpadóntidos (Harpadontidae). *Harpadon nehereus,* de Bombay, utilizado como alimento en la India.

Superorden 2. Ostariofisios (Ostariophysi). Grupo dominante de peces de agua dulce; vértebras anteriores fusionadas y elementos laterales, formados por 4 vértebras, separados para constituir pequeños huesecillos auditivos (órgano de Weber) entre la vejiga natatoria y el oído interno; la vejiga natatoria está formada por 2 o 3 partes, generalmente con un conducto a la faringe; aletas pélvicas abdominales; suele haber espinas en las aletas; muchos con barbas alrededor de la boca. Eoceno a Reciente; más de 5000 especies.

Orden 13. Cipriniformes (Cypriniformes). Incluye los carácidos, los foxinos, los catostómidos, las lochas y los peces gato.

Carácidos (Characidae). Caracinos. Lados plateados; generalmente pequeños, pero también los hay grandes y comestibles. Más de 800 especies en Centroamérica y Sudamérica; *Serrasalmus,* piraña, dientes fuertes y afilados, en ocasiones peligrosa para el hombre; 150 especies en África; *Hydrocyanus,* pez tigre.

Gimnótidos (Gymnotidae). Peces eléctricos. Delgados; sin aleta dorsal ni caudal, ni aletas ventrales, y la anal larga; cola con órganos eléctricos. *Electrophorus electricus,* anguila eléctrica, desembocaduras del Orinoco y del Amazonas, en Sud-

américa, alcanza 2,
eléctricas.
Ciprínidos (Cypr
leuciscos y los fox
pero hay dientes e
turar el alimento;
mayor de las famili
y una 2000 especies
rica del Norte. *Cyp*
tiva de las aguas
se cría desde hace
pez de adorno; r
carpa de espejo (e
cuero (sin escamas)
en el siglo XIII y lu
Estados Unidos en
abundantes en este
amplia; *Carassius*
nativo de Asia y
tiempo, con mucha
culiar; foxinos, mu
américa, de peque
nudo se cree errón
Notropis, foxinos
américa; *Ptychoch*
de la cuenca del rí
de longitud y alca
el mayor ciprínid
aunque en la act
mente.
Catastómidos (
res. Labios carnos
que contiene peque
lizan como alime
otros, más de 60 e
el Asia Oriental.

Orden 14. Silur
tognatos (Nematog
Ictalúridos (Ic
de agua dulce. Bo
con barbas sensitiv
escamas) o bien co
más, principalmen
especies en las agu
y otras especies e
las especies ameri
aleta adiposa (fig.
pardo, nativo de a
Montañas Rocosas
rus punctatus, pe
corrientes y claras
Lagos hasta los Es

EOS, STOMIATOIDEA);
número de miles de
rmedias en todos los
portante de la «capa
istrada por la sonda

Myctophiformes). Pe-
s excluyen los maxi-
a; órganos luminosos

). Organos luminosos
iodelos definidos; ale-
atatoria ausente o lle-
ar las diferencias de
ite. *Myctophum,* pez
sta 4500 m, con man-
imiento de la especie

DAE). Peces lagarto.
nodus.
ONTIDAE). *Harpadon*
do como alimento en

Ostariophysi). Grupo
dulce; vértebras ante-
s laterales, formados
para constituir peque-
gano de Weber) entre
nterno; la vejiga nata-
5 partes, generalmente
e; aletas pélvicas ab-
nas en las aletas; mu-
de la boca. Eoceno a
cies.

Cypriniformes). Inclu-
, los catostómidos, las

Caracinos. Lados pla-
ños, pero también los
Más de 800 especies en
a; *Serrasalmus,* pira-
os, en ocasiones peli-
0 especies en África;

). Peces eléctricos. Del-
audal, ni aletas ventra-
con órganos eléctricos.
guila eléctrica, desem-
lel Amazonas, en Sud-

américa, alcanza 2,5 m, produce fuertes descargas eléctricas.

CIPRÍNIDOS (CYPRINIDAE). Incluye las carpas, los leuciscos y los foxinos. Mandíbulas sin dientes, pero hay dientes en la faringe, que usa para triturar el alimento; premaxilas proyectables; es la mayor de las familias de peces, unos 275 géneros y una 2000 especies; Europa, África, Asia y América del Norte. *Cyprinus carpio,* carpa común, nativa de las aguas dulces del Asia oriental donde se cría desde hace siglos como alimento y como pez de adorno; razas domésticas tales como la carpa de espejo (escamas grandes) y la carpa de cuero (sin escamas) fueron introducidas en Europa en el siglo XIII y luego llevadas de Alemania a los Estados Unidos en 1872, siendo actualmente muy abundantes en este país, con una distribución muy amplia; *Carassius auratus,* carpín dorado, también nativo de Asia y domesticado desde hace largo tiempo, con muchas razas artificiales de forma peculiar; foxinos, muchos de ellos nativos de Norteamérica, de pequeño tamaño, por lo que a menudo se cree erróneamente que son peces jóvenes; *Notropis,* foxinos de la región oriental de Norteamérica; *Ptychocheilus lucius,* «salmón blanco» de la cuenca del río Colorado, crece hasta 1,50 m de longitud y alcanza un peso de 36 kg, siendo el mayor ciprínido que existe en Norteamérica, aunque en la actualidad se halla muy escasamente.

CATASTÓMIDOS (CATOSTOMIDAE). Peces chupadores. Labios carnosos para chupar barro del fondo, que contiene pequeños animales y plantas que utilizan como alimento; *Catostomus, Carpiodes* y otros, más de 60 especies en Norteamérica y 2 en el Asia Oriental.

Orden 14. Siluriformes (Siluriformes) o *Nematognatos (Nematognathi).* Peces gato.

ICTALÚRIDOS (ICTALURIDAE). Cotos o peces gato de agua dulce. Boca con dientes, no protráctil y con barbas sensitivas; cuerpo o bien desnudo (sin escamas) o bien con placas óseas; 2000 especies o más, principalmente en los trópicos; más de 30 especies en las aguas dulces de los Estados Unidos, y otras especies en aguas saladas y hacia el sur; las especies americanas son desnudas y con una aleta adiposa (fig. 30-24). *Ictalurus nebulosus,* coto pardo, nativo de aguas muy quietas al este de las Montañas Rocosas, introducido en Europa; *Ictalurus punctatus,* pez gato manchado, en las aguas corrientes y claras desde la región de los Grandes Lagos hasta los Estados del Golfo.

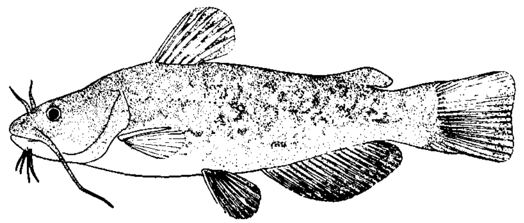


Fig. 30-24 Pez gato (*Ictalurus nebulosus,* orden SILURIFORMES). Longitud de 15 a 25 cm. (*Según Trautman,* 1957.)

ARÍIDOS (ARIIDAE). Peces gato marinos, mares costeros poco profundos. *Arius; Galeichthys.*

Superorden 3. Paracantopterigios (Paracanthopterigii). Principalmente marinos; voluminosos, de cuerpo blando; carnívoros; mandíbula superior no protráctil; las aletas pélvicas suelen estar muy hacia adelante.

Orden 15. Percopsiformes (Percopsiformes) o *Salmopercas (Salmopercae).*

AMBLIÓPSIDOS (AMBLYOPSIDAE). Peces cavernícolas de América del Norte. Cinco especies, cuatro en corrientes dentro de cavernas de piedra caliza; las especies cavernícolas son ciegas; las hembras de *Amblyopsis* llevan los huevos dentro de cámaras branquiales. *Typhlichthys,* de Indiana a Alabama.

PERCÓPSIDOS (PERCOPSIDAE). Salmopercas. Aletas dorsal y anal precedidas de 1 o 4 espinas; América del Norte, 2 especies; *Percopsis.*

Orden 16. Batracoidiformes (Batrachoidiformes) o *Haplodocos (Haplodoci).* Peces sapo. Cabeza deprimida, boca ancha; una aleta dorsal espinosa y aletas dorsal y anal largas con radios blandos; habitan en el fondo de los mares tropicales y subtropicales. *Opsanus,* pez sapo; *Porichthys.*

Orden 17. Gobiesociformes (Gobiesociformes) o *Xenopterigios (Xenopterygii).* Desnudos; gran disco subcircular adhesivo en el abdomen mediante el cual el pez se adhiere a piedras o conchas; aguas costeras tropicales y templadas. *Gobiesox* pegarrocas.

Orden 18. Lofiiformes (Lophiiformes) o *Pediculados (Pediculati).* Pejesapos o rapes. Aleta dorsal «espinosa», con unos cuantos radios flexibles, el primero de ellos situado sobre la cabeza y con un bulbo ensanchado en el extremo, a modo de señuelo; aleta pectoral con la base parecida a un

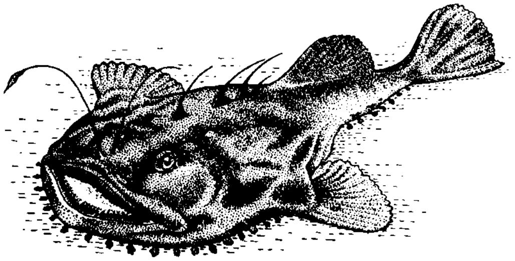


Fig. 30-25 Rape (*Lophius americanus*, **orden LOFIIFORMES**). **Longitud hasta 1,20 m.** *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

brazo; órganos luminiscentes en las formas de aguas profundas; habitantes del fondo en aguas costeras o en las profundidades oceánicas. *Lophius americanus,* rape americano (fig. 30-25), ancho, de cuerpo blando, con una boca enorme y una longitud hasta 1,2 m, a ambos lados del Atlántico norte y hasta 110 m de profundidad, captura peces, invertebrados marinos y aves; atrae a la presa por medio del bulbo movible situado sobre la primera espina, modificada, de la aleta dorsal. *L. piscatorios,* rape, en el Mediterráneo y el Atlántico; *L. budegassa,* rape rojizo, en Europa meridional. *Ceratias,* rapes que viven de 450 hasta 1830 m de profundidad, en su mayoría pequeños, de color negruzco, con una varilla que lleva un bulbo luminiscente en el extremo, movido por un hueso basal que se desliza dentro de un surco a lo largo de la bóveda del cráneo y del dorso; en algunas especies el macho es diminuto y se adhiere a la hembra permanentemente, de forma que sus cuerpos y su sistema circulatorio crecen a un mismo tiempo, siendo este «parasitismo» una adaptación para asegurar el apareamiento en las oscuras profundidades del océano.

Orden 19. Gadiformes (Gadiformes) o *Anacantinos (Anacanthini).* Incluye los bacalaos, abadejos, merluzas, lotas, etc. Aletas de radios blandos; las pélvicas a menudo con muchos radios y en posición torácica o yugular; la aleta caudal, cuando está presente, está formada principalmente por radios dorsales y anales, sin hipural ensanchado; vejiga natatoria sin conducto; en el hemisferio norte; en su mayoría marinos, habitantes del fondo; de gran importancia comercial. *Gadus morhua,* bacalao, a ambos lados del Atlántico Norte, se pesca desde tiempos muy antiguos; eglefino *(Melanogrammus aeglefinus),* se vende fresco o salado; *Merluccius,* merluza; *Lota,* lota (en agua dulce).

Superorden 4. Aterinomorfos (Atherinomorpha). En su mayoría peces pequeños que se alimentan en la superficie, en aguas dulces, salobres y saladas; aletas con o sin espinas; muchos con mandíbula superior protráctil; la mayor parte de las especies dulceacuícolas presentan dimorfismo sexual, los machos a menudo con genitales óseos; muchos son vivíparos.

Orden 20. Ateriniformes (Atheriniformes).

Suborden 1. Exocetoideos (Exocoetoidei) o *Sinentognatos (Synentognathi).* Agujas, peces voladores. Aleta dorsal encima de la anal; pectorales en la parte alta del cuerpo; faríngeos inferiores unidos formando un solo hueso; vejiga natatoria sin conducto; principalmente marinos.

BELÓNIDOS (BELONIDAE). Agujas. *Belone, Strongylura.*

ESCOMBERESÓCIDOS (SCOMBERESOCIDAE). *Scomberesox,* paparda.

EXOCÉTICOS (EXOCOETIDAE). Peces voladores. Principalmente en mares cálidos, emergen para planear en el aire por encima del agua (fig. 30-26). *Hemiramphus, Cypselurus.*

Suborden 2. Ciprinodontoideos (Cyprinodontoidei).

CIPRINODÓNTIDOS (CYPRINODONTIDAE). Tamaño pequeño o diminuto; boca protráctil; línea lateral débil; aletas pélvicas abdominales o ausentes; principalmente en América tropical, África y Asia, en aguas dulces o salobres; se alimentan principalmente de pequeños animales o plantas; algunos realizan actos de cortejo aparentes. *Cyprinodon macularius,* y otros, peces que viven en el desierto en fuentes, corrientes, y pozos artesianos, desde el sur de Nevada y el sudeste de

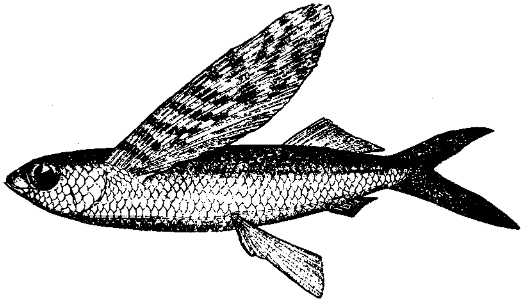


Fig. 30-26 Pez volador (*Cypselurus*, **familia EXOCÉTIDOS**). **Longitud hasta 38 cm.** *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

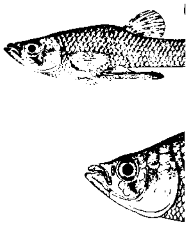


Fig. 30-27 Pez mosq
familia PECÍLIDOS).
(Según Garman, 1895.)

California hasta
nia están amenaz
tes y la introduc
lus heteroclitus,
bres desde Can
fartet, en el Med
PECÍLIDOS (Po
región meridiona
Sudamérica. *Poe*
pinna y otros, m
en acuarios y l
del Amazonas, t
Xiphophorus, pe
affinis, gambusia
criado y trasplar
tir las larvas de
ANABLÉPIDOS (
ojos. *Anableps,*
capaces de visió
agua cuando el p
Centroamérica y

Suborden 3. Ate
ATERÍNIDOS (A
California. Deso
después de la lur
la marea está al
por uno o dos m
depositar los hue
dos quince días,

Superorden 5. Ac
Peces de una ext
costumbres, princi
de ellos la mandí
aletas pélvicas, cua
hacia adelante; las
lados; son comune
escamas ctenoideas

ɔs (Atherinomorpha).
s que se alimentan en
;, salobres y saladas;
ıchos con mandíbula
r parte de las espe-
ı dimorfismo sexual,
ıitales óseos; muchos

ɅAtheriniformes).

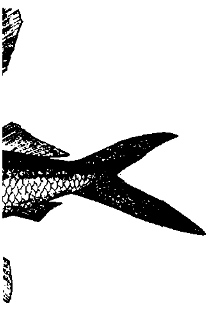
(Exocoetoidei) o *Si-*
). Agujas, peces vola-
de la anal; pectorales
; faríngeos inferiores
ıeso; vejiga natatoria
ıte marinos.
Agujas. *Belone, Stron-*

ɪBERESOCIDAE). *Scom-*

.E). Peces voladores.
álidos, emergen para
ma del agua (fig. 30-
ırus.

deos (Cyprinodontoi-

ɴODONTIDAE). Tamaño
protráctil; línea late-
ıbdominales o ausen-
érica tropical, África
alobres; se alimentan
; animales o plantas;
:ortejo aparentes. *Cy-*
s, peces que viven en
rientes, y pozos arte-
vada y el sudeste de



s, familia EXOCÉTIDOS).
ıan, Guide to fish gallery,

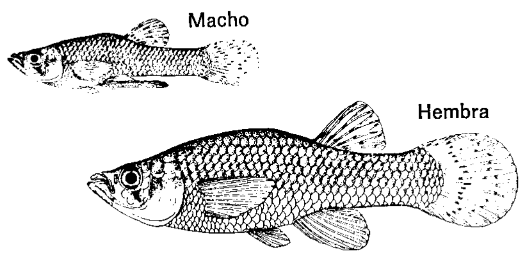


Fig. 30-27 Pez mosquito o gambusia *(Gambusia affinis,* familia **PECÍLIDOS). Aproximadamente su tamaño natural.** *(Según Garman,* 1895.)

California hasta Sonora; las formas de California están amenazadas por el drenaje de las fuentes y la introducción de peces exóticos; *Fundulus heteroclitus,* común en aguas costeras salobres desde Canadá hasta Florida; *Aphanius,* fartet, en el Mediterráneo.

PECÍLIDOS (POECILIIDAE). Vivíparos. Desde la región meridional de los Estados Unidos hasta Sudamérica. *Poecilia reticulata,* guppy; *P. latipinna* y otros, molly, utilizado en todo el mundo en acuarios y laboratorios; *P. formosa,* molly del Amazonas, todas las especies son hembras; *Xiphophorus,* pez cola de espada; *Gambusia affinis,* gambusia (fig. 30-27), en aguas dulces, criado y trasplantado ampliamente para combatir las larvas de mosquito.

ANABLÉPIDOS (ANABLEPIDAE). Peces con cuatro ojos. *Anableps,* ojos divididos horizontalmente, capaces de visión por encima y por debajo del agua cuando el pez nada en la superficie; ríos de Centroamérica y Sudamérica.

Suborden 3. Aterinoideos (Atherinoidei).

ATERÍNIDOS (ATHERINIDAE). *Leuresthes tenuis,* California. Desova en las playas de California después de la luna nueva o la luna llena cuando la marea está alta; las hembras, acompañadas por uno o dos machos, excavan en la arena para depositar los huevos; los jóvenes emergen pasados quince días, en la próxima marea alta.

Superorden 5. Acantopterigios (Acanthopterygii). Peces de una extremada variedad de formas y costumbres, principalmente marinos; en muchos de ellos la mandíbula superior es protráctil; las aletas pélvicas, cuando están presentes, están muy hacia adelante; las pectorales situadas altas en los lados; son comunes las espinas en las aletas y las escamas ctenoideas; unos pocos son vivíparos.

Orden 21. Bericiformes (Beryciformes). Palometas rojas. Aletas pélvicas usualmente con 5 o más radios blandos; aleta caudal con 19 radios principales (17 ramificados); algunos radios espinosos; Cretácico a Reciente; marinos, en su mayoría en aguas profundas. *Holocentrus.*

Orden 22. Zeiformes (Zeiformes). Aleta anal precedida de 1 o 4 espinas que forman aletas separadas; marinos. *Zenopsis ocellata,* john dory de la costa atlántica de América.

Orden 23. Lampridiformes (Lampridiformes). Aletas con radios blandos o la dorsal con 1 o 2 espinas; aleta pélvica con 1 a 17 radios; marinos, en su mayoría oceánicos; algunos de gran tamaño, por lo cual han sido el origen de las leyendas sobre serpientes marinas. *Lampris regius,* luna real; *Trachypterus,* pierrot; *Regalecus glesne,* regaleco, hasta 6 m de longitud.

Orden 24. Gasterosteiformes (Gasterosteiformes). Aleta dorsal con radios espinosos o precedida de 2 o más espinas libres; vejiga natatoria cerrada.

GASTEROSTEIDOS (GASTEROSTEIDAE). Espinosos. Espinas libres delante de la aleta dorsal; boca normal. *Gasterosteus,* espinoso (fig. 30-28), aguas dulces o salobres, el macho construye el nido con palitos y secreciones y luego guarda los huevos.

SINGNÁTIDOS (SYNGNATHIDAE). Aguijones y caballitos de mar. Hocico tubular, chupador; el macho suele tener una bolsa incubadora debajo de la cola y guarda los huevos hasta que emergen las crías; marinos. *Syngnathus,* agujón, alargado, cuerpo cubierto con láminas anulares, aletas diminutas; *Hippocampus,* caballito de mar (fig. 30-29), cabeza grande formando ángulo recto con el cuerpo, nada verticalmente utilizando la aleta dorsal; *Centriscus,* pez trompeta, transparente, nada con la cabeza hacia abajo.

Orden 25. Sinbranquiformes (Synbranchiformes). Parecidos a las anguilas; aletas dorsal y anal sin

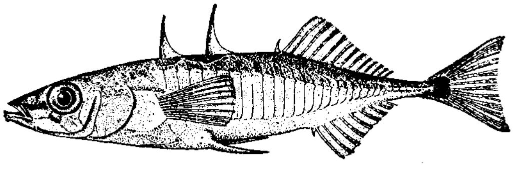


Fig. 30-28 Espinoso *(Gasterosteus aculeatus,* **orden GASTEROSTEIFORMES). Longitud hasta 10 cm.** *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

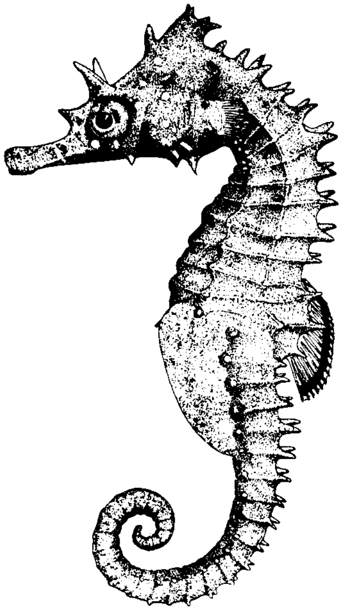


Fig. 30-29 Caballito de mar (*Hippocampus*, orden GASTEROSTEIFORMES). Longitud hasta 15 cm. *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

radios y continuas con la caudal; sin aletas pectorales; aberturas branquiales fusionadas formando una hendidura branquial transversa; África, India y América tropical, en corrientes de agua dulce. *Synbranchus.*

Orden 26. Escorpeniformes (Scorpaeniformes) o *Escleropáreos (Scleroparei).*

Escorpénidos (Scorpaenidae). Escorpenas. Casi siempre a lo largo de las costas marinas; se utilizan como alimento; los filetes se venden con el nombre de «perca oceánica». *Sebastes,* gallineta.

Cótidos (Cottidae). Cotos. Aletas grandes con espinas delgadas y flexibles; en el fondo en aguas someras y en corrientes de agua dulce. *Cottus.*

Orden 27. Pegasiformes (Pegasiformes) o *Hipostómidos (Hypostomides).* Dragones de mar. Pequeños; cuerpo encerrado en una ancha caja ósea, cola encerrada en anillos óseos; mares tropicales del Viejo Mundo. *Pegasus.*

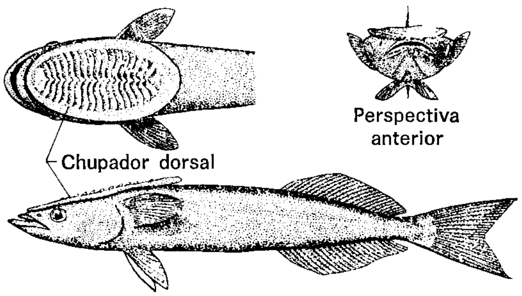


Fig. 30-30 Rémora (*Remora*, familia EQUENEIDOS). Longitud hasta 53 cm. *(Según Norman, Guide to fish gallery, British Museum.)*

Orden 28. Perciformes (Perciformes). Incluye las percas. Por lo general hay espinas en las aletas; pectorales muy hacia arriba en los lados; aletas pélvicas muy hacia adelante, cada una generalmente con una espina y 5 radios blandos; la mandíbula superior suele estar bordeada sólo por la premaxila, que es protráctil; la vejiga natatoria carece de conducto; Cretácico superior a Reciente; en todos los hábitats acuáticos, en aguas saladas y dulces; es el orden más extenso de vertebrados; 18 subórdenes, más de 100 familias, 8000 o más especies; diversidad de formas y costumbres.

Centrárquidos (Centrarchidae). Percas americanas de agua dulce y peces sol. Muchas especies en los Estados del este de los Estados Unidos, muy estimados para la pesca deportiva; algunos han sido trasplantados a los Estados del oeste, a Europa y a Sudáfrica. *Micropterus salmoides,* perca americana; *M. dolomieui,* perca de Dolomieu; *Lepomis,* peces sol; *Pomoxis.*

Pércidos (Percidae). Percas de agua dulce. *Perca flavescens,* perca amarilla; *Etheostoma,* este de los Estados Unidos.

Equeneidos (Echeneidae). Rémoras. Parte superior de la cabeza con un disco adhesivo plano y ovalado (aleta dorsal espinosa modificada), surcado transversalmente, mediante el cual los peces se ad-

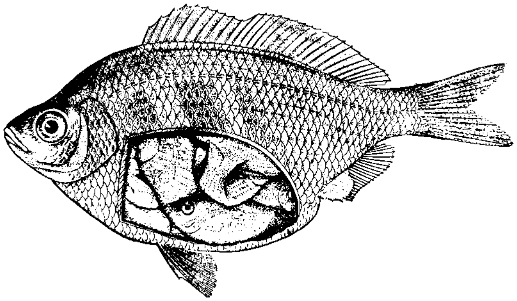


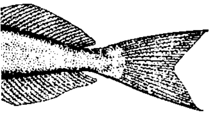
Fig. 30-31 Perca vivípara (*Crymatogaster aggregata*, orden PERCIFORMES, familia EMBIOTÓCIDOS), abierta para mostrar las crías completamente formadas y a punto de nacer. Longitud hasta 13 cm. (*Según Jordan*, 1925.)

---

hieren a tiburones,
a otros objetos sum
aletas son normales
mares cálidos. *Eche*
rémoras aprovechan
esparcido por la sup
pedes y se alimenta
capturadas por ellos.
Embiotócidos (Em
De California al Ja
togaster.
Cíclidos (Cichli
ces importantes com
Unas 800 especies
África.
Mugílidos (Mug
casi sin dientes; en
aguas dulces; unas
portantes como alin
go de las costas.
Esfirénidos (Sp
gados, boca y dient
de longitud; en ma
ne es excelente; no
es considerada a m
Góbidos (Gobida
de poca profundida
mente tropicales; l
nos; unas 1000 esp
mus, anfibio.
Escómbridos (Sc
Scomber scombrus,
(albacoras, bonitos,
de gran tamaño, co
Xífidos (Xiphiid
da. Peces deportivo
mares cálidos.
Istiofóridos (Is
deportivos de gran
lidos.
Mastacembélido
anguliforme; aleta
espinas separadas;
lar sobre un tentá
hocico; aguas dulc
Mastacembelus.

⚹*Orden 29. Pleuro*
o *Heterosomas (He*
métricos, con los
movibles; cuerpo
y anal bordeando e
del fondo, descans

Perspectiva
anterior



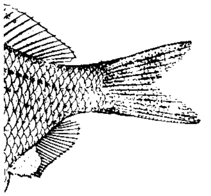
lia **EQUENEIDOS). Longi-**
ı, *Guide to fish gallery,*

ada sólo por la pre-
vejiga natatoria care-
perior a Reciente; en
en aguas saladas y
enso de vertebrados;
familias, 8000 o más
ıs y costumbres.

)AE). Percas america-
.. Muchas especies en
Estados Unidos, muy
rtiva; algunos han si-
s del oeste, a Europa
lmoides, perca ameri-
Dolomieu; *Lepomis,*

ıs de agua dulce. *Per-*
Etheostoma, este de

Rémoras. Parte supe-
adhesivo plano y ova-
modificada), surcado
cual los peces se ad-



ogaster aggregata, **orden**
DOS), abierta para mos-
ıdas y a punto de nacer.
ən, 1925.)

hieren a tiburones, ballenas, marsopas, tortugas y a otros objetos sumergidos en el agua; las demás aletas son normales y se utilizan para la natación; mares cálidos. *Echeneis, Remora* (fig. 30-30). Las rémoras aprovechan el alimento que encuentran esparcido por la superficie del cuerpo de sus huéspedes y se alimentan de fragmentos de las presas capturadas por ellos.

Embiotócidos (Embiotocidae). Percas vivíparas. De California al Japón (figs. 1-1 y 30-31). *Crymatogaster.*

Cíclidos (Cichlidae). *Tilapia, Cichlasoma,* peces importantes como alimento y para los acuarios. Unas 800 especies en la América tropical y en África.

Mugílidos (Mugilidae). Lisas. Cabeza roma, casi sin dientes; en estuarios someros, algunos en aguas dulces; unas 100 especies. *Mugil.* Peces importantes como alimento en los trópicos, a lo largo de las costas.

Esfirénidos (Sphyraenidae). Barracudas. Delgados, boca y dientes grandes; algunos miden 2 m de longitud; en mares cálidos. *Sphyraena,* su carne es excelente; no obstante, la gran *S. barracuda* es considerada a menudo como venenosa.

Góbidos (Gobidae). Gobios. En costas marinas de poca profundidad y en aguas dulces, principalmente tropicales; la mayor familia de peces marinos; unas 1000 especies. *Clevelandia; Periophthalmus,* anfibio.

Escómbridos (Scombridae). Caballas y atunes. *Scomber scombrus,* caballa del Atlántico; atunes (albacoras, bonitos, listados, etc.), marinos, algunos de gran tamaño, comercialmente importantes.

Xífidos (Xiphiidae). *Xiphias gladias,* pez espada. Peces deportivos de gran tamaño, en todos los mares cálidos.

Istiofóridos (Istiophoridae). *Makaira,* peces deportivos de gran tamaño, en todos los mares cálidos.

Mastacembélidos (Mastacembelidae). Cuerpo anguliforme; aleta dorsal precedida de pequeñas espinas separadas; abertura nasal anterior y tubular sobre un tentáculo carnoso en el extremo del hocico; aguas dulces de África y sudeste de Asia. *Mastacembelus.*

Orden 29. Pleuronectiformes (Pleuronectiformes) o *Heterosomas (Heterosomata).* Peces planos. Asimétricos, con los ojos a un lado de la cabeza y movibles; cuerpo muy comprimido; aletas dorsal y anal bordeando el cuerpo (fig. 30-32); habitantes del fondo, descansan sobre un lado, la superficie inferior generalmente sin pigmento; Eoceno superior a Reciente; por lo general marinos, viven en el fondo en aguas costeras; importantes peces comestibles, muy apreciados comercialmente; los muy jóvenes tienen simetría bilateral, pero pronto se ponen sobre un lado y el ojo «inferior» emigra, de modo que ambos ojos quedan situados en la superficie superior. *Hippoglossus,* halibut; *Paralichthys,* platija; *Symphurus,* lenguado; *Achirus.*

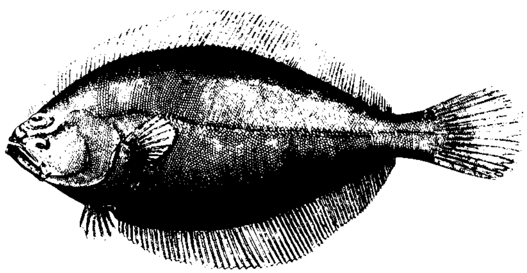


Fig. 30-32 Platija americana *(Hippoglossoides platessoides,* **orden PLEURONECTIFORMES). Longitud hasta 61 cm.** *(Según Goode,* 1884.)

Orden 30. Tetraodontiformes (Tetraodontiformes) o *Plectognatos (Plectognathi).* Peces ballesta, peces cofre, peces erizo, peces luna. Cuerpo de forma variada, algunos globosos, otros hinchados por el agua que engullen; mandíbulas cortas, robustas; los dientes son potentes incisivos o bien están fusionados y forman un pico de bordes afilados; las escamas suelen ser espinosas u óseas; aberturas branquiales pequeñas; mares cálidos. *Balistes,* pez ballesta; *Diodon,* pez erizo; *Lactophrys,* pez cofre; *Mola mola,* pez luna, cuerpo corto, alto y comprimido (fig. 30-1), aletas anal y dorsal grandes, piel correosa, ocasionalmente especímenes de 110 a 180 kg frente a la costa de Nueva York, el mayor de ellos, de casi 3,5 m de longitud y una tonelada de peso, se capturó frente a California.

Bibliografía

Numerosas publicaciones del *Bureau of Sport Fisheries and Wildlife, U.S. Department of the Interior,* tratan de los peces y de las pesquerías de los Estados Unidos y de sus dependencias. Varios departamentos de los diferentes Estados tienen publicaciones sobre los peces de sus respectivos Estados. La revista *Transactions of the American Fisheries Society,* la revista trimestral *Copeia*, y otras, y muchos libros, contienen material sobre peces y pesquerías.

Alexander, R. McN. 1967. Functional design in fishes. Londres, Hutchinson University Library. 160 pp., 16 figs. *Natación, flotación, respiración, alimentación y órganos de los sentidos de los peces.*

American Fisheries Society. 1970. A list of common and scientific names of fishes from the United States and Canada. 3.ª ed. Washington, D. C., American Fisheries Society, Special Publ. Núm. 6, 114 pp. *Incluye un índice de 2131 especies, marinas y de agua dulce.*

Baerends, G. P., y **J. M. Baerends-Van Roon.** 1950. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. Behaviour. Suplemento 1. VII + 242 pp. *Excelente estudio sobre el comportamiento de los peces.*

Breder, C. M., y **D. E. Rosen**, 1966. Modes of reproduction in fishes. Nueva York, Natural History Press. XV + 941 pp. *La reproducción de los peces, desde las lampreas hasta los teleósteos.*

Brett, J. R. 1965. The swimming energetics of salmon. *Sci. Am.*, vol. 213, núm. 2, pp. 80-85. *Los experimentos de laboratorio contribuyen a demostrar cómo el salmón puede nadar cientos de kilómetros sin alimentarse para desovar.*

Bullock, T. J. 1973. Seeing the world through a new sense: Electroreception in fish. *Am. Sci.*, vol. 61, pp. 316-325.

Carey, F. G. 1973. Fishes with warm bodies. *Sci. Am.*, vol. 228, núm. 2, pp. 36-44. *El sistema de contracorriente de las arterias y las venas conserva el calor del metabolismo para aumentar la potencia de los músculos empleados en la natación del atún y el cailón.*

Fuhrman, F. A. 1967. Tetrodotoxin. *Sci. Am.*, vol. 217, núm. 2, pp. 60-71. *Un potente veneno nervioso que se encuentra en los peces tetrodóntidos y en los sapos.*

Gosline, W. A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. Honolulú, University of Hawaii Press. IX + 208 pp. *Cambios evolutivos en la morfología y su relación para la clasificación de los teleósteos.*

Grassé, P.-P. (dir.). 1958. Traité de zoologie. Vol. 13, 3 partes. Agnathes et poissons. París, Masson et Cie. 2758 pp., 6 láms., 1889 figs. *Estructura, fisiología, hábitos y ciclos biológicos, registro fósil, clasificación; mucha bibliografía.*

Greenwood, P. H., y otros. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. Nueva York, *American Museum of Natural History Bulletin*, vol. 131, art. 4, pp. 341-455, 32 mapas, 9 figs. *Principales tendencias filéticas en los peces teleósteos, basadas primordialmente en las formas vivientes.*

Grundfest, H. 1960. Electric fishes. *Sci. Am.*, vol. 203, núm. 4, pp. 115-124. *Un cierto número de peces producen corrientes eléctricas para atacar, defenderse y nadar.*

Hasler, A. D. 1966. Underwater guideposts, homing of salmon. Madison, The University of Wisconsin Press. 155 pp.

Herald, E. S. 1961. Living fishes of the world. Garden City, N.Y., Doubleday & Co., Inc. 304 pp., 300 fotos, incl. 145 en color.

Hoar, W. S., y **D. J. Randall.** 1969-1970. Fish physiology. Nueva York, Academic Press, Inc. 1969. Vol. 1, Excretion, ionic regulation, and metabolism, 465 pp. 1969. Vol. 2, The endocrine system, 446 pp. 1969. Vol. 3, Reproduction and growth: bioluminescence, pigments and poisons, 485 pp. 1970. Vol. 4, The nervous system, circulation, and respiration, 532 pp. 1971. Vol. 5, Sensory systems and electric organs, 600 pp. 1971. Vol. 6, Environmental relations and behavior, 559 pp.

Ivlev, V. S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Traducido del ruso por Douglas Scott. New Haven, Yale University Press. VIII + 302 pp. *Análisis clásico de los factores que determinan que un pez se alimente.*

Johansen, K. 1968. Air-breathing fishes. *Sci. Am.*, vol. 219, núm. 4, pp. 101-111.

Lagler, K. F., **J. E. Bardach**, y **R. R. Miller.** 1976. Ichthyology. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. Ilus. *Grupos principales de peces, estructura y fisiología, reproducción, genética y evolución, nomenclatura, ecología y zoogeografía.*

Leggett, W. C. 1973. The migrations of the shad. *Sci. Am.*, vol. 228, núm. 3, pp. 92-98. *Un importante pez alimenticio emigra entre el mar y sus terrenos de desove guiado al parecer por la temperatura.*

Limbaugh, C. 1961. Cleaning symbiosis. *Sci. Am.*, vol. 205, núm. 2, pp. 42-49. *Muchos organismos marinos viven limpiando a otros organismos marinos o se benefician al ser limpiados.*

Lissmann, H. W. 1963. Electric location by fishes. *Sci. Am.*, vol. 208, núm. 3, pp. 50-59. *Algunos peces producen un campo eléctrico débil para «ver» los objetos en el agua.*

Love, M. S., y **G. M. Cailliet.** 1978. The biology of fishes: Readings in ichthyology. Los Ángeles, Goodyear Press. *Gran selección de artículos que abordan todos los aspectos de la ictiología.*

Lüling, K. H. 1963. The archer fish. *Sci. Am.*, vol. 209, núm. 1, pp. 100-108. *Un pez del sudeste de Asia que derriba a los insectos con un chorro de agua que arrojan por la boca.*

Marshall, N. B. 1966. The life of fishes. London, Weidenfield and Nicolson. 402 pp., 43 ilus., 86 figs. Vuelto a publicar en 1970 por Universe Books, Nueva York. *Biología de los peces; se trata especialmente de sus adaptaciones a los diversos hábitats.*

———. 1971. Explorations in the life of fishes. Harvard Books in Biology, núm. 7. Cambridge Mass.,

---

Harvard University
la biología y la m
Millot, J. 1955. The
núm. 6, pp. 34-39.
tivas y su biologí
Nelson, J. S. 1976.
John Wiley & Sons
sistemático de los
Nikol'skii, G. V. 19
Traducido del rus
Scientific Translati
Exposición sistem
cartilaginosos y p
formas fósiles; se
yoría de las famil
tudian brevemente
cétera; bibliograf
idiomas.
———. 1963. The ec
demic Pres, Inc. X
Norman, J. R. 1975.

número de peces pro-
ara atacar, defenderse

guideposts, homing of
iversity of Wisconsin

s of the world. Garden
Inc. 304 pp., 300 fotos,

1969-1970. Fish physiol-
Press, Inc. 1969. Vol.
, and metabolism, 465
crine system, 446 pp.
nd growth: biolumines-
s, 485 pp. 1970. Vol. 4,
ation, and respiration,
y systems and electric
6, Environmental rela-

l ecology of the feed-
ruso por Douglas Scott.
Press. VIII + 302 pp.
ctores que determinan

g fishes. *Sci. Am.*, vol.

R. R. Miller. 1976. Ich-
Wiley & Sons, Inc. Ilus.
s, estructura y fisiolo-
y evolución, nomencla-
a.

ations of the shad. *Sci.*
-98. *Un importante pez*
mar y sus terrenos de
r la temperatura.

ymbiosis. *Sci. Am.*, vol.
chos organismos mari-
organismos marinos o
os.

location by fishes. *Sci.*
50-59. *Algunos peces*
o débil para «ver» los

. 1978. The biology of
gy. Los Ángeles, Good-
de artículos que abor-
la ictiología.

fish. *Sci. Am.*, vol. 209,
z del sudeste de Asia
con un chorro de agua

of fishes. London, Wei-
pp., 43 ilus., 86 figs.
r Universe Books, Nue-
ces; se trata especial-
a los diversos hábitats.

the life of fishes. Har-
. 7. Cambridge Mass.,

Harvard University Press. 204 pp. *Ensayos sobre la biología y la morfología funcional de los peces.*

Millot, J. 1955. The coelacanth. *Sci. Am.*, vol. 193, núm. 6, pp. 34-39. *Estudio de sus relaciones evolutivas y su biología.*

Nelson, J. S. 1976. Fishes of the world. Nueva York, John Wiley & Sons Inc. XIII + 416 pp. *Tratamiento sistemático de los principales grupos de peces.*

Nikol'skii, G. V. 1961. Special ichthyology. 2.ª ed. Traducido del ruso, Jerusalén, Israel Program for Scientific Translations, Ltd. 11 + 538 pp., 312 figs. *Exposición sistemática de los ciclóstomos, peces cartilaginosos y peces óseos, con inclusión de las formas fósiles; se indican los caracteres de la mayoría de las familias y grupos principales y se estudian brevemente los hábitos de alimentación, etcétera; bibliografía de obras en ruso y en otros idiomas.*

———. 1963. The ecology of fishes. Nueva York, Academic Pres, Inc. XV + 352 pp., 140 figs.

Norman, J. R. 1975. A history of fishes. 3.ª ed. P. H. Greewood (dir.). Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XXIV + 467 pp. *Excelente informe general sobre la biología de los peces.*

Rudd, J. T. 1965. The ice fish. *Sci. Am.*, vol. 213, núm. 5, pp. 108-114. *Una familia de peces casi transparentes del Antártico carece de glóbulos rojos y de hemoglobina.*

Scientific American offprint reader in ichthyology. Introducción de George W. Barlow. San Francisco, W. H. Freeman and Co. *Selección de artículos sobre los peces procedente de Scientific American.*

Shaw, E. 1962. The schooling of fishes. *Sci. Am.*, vol. 206, núm. 6, pp. 128-138. *El modo en que los peces mantienen la orientación paralela constante que caracteriza a los bancos de peces.*

Todd, J. H. 1971. The chemical languages of fishes. *Sci. Am.*, vol. 224, núm. 5, pp. 98-108. *Los peces gato emplean feromonas y un penetrante sentido del olfato en sus interacciones sociales.*

Young, J. Z. 1977. La vida de los vertebrados. 2.ª ed. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 750 pp., ilus.

31

Clase Anfibios

Los ANFIBIOS comprenden las salamandras (orden CAUDADOS), los sapos y ranas (orden ANUROS), las cecilias tropicales ápodas (Orden GIMNOFIONES) y varias formas fósiles a partir del Devónico. El nombre de la clase (Gr. *amphi,* doble + *bios,* vida) indica, apropiadamente, que la mayor parte de las especies vivientes habitan parcialmente en el agua dulce y parcialmente en tierra. Tanto en la estructura como en las funciones los anfibios son intermedios entre los peces y los reptiles y constituyen el primer grupo de cordados que vive fuera del agua. Varios rasgos «nuevos» los hacen aptos para la vida terrestre, como las patas, los pulmones, las fosas nasales comunicadas con la cavidad bucal y los órganos de los sentidos que pueden funcionar en el agua y fuera de ella. Los anfibios son importantes depredadores de insectos y de otros invertebrados pequeños, y muchos son los principales depredadores de las pequeñas aberturas húmedas que se encuentran en los troncos putrefactos, bajo las piedras y la corteza, del lecho de hojas y del suelo. Son importantes en el ciclo alimentario que se establece entre las aguas dulces y los medios terrestres elevados; los elementos nutritivos (de charcas) son incorporados a su estructura larvaria y son transportados a tierra por la dispersión y muerte de los animales transformados. Los anfibios sirven de alimento a varios vertebrados, incluido el hombre y unas pocas especies se emplean para la enseñanza de la biología y la investigación.

31-1 Características

1 Piel húmeda y glandular; sin escamas externas.

2 Dos pares de patas para andar o nadar (sin aletas pares); 4 o 5 dedos o menos (las cecilias sin patas y los SIRÉNIDOS sin patas posteriores); las aletas medias carecen de radios.

3 Dos fosas nasales en comunicación con la boca y provistas de válvulas para impedir la entrada del agua y contribuir a la respiración pulmonar; los ojos frecuentemente con párpados móviles; tímpano externo en las ranas y sapos; la boca suele poseer finos dientes; lengua a menudo protráctil.

4 Esqueleto en gran parte óseo; cráneo con dos cóndilos occipitales; costillas, si existen, no articuladas con el esternón.

5 Corazón de 3 cámaras, 2 aurículas y un ventrículo, pero el septo de la aurícula es incom-

pleto en las sala
ción pulmonar o
res de arcos aórti
ovales.

6 Respiración por
o por la mucosa
en combinación;
existen branquias
cuerdas vocales.

7 Del encéfalo sal
neales.

8 Excreción por ri
el principal des
viduos transform

9 Temperatura de
mos).

10 Fecundación ext
parte ovíparos;
vueltos en una
ción holoblástic
nas extraembrio
larvaria acuátic
adulta.

Los ANFIBIOS so
terrestres más prim
patas). Indudablem
tepasado pisciform
nico. La transición
1) la modificación
por tierra, conserv
2) desarrollo de p
3) cambios en la p
4) mayor importan
que suele ir acon
branquias en los
ma circulatorio p
por pulmones y p
tabolismo y la exc
trogenados menos
órganos de los se
y en el agua. En l
fibios y en las sala
quias durante toda
aórticos como en
morfosis, las dem
nas y las cecilias s
los reptiles. El cr
ple y tiene menos
los músculos de l
cados que los de
Algunos labirint
los antepasados d

pleto en las salamandras, que carecen de función pulmonar o está muy reducida; 1 (o 3) pares de arcos aórticos glóbulos rojos nucleados y ovales.

6 Respiración por branquias, pulmones, cutánea o por la mucosa de la boca, separadamente o en combinación; en algunas fases de la vida existen branquias; en los sapos y las ranas hay cuerdas vocales.
7 Del encéfalo salen diez pares de nervios craneales.
8 Excreción por riñones mesonéfricos; la urea es el principal desecho nitrogenado de los individuos transformados.
9 Temperatura del cuerpo variable (poiquilotermos).
10 Fecundación externa o interna; en su mayor parte ovíparos; huevos con algo de vitelo y envueltos en una cubierta gelatinosa; segmentación holoblástica pero desigual; sin membranas extraembrionarias; suelen tener una fase larvaria acuática con metamorfosis a la forma adulta.

Los ANFIBIOS son los TETRÁPODOS o vertebrados terrestres más primitivos (Gr. *tetra,* cuatro+*podos,* patas). Indudablemente se originaron de algún antepasado pisciforme, posiblemente en el Devónico. La transición del agua a la tierra implicó: 1) la modificación del cuerpo para desplazarse por tierra, conservando la capacidad para nadar; 2) desarrollo de patas en lugar de aletas pares; 3) cambios en la piel para facilitar la respiración; 4) mayor importancia de la respiración pulmonar que suele ir acompañada por la pérdida de las branquias en los adultos; 5) cambios en el sistema circulatorio para hacer posible la respiración por pulmones y por la piel, 6) cambios en el metabolismo y la excreción para formar desechos nitrogenados menos tóxicos, y 7) la adquisición de órganos de los sentidos que funcionen en el aire y en el agua. En las larvas jóvenes de todos los anfibios y en las salamandras que conservan las branquias durante toda la vida existen numerosos arcos aórticos como en los peces. Después de la metamorfosis, las demás salamandras, los sapos, las ranas y las cecilias sólo poseen un par de arcos, como los reptiles. El cráneo de los anfibios es más simple y tiene menos huesos que el de los peces, pero los músculos de las extremidades son más complicados que los de las aletas laterales de los peces. Algunos labirintodóntidos fósiles primitivos son los antepasados de los reptiles más antiguos y, por consiguiente, de todos los vertebrados terrestres superiores.

Las salamandras tienen la cabeza y el cuello diferenciados, el tronco largo y cilíndrico o deprimido y las ranas tienen la cabeza y el tronco unidos en un ancho cuerpo deprimido. sin cuello ni cola, extremidades anteriores pequeñas, posteriores largas y los tímpanos al descubierto. Las cecilias son ápodas y vermiformes y su piel contiene pequeñas escamas internas (fig. 31-1).

31-2 Evolución

Los pulmones y las aletas lobuladas del pez crosopterigio típico fueron rasgos clave en la transición de los vertebrados del agua a tierra firme. La respiración pulmonar alcanzó una mayor importancia cuando el adulto perdió las branquias al acceder a la vida terrestre, y esta respiración se vio aumentada por la conversión de la piel escamosa del pez en la fina membrana respiratoria dérmica del anfibio. Para esto fue necesaria la pérdida de las escamas, un aumento del componente acuoso de la secreción dérmica y los cambios más importantes del sistema circulatorio. Apareció por vez primera la separación del flujo sanguíneo pulmonar y sistemático característico de todos los tetrápodos. Los arcos aórticos que pasaban entre las branquias fueron eliminados a excepción del último, empleado para el paso de la sangre a los pulmones, y el cuarto, utilizado para transportar la sangre al cuerpo. La división del corazón en cuatro cámaras para acomodarse al doble «flujo» sanguíneo se inició en los anfibios, pero no se completó.

Las aletas lobuladas, con su recio soporte esquelético, se modificaron dando lugar a las extremidades. En esta temprana fase de la evolución de las extremidades, el codo y la rodilla se movían hacia adelante y hacia atrás en un arco horizontal y los pies estaban situados fuera del cuerpo, como en las salamandras vivientes y en los reptiles provistos de extremidades. Se conservaron los movimientos ondulatorios laterales característicos de los peces (excepto en las ranas) al igual que los músculos segmentarios del tronco y la cola que impulsaban estos movimientos.

La vida terrestre presentaba la amenaza de la desecación y riesgos mayores ante los extremos térmicos. Pero también existía una mayor oportunidad para adaptarse a temperaturas más elevadas con la ventaja competitiva de un mayor ritmo

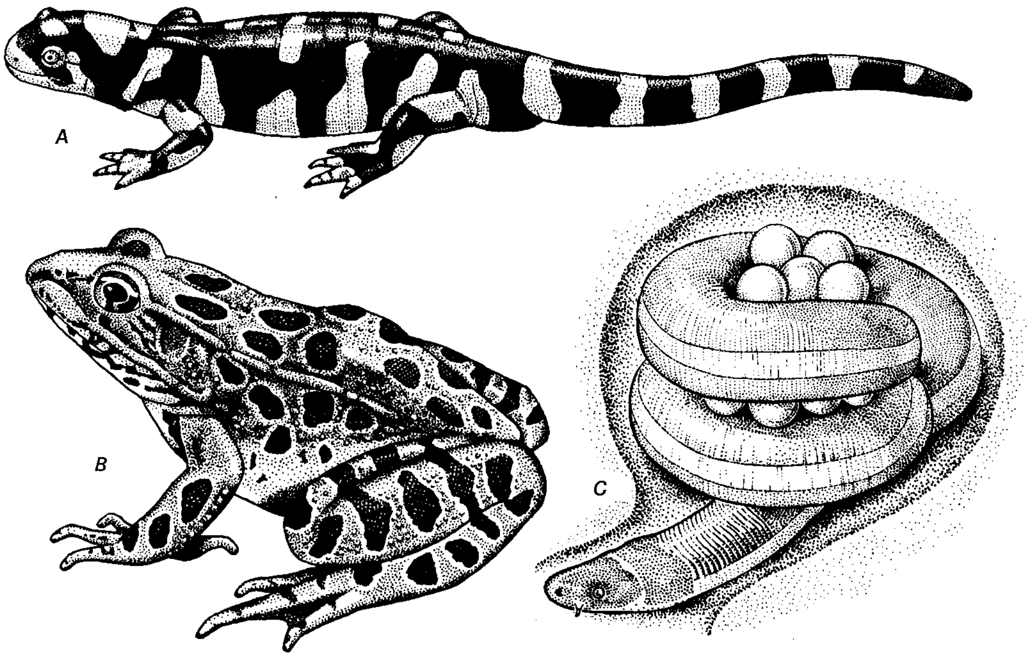


Fig. 31-1 Anfibios representativos (Clase ANFIBIOS). *A.* Salamandra tigrada *(Ambystoma tigrinum,* subespecie *mavortium,* Orden CAUDADOS). *B.* Rana leopardo *(Rana pipiens,* Orden ANUROS). *C.* Una cecilia tropical, anfibio ápodo *(Ichthyophis glutinosus,* Orden GIMNOFIONES).

metabólico, que condujo, a través de los reptiles, a los peces y mamíferos endotermos. No obstante, la adaptación a ambientes secos y cálidos estaba limitada por el papel respiratorio de la piel y por su función de mantener los niveles de agua en el cuerpo mediante la absorción cutánea del agua.

De piel blanda, pequeños y desprovistos de ordinario de elementos tales como espinas, garras y dientes agudos, los anfibios desarrollaron un elaborado sistema de glándulas cutáneas secretoras de veneno como protección contra los depredadores.

La vida terrestre hacía necesario un cambio en la excreción de los desechos nitrogenados. Es probable que los antiguos crosopterigios excretaran principalmente amoníaco, como los peces actuales de agua dulce y las larvas de los anfibios. El amoníaco es tóxico, pero puede descargarse y disiparse con rapidez cuando el agua es abundante. No obstante, en la tierra, al ser necesaria la conservación del agua, la excreción de los desechos nitrogenados derivó hacia un producto menos tóxico, la urea.

La evolución de una lengua muscular, rápida, viscosa y protráctil, empleada fundamentalmente en la captura de presas, se vio favorecida por la vida terrestre. Su esqueleto se derivó de la armazón hioidea que sostenía las branquias y la garganta del pez. La densidad del agua era un impedimento para su desarrollo en el agua.

Frente a la desecación y a las partículas llevadas por el aire se desarrollaron glándulas y párpados móviles para la lubrificación, limpieza y protección de los ojos, y un conducto lacrimal para eliminar la secreción superflua. El tímpano se formó por la extensión de una membrana situada a través del lugar donde se hallaba el espiráculo del pez, y el hueso transmisor de los sonidos, la columela, se originó a partir del hueso hiomandibular de la articulación de la mandíbula del pez. Esto posibilitó la amplificación de los débiles sonidos transmitidos por el aire. La liberación de este hueso fue posible gracias al robustecimiento de las comunicaciones entre las mandíbulas y el cráneo. El oído mejoró al convertirse la voz en un importante método de comunicación en los vertebrados. El sistema de la línea lateral del pez (pár. 30-12) se conservó en los anfibios acuáticos. Los anfibios antiguos estaban provistos de fosas nasales internas que comunicaban las cámaras olfativas con la cavidad bucal, herencia de sus antepasados de

aletas lobuladas. L
ras, probablemente
acuáticas, movían e
mación sensorial ol
fatorio mediante p
tierra, los mismos
formación sensorial
la nariz. Los órgano
mero en los anfibios
conductos nasales y
área especial asocia
Responden a la inf
la boca y de la na
los sentidos del olfa
tico están bañados
nariz mediante los
obstante, en las sa
tidas la información
llega a la nariz a tr
(únicos de esta fami
surco fino, sin cilios,
de del labio superio
agua es transportada
capilares cuando est
contra el suelo.

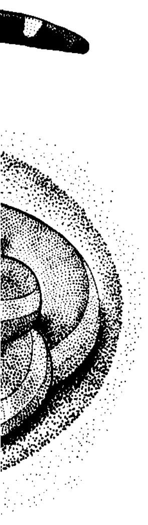
Pese a sus muchas
tre, los anfibios, co
su expansión a los
de la respiración c
producir una orina
podido desarrollar
ción.

31-3 Tamaño

La mayoría de las
centímetros de lon

t

Fig. 31-2



ma tigrinum,
NUROS). C.

e derivó de la arma-
branquias y la gar-
lel agua era un impe-
n el agua.
a las partículas lleva-
ron glándulas y pár-
rificación, limpieza y
conducto lacrimal pa-
erflua. El tímpano se
na membrana situada
hallaba el espiráculo
or de los sonidos, la
del hueso hiomandi-
a mandíbula del pez.
ón de los débiles so-
. La liberación de este
robustecimiento de las
ndíbulas y el cráneo.
la voz en un impor-
ón en los vertebrados.
1 del pez (pár. 30-12)
acuáticos. Los anfibios
de fosas nasales inter-
cámaras olfativas con
de sus antepasados de

aletas lobuladas. Las formas acuáticas predecesoras, probablemente igual que las descendientes acuáticas, movían el agua que transportaba información sensorial olfatoria a través del epitelio olfatorio mediante pulsaciones de la garganta. En tierra, los mismos movimientos transportan la información sensorial llevada por el aire a través de la nariz. Los órganos de Jacobson aparecieron primero en los anfibios. Se abren en el interior de los conductos nasales y están inervados a partir de una área especial asociada con los lóbulos olfatorios. Responden a la información sensorial química de la boca y de la nariz y parecen ser accesorios de los sentidos del olfato y el gusto. En el medio acuático están bañados por el agua que penetra en la nariz mediante los movimientos de la garganta. No obstante, en las salamandras terrestres pletodóntidas la información sensorial aportada por el agua llega a la nariz a través de los surcos nasolabiales (únicos de esta familia). El surco nasolabial es un surco fino, sin cilios, que se extiende desde el borde del labio superior hasta las fosas nasales, y el agua es transportada a la nariz por la acción de los capilares cuando estos animales dan con el hocico contra el suelo.

Pese a sus muchas adaptaciones a la vida terrestre, los anfibios, como grupo, han visto limitada su expansión a los ambientes secos por depender de la respiración cutánea, por su incapacidad de producir una orina concentrada y por no haber podido desarrollar huevos resistentes a la desecación.

31-3 Tamaño

La mayoría de las salamandras tienen de 8 a 20 centímetros de longitud. La salamandra gigante *Andrias (Megalobatrachus) japonicus* alcanza 150 centímetros, mientras que una salamandra mexicana *(Thorius pennatulus)* solamente mide 4 cm de longitud. La rana goliat *(Conraua goliath)* del Camerún (África) alcanza 30 cm de longitud entre la cabeza y el cuerpo mientras que un sapo de Cuba *(Smithillus limbatus)* mide sólo 1 cm en la fase adulta. La mayor parte de los sapos y ranas tienen de 5 a 15 cm de longitud, y las cecilias de 10 a 75 cm.

Estructura de un anfibio: la rana [1]

31-4 Rasgos externos

La **piel** es blanda, lisa y húmeda. En la cabeza (fig. 31-2) se halla una **boca** amplia, dos **orificios nasales externos,** grandes **ojos** esféricos y, detrás de cada ojo, una **membrana timpánica.** Cada ojo posee un **párpado** superior opaco y carnoso y otro inferior, menor. A continuación del párpado inferior y plegado detrás de éste cuando está en reposo, existe una porción transparente que se asemeja funcionalmente a la membrana nictitante de los vertebrados superiores. Se mueve hacia arriba sobre el globo ocular y lo mantiene húmedo en el aire y protege al ojo de lesiones. En el extremo posterior del cuerpo se halla el **ano** o **abertura cloacal** por la que salen los residuos de la digestión, la orina y los óvulos o espermatozoides. En la parte media del cuerpo se encuentra la **prominencia sacra,**

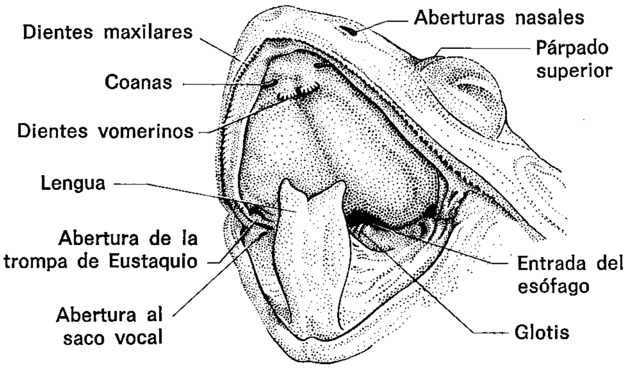


Fig. 31-2 Cabeza de una rana toro macho.

---

[1] La siguiente descripción se aplica a muchas especies comunes.

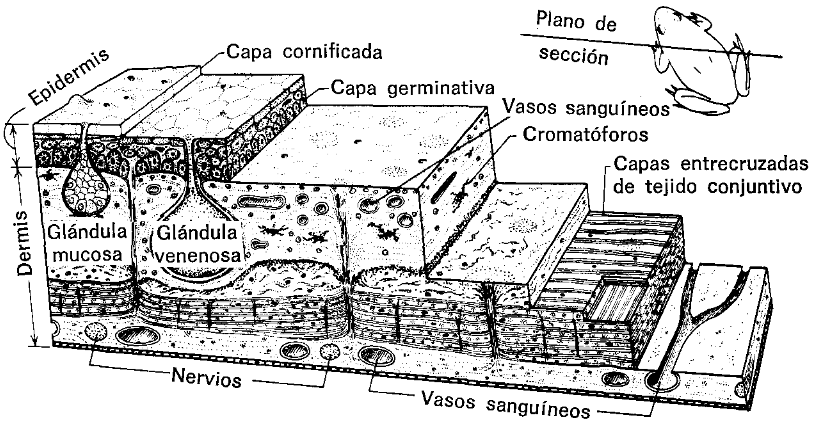


Fig. 31-3 La piel de la rana. Estereograma aumentado que muestra las capas celulares, fibras, glándulas y otros detalles (compárese con la fig. 4-1, piel humana). El corte de la sección se ha hecho según un ángulo de 45° con el eje principal del cuerpo, como se indica en la pequeña figura de la parte superior.

en la que la cintura pélvica se articula con el sacro.

La corta **pata anterior** (brazo) consta de brazo superior, antebrazo, muñeca y mano; esta última posee cuatro dedos y un pulgar rudimentario (figura 31-5). El dedo más interno (2 en la fig. 31-5), que de ordinario se denomina «pulgar», está engrosado en los machos, en especial en la estación reproductora. La **pata posterior** comprende el muslo, la pierna inferior, el tobillo (región tarsiana) y cinco dedos alargados unidos por una membrana interdigital ancha y delgada. Las palmas de las manos y las plantas de los pies están provistas de tubérculos cornificados que protegen al pie de la abrasión y permiten su desplazamiento por superficies húmedas y resbaladizas.

31-5 Cubierta del cuerpo

La piel es glandular y está muy vascularizada (figura 31-3). Las numerosas y pequeñas **glándulas mucosas** secretan un líquido acuoso e incoloro que conserva a la piel húmeda —esencial para la respiración por la piel— y resbaladiza, lo cual protege a estos animales de los depredadores. Más escasas y mayores son las **glándulas venenosas,** que vierten una secreción espesa, blancuzca, granular y alcaloidal que también protege al animal de los depredadores. Cada glándula es ovoidal y la secreción se acumula en una cavidad central de la cual puede ser expulsada a través de un conducto por la acción de las fibras musculares circundantes. A diferencia de los demás vertebrados, la piel de la rana está unida al cuerpo sólo a lo largo de algunas líneas. Su flexibilidad y su superficie mucosa le permiten a menudo escurrirse de las garras de los enemigos. Cada mes apoximadamente, durante el período activo de la rana, se forma una nueva capa por debajo de la vieja y se produce la muda: la piel se rompe por el dorso, y la rana la desprende entera con las «manos» y la ingiere generalmente. Al parecer, el nivel de hormona tiroidea en circulación rige la periodicidad de la muda.

En los anfibios, la coloración puede ser ocultante o brillante y coloreada. El modelo básico es fijo en la mayoría de las especies, pero en otras se producen grandes cambios en la coloración en condiciones ambientales y fisiológicas diferentes.

En las ranas leopardo y en otras, tres clases de cromatóforos forman un sistema responsable de los cambios de color (fig. 31-4). Justamente debajo de la epidermis se hallan los xantóforos; sólo ellos son los que dan un matiz amarillento. Inmediatamente debajo están los iridóforos, con orgánulos reflectores de luz que producen la dispersión de la misma: azul Tyndall, un color estructural. Éste, filtrado por el color amarillo de encima, da por resultado el color verde de la piel. Los melanóforos negros son células muy ramificadas debajo de los iridóforos y alrededor de ellos, con proyecciones digitiformes que se extienden entre los iridóforos y los xantóforos. La piel se oscurece cuando los gránulos de melanina se desplazan hacia fuera desde el cuerpo celular hacia las ramificaciones y

---

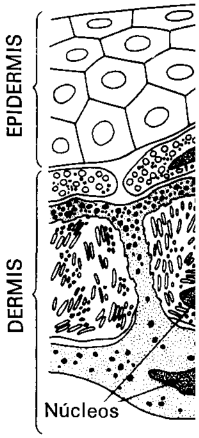


Fig. 31-4 Sección tr rana arborícola ameri un estadio adaptado a 1968.)

oscurecen los irid mona pituitaria, p nina y la contrac miento inverso de miento de la piel.

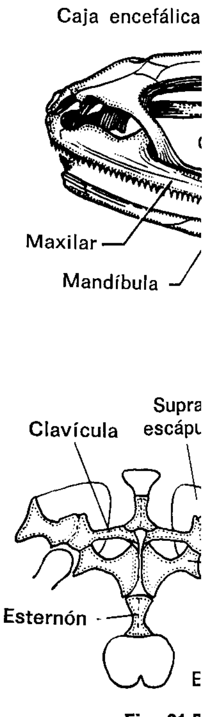


Fig. 31-5

as
o

ares, fibras,
cción se ha
queña figura

s vertebrados, la piel
oo sólo a lo largo de
y su superficie mu-
currirse de las garras
apoximadamente, du-
rana, se forma una
vieja y se produce la
el dorso, y la rana la
nanos» y la ingiere
nivel de hormona ti-
a periodicidad de la

ción puede ser ocul-
El modelo básico es
pecies, pero en otras
en la coloración en
ológicas diferentes.
otras, tres clases de
tema responsable de
4). Justamente debajo
cantóforos; sólo ellos
marillento. Inmediata-
foros, con orgánulos
cen la dispersión de
olor estructural. Éste,
de encima, da por
a piel. Los melanófo-
amificadas debajo de
ellos, con proyeccio-
nden entre los iridó-
l se oscurece cuando
lesplazan hacia fuera
las ramificaciones y

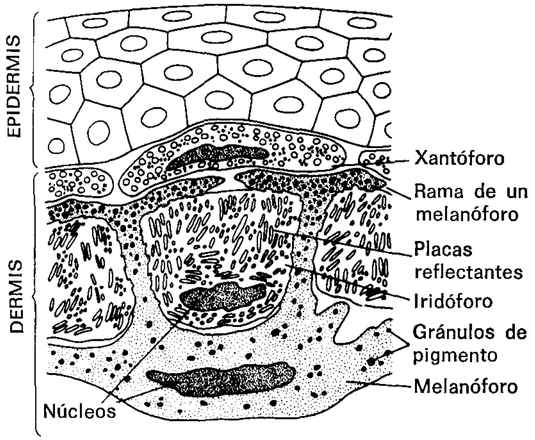

EPIDERMIS
DERMIS
Xantóforo
Rama de un melanóforo
Placas reflectantes
Iridóforo
Gránulos de pigmento
Melanóforo
Núcleos

Fig. 31-4 Sección transversal de la piel de *Hyla cinerea,* **rana arborícola americana, que muestra un cromatóforo en un estadio adaptado a un fondo oscuro.** *(De Bagnara y otros,* 1968.)

oscurecen los iridóforos. La intermedina, una hormona pituitaria, provoca la dispersión de la melanina y la contracción de los iridóforos. Un movimiento inverso de los dos produce el empalidecimiento de la piel. Las diversas especies de anfibios difieren en cuanto a los detalles en la pigmentación. El pigmento oscuro de la epidermis suele ser escaso en los anfibios que cambian de color, puesto que una capa gruesa taparía los pigmentos subyacentes.

31-6 Esqueleto y músculos

El cráneo es ancho y plano, la caja craneana, estrecha y las órbitas, grandes (fig. 31-5). Los dientes de la rana se presentan sólo en la mandíbula superior. La columna vertebral consta de nueve **vértebras** y un largo y delgado **urostilo** formado por vértebras fusionadas. El urostilo contribuye a afirmar la parte inferior del dorso. Esta rigidez es necesaria para la transmisión efectiva a toda la masa corporal de la fuerza producida por las patas posteriores al saltar. La columna vertebral es corta, poco flexible (excepto en el sacro), por lo que difiere de la mayoría de los vertebrados. Las ranas carecen de costillas.

La **cintura escapular** es una armazón en forma de U que rodea al tórax, protege a los órganos que se hallan en su interior y constituye un soporte para los miembros anteriores; está unida a las vér-

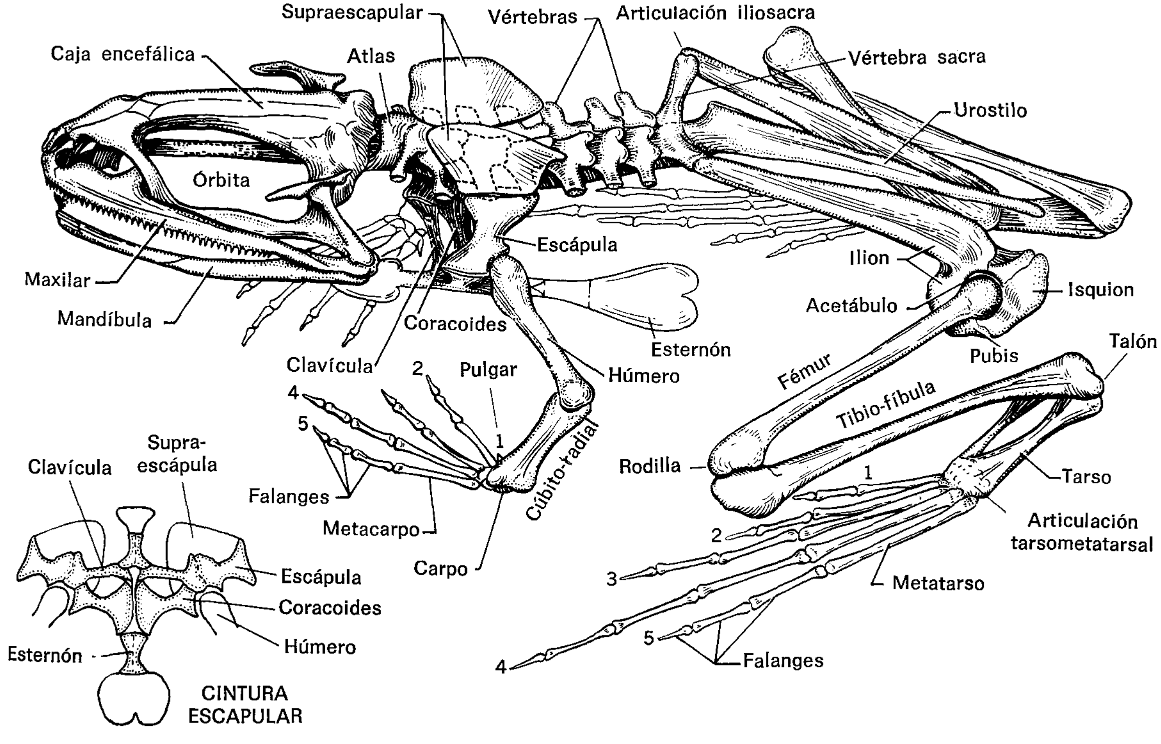

Supraescapular
Vértebras
Articulación iliosacra
Caja encefálica
Atlas
Vértebra sacra
Urostilo
Órbita
Escápula
Ilion
Isquion
Acetábulo
Maxilar
Mandíbula
Coracoides
Esternón
Pubis
Talón
Clavícula
2
Pulgar
Húmero
Fémur
Tibio-fíbula
4
5
1
Cúbito-radial
Rodilla
Tarso
1
Supra-
escápula
Clavícula
Falanges
Articulación tarsometatarsal
Metacarpo
2
Carpo
3
Metatarso
Escápula
Coracoides
Húmero
5
Falanges
4
Esternón
CINTURA ESCAPULAR

Fig. 31-5 Esqueleto de la rana toro.

tebras por músculos (fig. 31-5). La supraescápula y partes del esternón son cartilaginosas. En el límite entre la escápula y el coracoides se encuentra una depresión somera (cavidad glenoidea), en la que se articula la cabeza del húmero. La **cintura pélvica** es una armazón rígida y estrecha, en forma de V, que articula los miembros posteriores con la columna vertebral y transmite al cuerpo los movimientos de los miembros posteriores durante la locomoción. La cabeza del fémur se articula en una fosa en forma de copa, el **acetábulo.** Cada ilion es paralelo al urostilo y su extremo anterior se une a una robusta apófisis transversal situada en la novena vértebra (sacra).

En las larvas jóvenes de rana, el esqueleto está formado enteramente por **cartílago,** pero posteriormente muchas partes se convierten en hueso (párrafo 3-14). El cartílago persiste en los extremos de los huesos de los miembros para formar superficies articulares suaves y en algunas partes del cráneo y de las cinturas de las extremidades.

La rana presenta mayor desarrollo de los músculos de las extremidades locomotoras y mayor diferenciación de los músculos del tronco que los peces. Los músculos están bien definidos por primera vez y pueden reconocerse individualmente. El notable desarrollo de los músculos no segmentarios es necesario para el desplazamiento de la rana en tierra. Los músculos de las extremidades posteriores son potentes y alargados, están adaptados para saltar y nadar. Durante la época reproductora, los de las extremidades anteriores de los machos se ensanchan y contribuyen a mantener sujeta a la hembra durante el amplexo.

31-7 Sistema digestivo

Los pequeños animales de los que se alimenta la rana son lubricados por el mucus secretado en la boca (las ranas carecen de glándulas salivales y pasan a través de la **faringe** y el **esófago** para entrar en el estómago.

Los enzimas digestivos del estómago y del intestino de la rana comprenden proteasas, que actúan sobre las proteínas, lipasas, que actúan sobre las grasas, y maltasa y otros enzimas que actúan sobre los almidones. El ácido clorhídrico secretado en el estómago activa a ciertos enzimas digestivos. En el estómago puede producirse alguna absorción, pero la mayor parte del contenido, mezclado y finamente dividido entre en el **intestino delgado.** El hígado y el páncreas vierten sus secreciones en el intestino delgado, además de las glándulas que se encuentran en la pared intestinal. La mayor parte de la digestión y la absorción tiene lugar en el intestino delgado. Los residuos no digeridos van siendo desplazados lentamente hacia el **intestino grueso** por movimientos peristálticos, se transforman en heces y son expulsados finalmente a través de la abertura cloacal. Gran parte del alimento de reserva se almacena en el hígado en forma de glucógeno (almidón animal), un hidrato de carbono que puede convertirse en glucosa cuando el animal lo necesita. La grasa se almacena en los cuerpos grasos, protuberancias digitiformes situadas por delante de las gónadas (fig. 31-9). Estos productos de reserva son metabolizados durante la época reproductora.

31-8 Sistema circulatorio

El corazón de los renacuajos es semejante al de los peces, con una aurícula y un ventrículo. Recibe sólo sangre no oxigenada, que es bombeada directamente hacia las branquias. Tras la metamorfosis el corazón queda formado por tres cámaras (figura 31-6) y consta de 1) posteriormente, un **ventrículo** cónico y de paredes gruesas; 2) anteriormente, las **aurículas** izquierda y derecha, de paredes musculares delgadas; 3) dorsalmente, un **seno venoso** de paredes finas, y 4) un recio **cono arterioso** tubular que conduce hacia adelante y sale de la base anterior del ventrículo. Las válvulas existentes entre las cámaras impiden el retroceso de la sangre. Las aurículas están separadas por un septo interauricular. En el cono se halla una válvula espiral delgada y plana.

La circulación es como sigue (fig. 6-6): la sangre se acumula en el seno venoso, que se contrae e impulsa su contenido hacia la aurícula derecha. La sangre procedente de los pulmones se acumula en la aurícula izquierda. Las dos aurículas se contraen e impulsan su contenido hacia el ventrículo. Cuando el ventrículo se contrae, tanto la sangre oxigenada como la no oxigenada penetran en el tronco arterioso, donde la válvula espiral impide, en parte, que las dos sangres se mezclen. Las ramas derecha e izquierda del cono arterioso se subdividen en tres vasos o «arcos» principales: la **carótida** común, que va a la cabeza; el **sistémico,** al cuerpo y vísceras, y el **pulmocutáneo** a los pulmones y la piel. La sangre rica en oxígeno pasa a los arcos carótidos y la menos oxigenada a los arcos pulmocutáneos, y una mezcla de las dos pe-

---

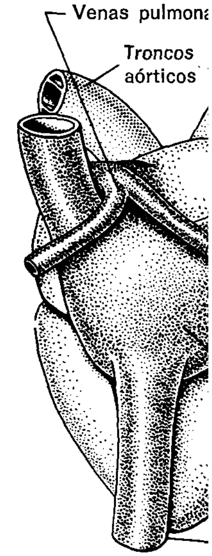


Fig. 31-6

netra en los arcos
cación de la caró
un engrosamiento
buye a regular la
respiración.

Los dos arcos
se unen para form
hacia atrás, por d
teria pulmocutáne
monar que se diri
pilarizarse, y una
rosas ramas en las

El sistema venos
venas cavas anteri
la sangre proceder
des anteriores y la
terior recoge la sa
y la musculatura
temas venosos esp
res devuelven a la
se ha oxigenado e
venas desembocan
cula derecha. 2) El
sangre procedente
intestinos) y la co
nas se convierten
la sangre en las v
en la cava poste

de las glándulas que
estinal. La mayor par-
ción tiene lugar en el
ıos no digeridos van
ite hacia el **intestino**
istálticos, se transfor-
os finalmente a través
parte del alimento de
gado en forma de glu-
n hidrato de carbono
cosa cuando el animal
nacena en los cuerpos
ormes situadas por de-
9). Estos productos de
urante la época repro-

os es semejante al de
y un ventrículo. Recibe
que es bombeada direc-
. Tras la metamorfosis
por tres cámaras (figu-
eriormente, un **ventrícu-**
esas; 2) anteriormente,
erecha, de paredes mus-
mente, un **seno venoso**
recio **cono arterioso** tu-
delante y sale de la base
válvulas existentes en-
retroceso de la sangre.
das por un septo inter-
alla una válvula espiral

sigue (fig. 6-6): la san-
venoso, que se contrae
cia la aurícula derecha.
os pulmones se acumula
as dos aurículas se con-
nido hacia el ventrículo.
contrae, tanto la sangre
igenada penetran en el
válvula espiral **impide,**
gres se mezclen. Las ra-
el cono arterioso se sub-
«arcos» principales: la
la cabeza; el **sistémico,**
pulmocutáneo a los pul-
e rica en oxígeno pasa a
menos oxigenada a los
na mezcla de las dos pe-

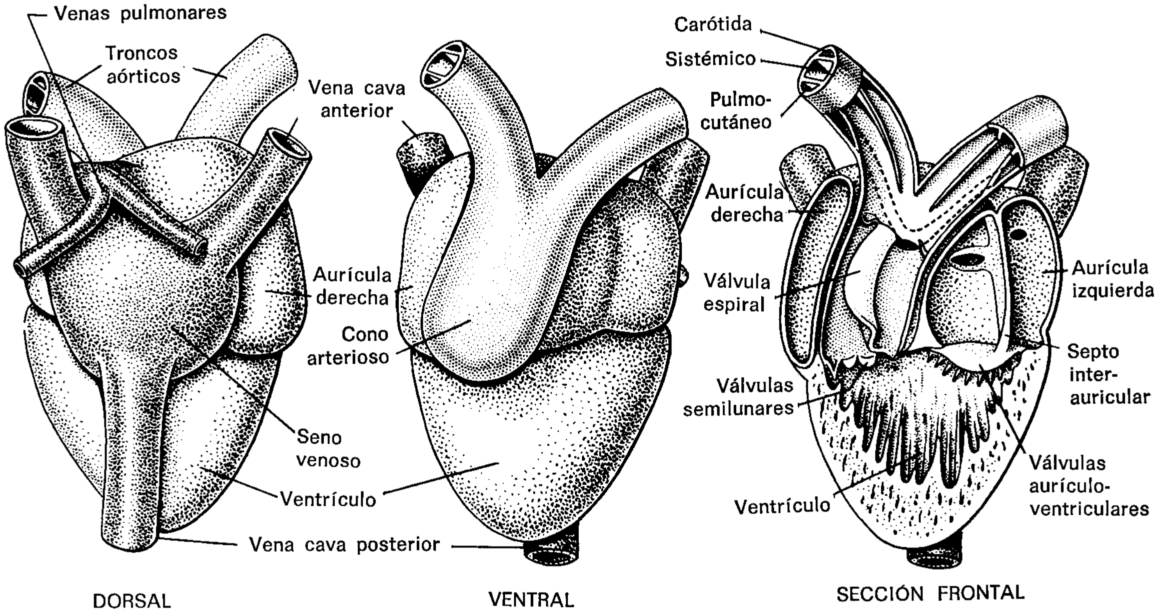


Fig. 31-6 Corazón de rana toro, aumentado.

netra en los arcos sistémicos. En el punto de bifurcación de la carótida existe un **seno carotídeo,** un engrosamiento esponjoso vascular que contribuye a regular la presión sanguínea y, tal vez, la respiración.

Los dos arcos sistémicos rodean el esófago y se unen para formar la **aorta dorsal,** que se dirige hacia atrás, por debajo de las vértebras. Cada arteria pulmocutánea se divide en una **arteria pulmonar** que se dirige hacia los pulmones para capilarizarse, y una **arteria cutánea** que forma numerosas ramas en las capas internas de la piel.

El sistema venoso es algo más complejo. Las dos **venas cavas anteriores** devuelven al seno venoso la sangre procedente de la cabeza, las extremidades anteriores y la piel. Una **vena cava** media **posterior** recoge la sangre de los riñones, las gónadas y la musculatura dorsal. Existen también tres sistemas venosos especiales: 1) Dos **venas pulmonares** devuelven a la aurícula izquierda la sangre que se ha oxigenado en los pulmones; todas las demás venas desembocan en el seno venoso y en la aurícula derecha. 2) El **sistema porta hepático** recoge la sangre procedente del tubo digestivo (estómago e intestinos) y la conduce al hígado. En éste las venas se convierten en capilares, reuniéndose luego la sangre en las venas hepáticas, que desembocan en la cava posterior. La circulación de la vena porta hepática permite que ciertas materias de la sangre, procedentes del tubo digestivo, se almacenen o se filtren a su paso por el hígado. En la rana, la porta hepática recibe también una vena abdominal que recoge la sangre de las extremidades posteriores (venas femorales), la vejiga de la orina y la pared abdominal del cuerpo. 3) El **sistema porta renal** reúne la sangre de las extremidades posteriores (venas ciática y femoral) y la pared posterior del cuerpo, y se capilariza en los riñones. Esta sangre vuelve a recogerse por las venas renales y regresa al corazón por la vena cava posterior.

El **sistema linfático** comprende numerosos **vasos linfáticos** de diámetro y forma variados, que penetran en los órganos y tejidos pero son difíciles de ver. Las ranas y los sapos, a diferencia de otros vertebrados, tienen varios **sacos linfáticos** grandes entre la piel y el cuerpo. Detrás de la cintura torácica y junto al ano existen dos pares de **corazones linfáticos** que pulsan frecuentemente. Cerca de los riñones, en posición dorsal respecto al celoma y el peritoneo, se halla un gran **saco linfático subvertebral.** La **linfa** acuosa de estos órganos contiene leucocitos, pero carece de glóbulos rojos y de algunas proteínas del plasma sanguíneo. Sale a través de las paredes de los capilares sanguíneos, pasa a los tejidos, entra en los vasos linfáticos y luego vuelve a las venas. Unas pequeñas aberturas (estomas) del peritoneo comunican con los vasos linfáticos.

31-9 Sistema respiratorio

Los anfibios tienen más medios de respiración que ningún otro grupo animal, lo que refleja la transición del hábitat acuático al terrestre. Según las diferentes especies, las branquias, los pulmones, la piel y la bucofaringe sirven, separadamente o en combinación, para respirar.

Los **órganos respiratorios** de la rana son los **pulmones,** la **piel** y el **revestimiento de la boca y la faringe.** Todos ellos tienen superficies (epitelios) húmedas con vasos sanguíneos debajo. El oxígeno del aire se disuelve en la humedad superficial y se difunde hacia la sangre, mientras que el anhídrido carbónico pasa en dirección opuesta. Los pulmones (fig. 31-7) son dos sacos delgados y elásticos con pliegues internos someros que aumentan la superficie interna. Están tapizados por capilares de la circulación pulmonar. Cada pulmón comunica con la **laringe,** situada detrás de la glotis, mediante un corto **bronquio.** La rana respira con la boca cerrada. Inmediatamente antes de la espiración el suelo de la boca desciende y el aire pasa a través de los orificios nasales y entra en una depresión situada en el suelo de la cavidad bucofaríngea. Entonces, la glotis se cierra. En la espiración, la glotis se abre, las paredes torácicas se contraen y los pulmones elásticos retroceden, expulsando el aire a través de los orificios nasales a gran velocidad. Este aire espirado pasa sobre el que penetra en la bucofaringe; hay poca mezcla. Al completarse la espiración, los orificios nasales se cierran y el suelo de la boca se eleva impulsando el aire hacia los pulmones. La glotis se cierra y aparecen las pulsaciones bucales, que limpian la faringe de cualquier residuo de aire no espirado y llena la cámara bucal con aire del exterior para preparar el próximo ciclo respiratorio. La piel de la rana contiene muchos vasos sanguíneos que tienen función respiratoria tanto en el aire como en el agua y especialmente durante la invernación. Los pulmones absorben la mayor parte del oxígeno, y por la piel se elimina la mayor parte del anhídrido carbónico. Los renacuajos respiran por **branquias** (fig. 3-10). Son delgadas extensiones del epitelio de la faringe que contienen numerosos capilares sanguíneos; su función es comparable a la de la piel o los pulmones de un rana (fig. 31-7).

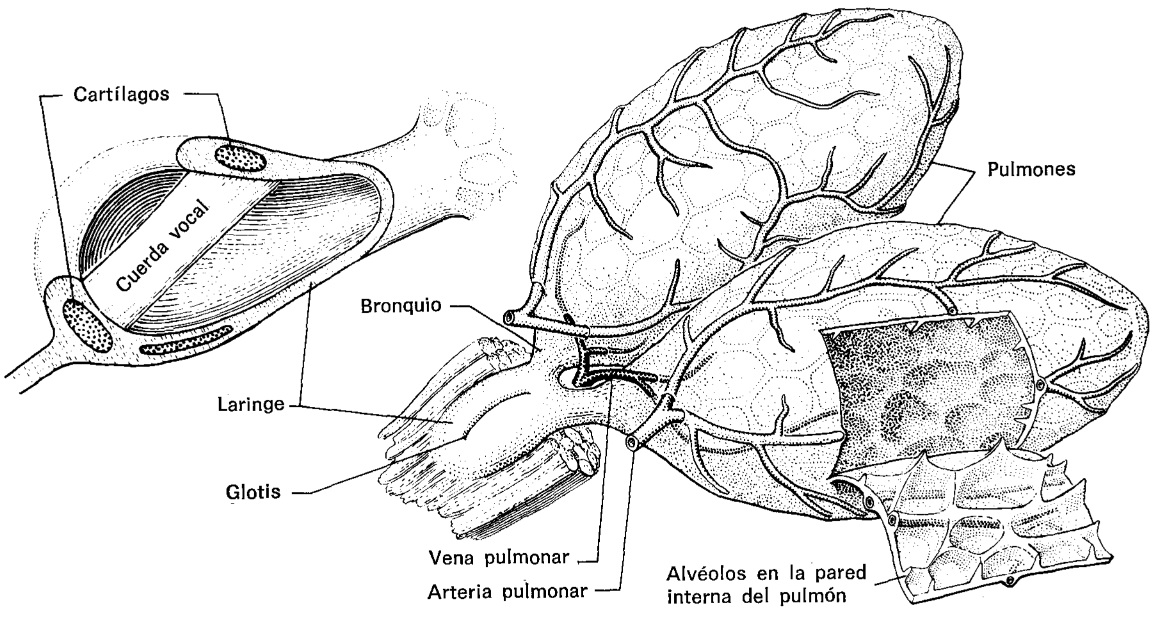


Fig. 31-7 Órganos respiratorios de la rana toro vistos dorsolateralmente, con el pulmón izquierdo abierto para que se vean los alvéolos en su superficie interna. El esquema aumentado de la parte superior izquierda muestra la laringe abierta por su línea media con la cuerda vocal derecha en su sitio.

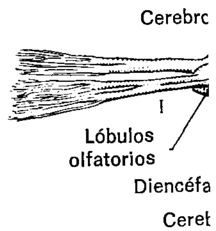


Fig. 31-8 S
simpático d

La laringe está re
tiene dos bandas e
(fig. 31-7). Cuando e
de los pulmones, la
sonidos, cuyos tonos
muscular de las cue

31-10 Sistema exc

Los **riñones** (fig. 31
respecto al celoma
lectivos que elimina
bles (urea especialm
rales y el agua reco
lulas y líquidos del
rana está sumergida

Cuerpc
grasc

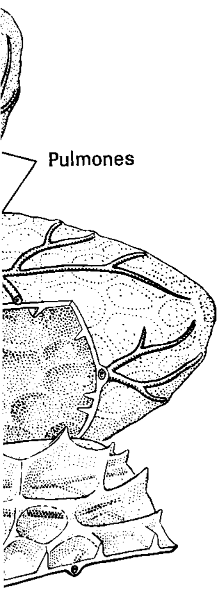
Riñón

Uréte

Cloac

Fig. 31-9
La cloaca
vejiga de
hembra la
posterior

asa a través de los
depresión situada
faríngea. Entonces,
ración, la glotis se
contraen y los pul-
pulsando el aire a
a gran velocidad.
el que penetra en
cla. Al completarse
les se cierran y el
lsando el aire hacia
rra y aparecen las
la faringe de cual-
do y llena la cáma-
r para preparar el
piel de la rana con-
que tienen función
mo en el agua y es-
ción. Los pulmones
ígeno, y por la piel
nhídrido carbónico.
ranquias (fig. 3-10).
pitelio de la faringe
ares sanguíneos; su
la piel o los pulmo-



in izquierdo
de la parte
derecha en

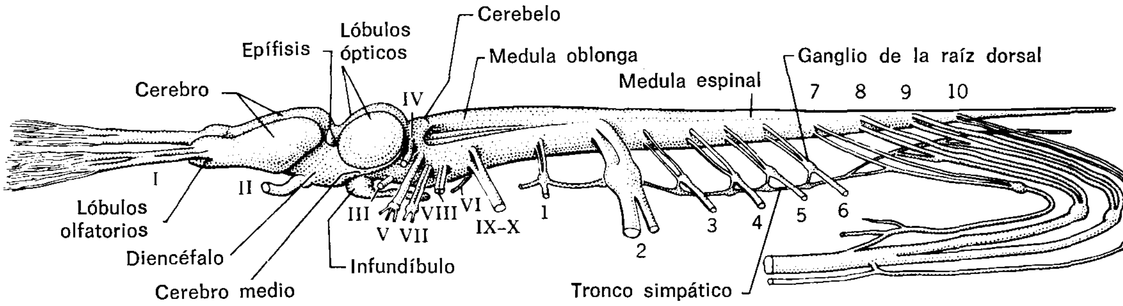

Cerebelo
Lóbulos ópticos
Epífisis
Medula oblonga
Ganglio de la raíz dorsal
Medula espinal
Cerebro
IV
7
8
9
10
I
II
Lóbulos olfatorios
III
VIII
VI
V VII
IX-X
1
3
4
5
6
2
Diencéfalo
Infundíbulo
Cerebro medio
Tronco simpático

Fig. 31-8 Sistema nervioso de la rana toro en visión dorsolateral, con los nervios y el tronco simpático del lado izquierdo. I-X, nervios craneales; 1-10, nervios espinales (véase tabla 9-1).

La laringe está reforzada por cartílagos y contiene dos bandas elásticas, las **cuerdas vocales** (fig. 31-7). Cuando el aire es expulsado con fuerza de los pulmones, las cuerdas vibran produciendo sonidos, cuyos tonos están regulados por la tensión muscular de las cuerdas.

31-10 Sistema excretor

Los **riñones** (fig. 31-9) están situados dorsalmente respecto al celoma y el peritoneo. Son filtros selectivos que eliminan los desechos orgánicos solubles (urea especialmente), el exceso de sales minerales y el agua recogidos por la sangre en las células y líquidos del cuerpo (cap. 7). Cuando una rana está sumergida o en una superficie húmeda, elimina el exceso de agua absorbido por la piel permeable.

El riñón es una masa compacta formada por unos 2000 **nefrones** microscópicos unidos por tejido conjuntivo. Un nefrón comprende: 1) un arrollamiento o **glomérulo** de capilares situado en el interior de 2) una copa de pared doble o **cápsula de Bowman,** que comunica con 3) un **conductillo urinífero** rodeado de capilares (fig. 7-10). El conducto se une mediante conductillos colectores al **uréter** (conducto de Wolff), un fino tubo que se extiende a lo largo del borde externo del riñón hasta la pared dorsal de la cloaca. La sangre con el oxígeno y los desechos es transportada a los riñones por las arterias renales, que se dividen en capilares en los glomérulos y se continúa alrededor de los conductillos; las venas porta renales también

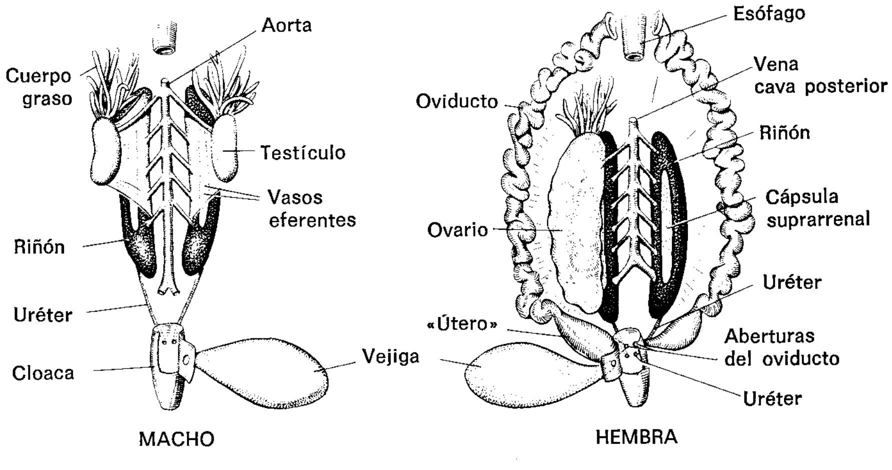

Aorta
Cuerpo graso
Testículo
Vasos eferentes
Riñón
Uréter
Cloaca
Vejiga
MACHO
Esófago
Vena cava posterior
Oviducto
Riñón
Cápsula suprarrenal
Ovario
Uréter
«Útero»
Aberturas del oviducto
Uréter
HEMBRA

Fig. 31-9 Órganos excretores y reproductores (sistema urogenital) de la rana, vistos ventralmente. La cloaca está abierta ventralmente para que se vea la entrada de los conductos (aumentada) y la vejiga de la orina se ha colocado al lado. En el macho se indican la aorta y las arterias y en la hembra la vena cava posterior; se ha omitido el ovario izquierdo. En algunas especies el extremo posterior del uréter está ensanchado formando una vesícula seminal.

CATOLICA DE

se unen a estos capilares. La sangre, purificada de los desechos, sale del riñón por las venas renales. En la superficie ventral de cada riñón existen numerosos embudos ciliados (nefrostomas) que drenan los desechos y el exceso de líquidos del celoma. Comunican con los conductillos uriníferos en las larvas de la rana y posteriormente con las venas renales. Es una organización peculiar de las ranas y sapos.

La orina recogida en los riñones desciende por los uréteres hasta la cloaca y puede ser expulsada por el ano o también puede almacenarse temporalmente en la vejiga de la orina, de paredes delgadas, que comunica con la pared ventral de la cloaca.

31-11 Sistema nervioso y órganos de los sentidos

Las funciones del encéfalo se han determinado estudiando el comportamiento de las ranas tras lesionarles o extirparles experimentalmente partes del encéfalo o mediante estímulos provocados por corrientes eléctricas. Los lóbulos olfatorios sirven para el sentido del olfato (fig. 31-8). Los hemisferios cerebrales son áreas de la memoria, la inteligencia y el control voluntario en los vertebrados superiores, pero en la rana su función resulta menos clara. Su extirpación debilita la memoria, la rana queda aletargada y sus movimientos son más maquinales. El diencéfalo contiene importantes centros reguladores y canales servomotores. Los lóbulos ópticos integran la información sensorial procedente de los ojos y de otros sentidos. La medula oblonga dirige la mayor parte de las actividades corporales. Si a una rana se le extirpa todo el encéfalo a excepción de la medula, ésta podrá saltar, nadar, capturar el alimento e ingerirlo, recobrar la posición normal del cuerpo si se la invierte, y respirar normalmente. Si se extirpa la medula oblonga, muere pronto.

El ojo tiene una estructura y una posición que les permite ver en casi todas las direcciones al mismo tiempo. La visión es buena tanto de día como de noche. La rana puede detectar algunos colores y es sensible tanto a los pequeños insectos que constituyen sus presas como a los depredadores lejanos, lo que indica un amplio campo de agudeza visual.

Los **tímpanos** reciben las ondas sonoras del aire o del agua. Las vibraciones del tímpano se transmiten a través del oído interno por la columela, que comunica el tímpano con el oído interno. Este último se encuentra dentro del hueso proótico y contiene una cavidad llena de linfa con terminaciones sensoriales del nervio auditivo (octavo par craneal), que recibe las impresiones sonoras.

Los grandes lóbulos olfatorios indican un sentido del olfato bien desarrollado. El **órgano de Jacobson,** en forma de saco, desemboca en la parte anterior media de la cámara nasal. En las salamandras suele tener una posición lateral.

31-12 Sistema endocrino

El **lóbulo anterior** de la pituitaria de las larvas y de los jóvenes secreta una **hormona estimuladora del crecimiento** que controla el crecimiento, en especial de los huesos largos, y también afecta al tiroides. En las larvas, su extirpación retrasa el crecimiento y no se convierten en ranas; la reimplantación de la glándula restaura estas funciones. Se obtienen larvas de tamaño superior al normal alimentándolas con extracto de la glándula o inyectándoselo. En las ranas adultas, el lóbulo anterior secreta **hormona gonadotrópica,** responsable del desprendimiento de los óvulos o de los espermatozoides de los órganos reproductores. Si se implantan lóbulos anteriores en días sucesivos en una hembra adulta fuera de período de reproducción, pronto madurarán sus óvulos y serán puestos. Implantes semejantes en el macho aceleran la madurez sexual, el reflejo del abrazo y la descarga de espermatozoides. El **lóbulo medio** produce la hormona estimuladora de los melanóforos, que provoca el oscurecimiento de la piel. En la respuesta intervienen principalmente los ojos. En una superficie oscura, la piel se oscurece normalmente, mejorando el ocultamiento de la rana. Una secreción del **lóbulo posterior,** probablemente vasotocina arginina, aumenta la absorción de agua por parte de la piel, hace más lenta la pérdida de agua por la orina y acrecienta la resorción por parte de la vejiga urinaria. La glándula tiroidea regula el metabolismo general y tiene un importante papel en la metamorfosis de los anfibios (pár. 8-4).

31-13 Sistema reproductor

Los **ovarios** están unidos a la pared dorsal del celoma, cerca de los riñones, mediante un mesenterio (mesoovario). Al principio de la primavera, los

ovarios del adulto c
óvulos negros que hi
bio, en verano, tiene
sácea de substancia c
sacos huecos formad
de paredes delgadas
hallan dentro de un
por células, entre dc
terias que aportan su
de los óvulos. A cad
sal del celoma existe
llado; su extremo a
abierto (ostium), y
boca dorsalmente en
Cuando los óvulos
ductora, los folículos
hormona pituitaria)
celoma. Allí se mue
ción de los cilios qu
tran en los embudos
zan por los conduct
encuentran en las cr
zan el interior. Entre
dulares que secretan
formar las cubiertas
rededor de los óvulos
ra 31-15). Los óvul
porción posterior en
puestos.
Los **testículos** está
mediante mesenterios
son una masa de **co**
dos en la que se pro
diminuto espermatoz
netra en unos finos
eferentes, que se co
uriníferos situados e
Los espermatozoides
ductillos y entran en
urogenital unido). Pu
su parte posterior, q
ensanchada formand
el apareamiento, los
dos a través de la a
los óvulos.
Los **cuerpos grasos**
ño máximo inmedia
ción, mientras que d
tán muy reducidos.
para los machos du
ya que entonces esto
alimento.

el oído interno. Este
lel hueso proótico y
e linfa con termina-
auditivo (octavo par
siones sonoras.
os indican un sentido
El **órgano de Jacob-**
ıboca en la parte an-
asal. En las salaman-
lateral.

itaria de las larvas y
hormona estimuladora
el crecimiento, en es-
y también afecta al
irpación retrasa el cre-
en ranas; la reimplan-
ra estas funciones. Se
uperior al normal ali-
la glándula o inyec-
tas, el lóbulo anterior
pica, responsable del
os o de los espermato-
luctores. Si se implan-
días sucesivos en una
íodo de reproducción,
s y serán puestos. Im-
cho aceleran la madu-
razo y la descarga de
medio produce la hor-
melanóforos, que pro-
a piel. En la respuesta
os ojos. En una super-
rece normalmente, me-
la rana. Una secreción
lemente vasotocina ar-
de agua por parte de
érdida de agua por la
ón por parte de la ve-
iroidea regula el meta-
importante papel en
ios (pár. 8-4).

r

la pared dorsal del ce-
mediante un mesente-
io de la primavera, los

ovarios del adulto contienen cientos de pequeños óvulos negros que hinchan el abdomen; en cambio, en verano, tienen sólo una pequeña masa grisácea de substancia ovárica. Los ovarios son unos sacos huecos formados por cuatro a siete lóbulos de paredes delgadas y dobles, y los óvulos se hallan dentro de un delicado folículo constituido por células, entre dos capas. El ovario posee arterias que aportan substancias para el crecimiento de los óvulos. A cada lado de la línea medio dorsal del celoma existe un **oviducto** blancuzco y arrollado; su extremo anterior es un embudo ciliado abierto (ostium), y su extremo posterior desemboca dorsalmente en la cloaca.

Cuando los óvulos maduran, en la ópoca reproductora, los folículos se rompen (por acción de la hormona pituitaria) y los óvulos penetran en el celoma. Allí se mueven hacia adelante por la acción de los cilios que cubren el peritoneo y penetran en los embudos de los oviductos. Se desplazan por los conductos merced a los cilios que se encuentran en las crestas longitudinales que tapizan el interior. Entre estas crestas hay células glandulares que secretan substancia albuminoidea para formar las cubiertas gelatinosas que se hinchan alrededor de los óvulos después de ser puestos (figura 31-15). Los óvulos pueden acumularse en la porción posterior ensanchada (útero) antes de ser puestos.

Los **testículos** están unidos cerca de los riñones mediante mesenterios (mesorquios). Los testículos son una masa de **conductillos seminíferos** arrollados en la que se producen los espermatozoides. El diminuto espermatozoide, cuando está maduro, penetra en unos finos conductos, los conductillos eferentes, que se comunican con los conductillos uriníferos situados en la parte anterior del riñón. Los espermatozoides descienden luego por los conductillos y entran en el uréter (que es un conducto urogenital unido). Pueden quedar almacenados en su parte posterior, que, en algunas especies, está ensanchada formando la **vesícula seminal.** Durante el apareamiento, los espermatozoides son descargados a través de la abertura cloacal para fecundar los óvulos.

Los **cuerpos grasos** (fig. 31-9) alcanzan su tamaño máximo inmediatamente antes de la invernación, mientras que después de la reproducción están muy reducidos. Tienen especial importancia para los machos durante el período reproductor, ya que entonces estos toman muy poco o nada de alimento.

Estructura de otros anfibios

31-14 Cubierta del cuerpo

Numerosos anfibios, incluida la mayoría de las ranas *(Rana)* tienen la piel lisa; no obstante, otros la pueden tener rugosa. Los tritones *(Taricha)* tienen tubérculos cutáneos queratinizados cuando son terrestres, y los sapos poseen verrugas (que contienen glándulas venenosas). Los tubérculos protegen de la abrasión, y las verrugas, de los depredadores. A diferencia de las ranas y otros anuros, la piel de las salamandras y las cecilias está estrechamente adherida a los músculos.

31-15 Esqueleto y músculos

De ordinario las salamandras tienen doble número de vértebras en el cuello y en el tronco que las ranas, y poseen también numerosas vértebras caudales. Anfibios alargados, semejantes a serpientes *(Amphiuma)* pueden tener hasta 100, y algunas cecilias, más de 250. Las salamandras, las cecilias y algunas ranas primitivas poseen costillas. La cintura pélvica de las salamandras es corta, y las cecilias carecen de extremidades y de cinturas. La mayor parte de los anfibios tienen finos dientes en la mandíbula superior y en el techo de la boca; algunas salamandras tienen dientes en las dos mandíbulas, pero los sapos (BUFONIDAE) carecen de dientes. Los dientes están fijos a las superficies de los huesos y se reemplazan continuamente y de forma alterna.

Los músculos segmentarios son conspicuos en el tronco y la cola de las salamandras y en el tronco de las cecilias. Las especies con branquias tienen músculos especiales para mover las branquias y abrir o cerrar las hendiduras branquiales.

31-16 Órganos respiratorios

En la mayoría de los embriones y larvas (fig. 31-10) existen tres pares de branquias externas, que persisten en los adultos de algunas salamandras estrictamente acuáticas. En los renacuajos, el agua penetra por la boca y las fosas nasales y luego es impulsada por encima de las branquias y sale por el/lo(s) espiráculo(s). Las salamandras contribuyen a la aireación moviendo las branquias, a veces rítmicamente. En las especies acuáticas, los pul-

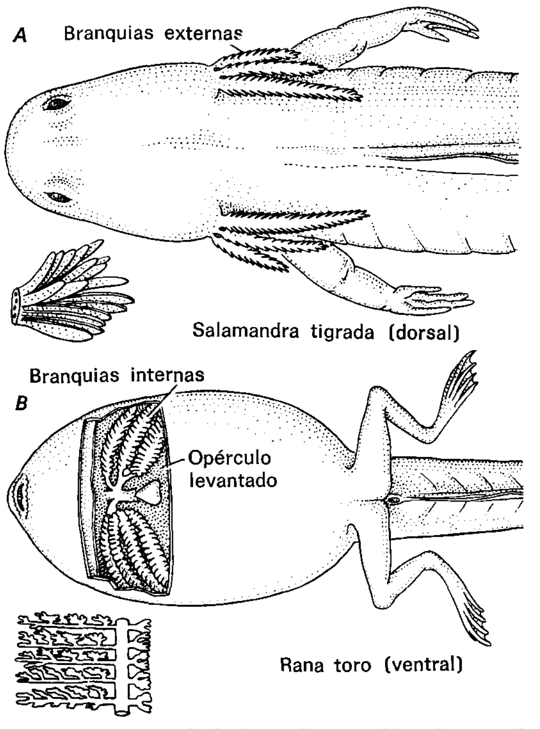


Fig. 31-10 Branquias de la larva de un anfibio; los detalles aumentados muestran la estructura de los filamentos branquiales. *A.* Salamandra tigrada (vista dorsal). *B.* Rana toro (vista ventral).

mones, además de su función respiratoria, sirven de órganos hidrostáticos, que se inflan cuando el animal flota. Algunos anfibios que viven en las corrientes rápidas de montañas *(Rhyacotriton)* tienen los pulmones reducidos, y todas las salamandras pletodóntidas carecen de pulmones. La flotabilidad de los pulmones parece haber sido un impedimento para controlar la locomoción en las aguas rápidas, y la respiración cutánea y la abundancia de oxígeno hizo posible el sacrificio. Se cree que los antiguos pletodóntidos se originaron en los arroyos fríos de las montañas del este de Norteamérica.

La piel de todos los anfibios contiene numerosos vasos sanguíneos que contribuyen a la aireación de la sangre. Esto permite que algunas especies acuáticas puedan permanecer sumergidas durante largos períodos de tiempo y que puedan invernar en las charcas.

Muchas especies tienen respiración bucofaríngea; las pulsaciones de la garganta hacen entrar y salir el aire de la cavidad bucal, y la aireación de la sangre tiene lugar en los vasos de la membrana mucosa de la misma. Aunque la proporción de capilares es pequeña (5 a 10 por ciento de los que hay en la piel), las pulsaciones de la garganta parecen contribuir en gran modo a la respiración, en especial a temperaturas elevadas. Al mover el aire a través de la nariz, estos movimientos contribuyen también a la olfacción.

Historia natural

31-17 Distribución

Los anfibios viven principalmente en aguas dulces o en lugares húmedos; unos pocos se encuentran en aguas salobres, pero ninguno es marino. Son comunes en las regiones templadas y húmedas pero la mayoría, incluyendo las cecilias, son tropicales. Los anfibios son los vertebrados terrestres más abundantes en muchas selvas tropicales. Algunas ranas tienen como área de distribución el círculo polar ártico; una rana común y una rana arborícola (HÍLIDOS) se encuentran a más de 3650 m en Sierra Nevada, California; y un sapo *(Bufo)* tiene su área de distribución por encima de los 4870 metros en los Andes. Algunos sapos, hílidos y otros viven en desiertos, como por ejemplo en el sudoeste de América y en Australia, donde se esconden en cobijos subterráneos durante los períodos de sequía y, a veces, son nocturnos.

La salamandra gigante norteamericana *(Cryptobranchus),* el necturo americano *(Necturus),* la anguila del Congo *(Amphiuma),* la anguila del fango *(Siren)* las ranas de la familia de los pípidos *(Pipa, Xenopus)* y algunas cecilias son estrictamente acuáticas. Las ranas toro viven en el agua o muy cerca de ella, como muchas otras ranas, mientras que la rana de bosque vive en el suelo húmedo de los bosques. Algunas ranas y los hílidos (ranitas de San Antonio) son parcial o completamente arborícolas. Las salamandras terrestres comúnmente se esconden debajo de troncos o piedras, algunas son arborícolas, y las cecilias tropicales excavan en la tierra húmeda o nadan.

31-18 Locomoción

La locomoción de la rana puede haberse desarrollado como un rápido movimiento de retirada hacia el agua, fundamentalmente para escapar de los depredadores terrestres. Emplean movimientos si-

milares de las patas
nes estructurales pa
cuerpo compacto y
alargados, que, junto
cra y tarsometatarsa
palancas formado po
5). En tierra, la ran
delanteras erguidas,
y los largos miembr
al cuerpo. Cuando es
rápidamente la cintu
pies. En el agua na
alternadamente las p
membranas interdigi
el agua y hacen ava
con las patas exten
ojos y los orificios n
esta posición puede
el fondo. En el pie p
sapos *(Bufo)* que vi
bérculo más interno
córnea y cortante em
lo cuando busca c
(HYLIDAE) y otras ra
RIDAE) tienen discos
los dedos, mediante
cluso por superficies
borícolas racofóridas
desde los árboles e
nas interdigitales ext
pletodóntidas neotro
patulados que empl
las membranas inter
res son menores en
rrestres y anchas en

31-19 Actividad est

Todos los anfibios
extremas y la seque
regulación interna d
a que pueden perder
piel. En invierno, alg
ticas invernan en l
corrientes, que no
en la tierra hasta de
y las salamandras te
o en galerías excava
te la invernación to
atenúan, los latidos
tos y el animal sub
cenados en su cuerp

ue la proporción de
por ciento de los que
s de la garganta pare-
ɔ a la respiración, en
das. Al mover el aire
vimientos contribuyen

Historia natural

mente en aguas dulces
s pocos se encuentran
uno es marino. Son co-
ladas y húmedas pero
cecilias, son tropicales.
brados terrestres más
as tropicales. Algunas
distribución el círculo
ún y una rana arbóri-
an a más de 3650 m
; y un sapo *(Bufo)* tie-
por encima de los 4870
s sapos, hílidos y otros
por ejemplo en el sud-
tralia, donde se escon-
durante los períodos de
rnos.
orteamericana *(Crypto-*
cano *(Necturus)*, la an-
a), la anguila del fango
ia de los pípidos *(Pipa,*
son estrictamente acuá-
en el agua o muy cerca
ranas, mientras que la
l suelo húmedo de los
los hílidos (ranitas de
o completamente arbo-
rrestres comúnmente se
o piedras, algunas son
ropicales excavan en la

puede haberse desarro-
imiento de retirada ha-
nte para escapar de los
nplean movimientos si-

milares de las patas para nadar. Las modificaciones estructurales para saltar son patentes en el cuerpo compacto y en los miembros posteriores alargados, que, junto con las articulaciones iliosacra y tarsometatarsal, constituyen un sistema de palancas formado por cinco articulaciones (fig. 31-5). En tierra, la rana reposa con las cortas patas delanteras erguidas, la cintura pélvica flexionada y los largos miembros posteriores doblados junto al cuerpo. Cuando es molestada, salta extendiendo rápidamente la cintura, las patas posteriores y los pies. En el agua nada flexionando y extendiendo alternadamente las patas posteriores, mientras las membranas interdigitales de los dedos empujan el agua y hacen avanzar al animal. Pueden flotar con las patas extendidas y manteniendo sólo los ojos y los orificios nasales fuera del agua; desde esta posición puede volverse y sumergirse hasta el fondo. En el pie posterior de *Scaphiopus* y otros sapos *(Bufo)* que viven en hábitats áridos, el tubérculo más interno se ha convertido en una pala córnea y cortante empleada para excavar en el suelo cuando busca cobijo. Las ranas arborícolas (HYLIDAE) y otras ranas (DENDROBATIDAE, RACOPHORIDAE) tienen discos adhesivos extendidos en todos los dedos, mediante los cuales pueden trepar, incluso por superficies verticales. Algunas ranas arborícolas racofóridas del sudeste de Asia planean desde los árboles empleando sus anchas membranas interdigitales extendidas. Algunas salamandras pletodóntidas neotropicales poseen anchos pies espatulados que emplean para trepar. En general, las membranas interdigitales de los dedos posteriores son menores en las especies estrictamente terrestres y anchas en las formas acuáticas.

31-19 Actividad estacional

Todos los anfibios deben evitar las temperaturas extremas y la sequedad debido a que no poseen regulación interna de la temperatura del cuerpo y a que pueden perder fácilmente agua a través de su piel. En invierno, algunas ranas y salamandras acuáticas invernan en las profundidades de lagos y corrientes, que no se hielan; los sapos penetran en la tierra hasta debajo de la línea de congelación, y las salamandras terrestres se esconden en grietas o en galerías excavadas por otros animales. Durante la invernación todos los procesos del cuerpo se atenúan, los latidos del corazón se hacen más lentos y el animal subsiste con los materiales almacenados en su cuerpo, incluyendo el glucógeno del hígado. En algunos Estados meridionales de los Estados Unidos, numerosos anfibios son activos en todas las estaciones, pero en las tierras bajas y secas de California algunos estían durante el verano. En las zonas templadas, el comienzo de estos fenómenos tienen un tiempo definido para la mayoría de las ranas, que depende de la temperatura y/o la lluvia.

Los anfibios resisten la desecación gracias a medios fisiológicos, estructurales y formas de comportamiento. La respiración cutánea limita el grado en el que la piel puede hacerse impermeable, y el agua es absorbida y se pierde fácilmente a través de ella. Sin embargo, algunos anfibios, especialmente las especies terrestres, poseen una capa mucopolisacárida ácida y gelatinosa en la dermis que tiene una gran resistencia a la pérdida de agua y puede retener el agua absorbida por la piel y cederla a los tejidos cuandos la necesitan. Algunas especies, incluso cuando experimentan una fuerte deshidratación, pueden reponer el agua del cuerpo en un período de pocas horas poniendo su piel en contacto con una superficie húmeda. Los sapos tienen una «mancha trasera» de piel delgada y parecida a un papel secante que actúa para este fin. En las superficies húmedas, algunas especies desplazan el agua con rapidez mediante acción capilar hacia las partes superiores de la piel para la absorción y respiración a lo largo de los surcos cutáneos (surcos de la piel de los sapos y surcos costales de las salamandras).

Algunos mecanismos fisiológicos son: 1) desprendimiento de secreciones pituitarias (vasotocina arginina) que reducen la cantidad de agua que sale de los riñones (efecto antidiurético) y facilita la absorción de agua a través de la piel y la resorción del agua almacenada de la vejiga urinaria; 2) aumento de la retención de urea, que eleva la osmolaridad tisular, promueve la absorción de agua y reduce la pérdida del agua hacia el suelo, y 3) aumento, en los tejidos, de la tolerancia a la pérdida de agua.

Las adaptaciones en el comportamiento incluyen: 1) reducción de las superficies expuestas del cuerpo—replegar las extremidades, cerrar los ojos, posarse planos, arrollar el cuerpo y la cola—; 2) esconderse en lugares húmedos y grietas, madera en putrefacción o galerías excavadas por animales; 3) excavar galerías subterráneas, y 4) permanecer inactivos durante el tiempo de sequía. En ambientes secos muchas especies son activas durante la noche, cuando aumenta la humedad, y algunos, en épocas de sequía, se encierran herméticamente en refugios subterráneos excavados por ellos mismos. La rana toro africana *(Pyxicephalus adspersus)* se encierra dentro de una envoltura mucosa parecida a celofán, que conserva el agua y que es secretada por sus glándulas cutáneas. Otras especies producen «capullos» de epidermis muerta que hacen más lenta la evaporación.

31-20 Voz y audición

Las cuerdas vocales de la laringe de las ranas y los sapos sirven para producir las notas de llamada, distintivas de cada especie, que se emplean con el fin de atraer a los individuos de sexo opuesto para aparearse, principalmente en primavera. Las llamadas son emitidas por el machos. Algunas especies poseen bolsas de resonancia en la garganta que amplifican los sonidos. Las salamandras carecen de cuerdas vocales, pero unas pocas clases producen débiles chillidos. *Dicamptodon,* que constituye la única excepción, posee cuerdas vocales y emite un sonido semejante a un gruñido o un ladrido.

Las ranas tiene un sistema auditivo de dos canales: un canal para bajas frecuencias (menos de 1 kHz) y otro para altas frecuencias (más de 1 kHz). Las vocalizaciones de una especie determinada contienen una gran cantidad de energía dentro del campo de alta frecuencia. La capacidad para disminuir la percepción del «ruido» ambiental (generalmente de menos de 1 kHz) puede contribuir a la mejora del reconocimiento de las vocalizaciones cuando tienen lugar las llamadas reproductoras. El mecanismo es el siguiente (fig. 31-11): la columela transmite las vibraciones del tímpano a la membrana oval y desde allí al oído interno. Flojamente acoplado a su base existe otro osículo del oído, el opérculo, que se encuentra sólo en los anfibios. Un músculo procedente de la supraescápula se inserta en el opérculo. En la contracción une a éste último con la columela, aumentando de este modo la inercia del aparato transmisor del sonido. Esto crea un sistema, mecánicamente más eficiente, para responder a bajas frecuencias tales

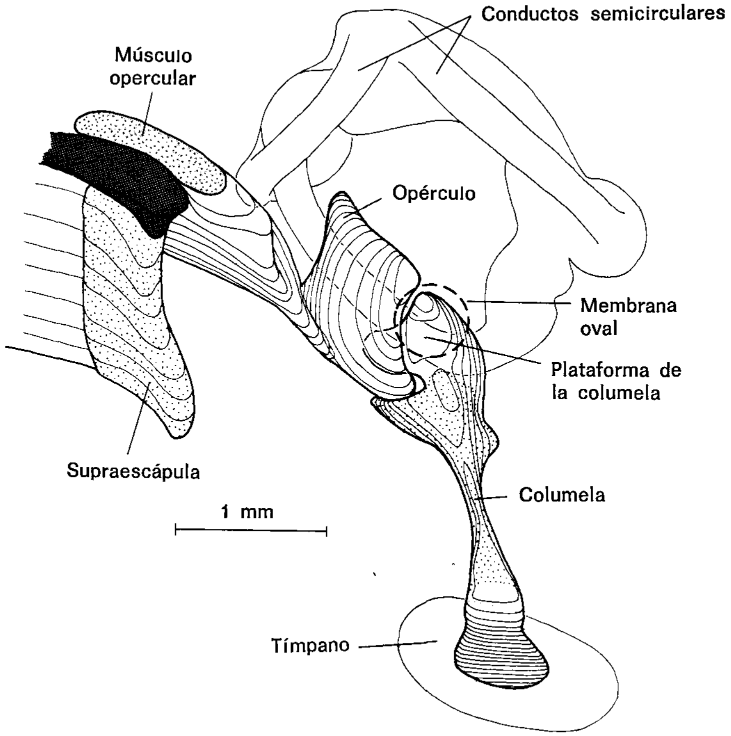


Fig. 31-11 Oído medio derecho de *Hyla regilla* mostrando las estructuras que permiten a la rana centrar su oído en los sonidos generales de ambiente o en las llamadas de los animales de su especie (pár. 31-20). *(Cortesía de Eric Lombard e Ian Straughan.)*

---

como los sonidos ar
el opérculo se separa
ce un sistema más ca
altas frecuencias de l
tiempo reduce la cap
bir las bajas frecuenc
mediante sonidos está
convincente en las s
oído parece ser apro
de sonidos de baja f

31-21 Migración y

Muchas ranas y sala
te considerables dist
aparearse y luego vo
plazan entre lugares
zando una verdader
tuitaria prolactina p
los tritones *(Notopht*
cos de cría.

En los experiment
Antonio, sapos, trito
sido transportados a
conocido regresaron
una exactitud sorpr
rojo *(Taricha rivula*
8 km en un terreno
linas. Se emplean pa
cas y olfatorias.

La orilla en dond
vida de la mayoría
completamente acuát
capan del peligro na
esta, según la especi
la estación. Unas r
(Acris gryllus), dejad
cia la costa. Los rena
profundas cuando so
rra cuando están a
del movimiento (llar
damente un ángulo
de la línea de la oril
pecto al eje Y parec
de la detección de s
nadas por el sol, la
cimiento del área d
tiempo sincronizado
torreceptores extrarr
a la luz polarizada,
pleados en la detern
tiempo del día. En

ın gruñido o un la-

auditivo de dos ca-
ecuencias (menos de
cuencias (más de 1
una especie determi-
idad de energía den-
cia. La capacidad pa-
l «ruido» ambiental
kHz) puede contri-
imiento de las voca-
r las llamadas repro-
siguiente (fig. 31-11):
raciones del tímpano
allí al oído interno.
se existe otro osículo
encuentra sólo en los
nte de la supraescá-
o. En la contracción
olumela, aumentando
parato transmisor del
, mecánicamente más
ajas frecuencias tales

ten a la rana
les de su es-

como los sonidos ambientales. Cuando se relaja, el opérculo se separa de la columela. Esto produce un sistema más capacitado para responder a las altas frecuencias de las señales vocales. Al mismo tiempo reduce la capacidad del animal para percibir las bajas frecuencias. La comunicación terrestre mediante sonidos está aún por demostrar de modo convincente en las salamandras. La estructura del oído parece ser apropiada sólo para la transmisión de sonidos de baja frecuencia.

31-21 Migración y retorno

Muchas ranas y salamandras recorren regularmente considerables distancias para llegar al agua y aparearse y luego volver a tierra. Algunas se desplazan entre lugares que le son familiares, realizando una verdadera migración. La hormona pituitaria prolactina promueve el desplazamiento de los tritones *(Notophthalmus)* a sus lugares acuáticos de cría.

En los experimentos realizados, ranitas de San Antonio, sapos, tritones y salamandras que habían sido transportados a un territorio que les era desconocido regresaron a sus lugares de origen con una exactitud sorprendente. El tritón de vientre rojo *(Taricha rivularis)* cubrió una distancia de 8 km en un terreno de California cubierto de colinas. Se emplean para ello las señales astronómicas y olfatorias.

La orilla en donde viven es importante en la vida de la mayoría de los anfibios, tanto si son completamente acuáticos como si son anfibios. Escapan del peligro nadando desde la orilla o hacia esta, según la especie, la fase del ciclo biológico y la estación. Unas ranitas arborícolas americanas *(Acris gryllus)*, dejadas dentro del agua, nadan hacia la costa. Los renacuajos nadan hacia aguas más profundas cuando son ahuyentados y hacia la tierra cuando están a punto de transformarse. El eje del movimiento (llamado eje Y) forma aproximadamente un ángulo recto con la dirección general de la línea de la orilla (eje X). La orientación respecto al eje Y parece depender fundamentalmente de la detección de señales astronómicas proporcionadas por el sol, la luna o las estrellas, del conocimiento del área de la orilla y del sentido del tiempo sincronizado con el tiempo local. Los fotorreceptores extrarretinianos (pár. 9-17), sensibles a la luz polarizada, parecen ser los receptores empleados en la determinación de la dirección y del tiempo del día. En general, la ceguera no impide la orientación respecto al eje Y, pero sí el bloqueo de los fotorreceptores extrarretinianos.

31-22 Alimento

Los anfibios adultos y las larvas de salamandra comen animales en movimiento tales como insectos, gusanos y pequeños moluscos (fig. 32-4). Las especies acuáticas grandes también comen pequeños peces; la rana toro *(R. catesbeiana)* a veces coge pequeños peces, aves o mamíferos, y los anfibios grandes devoran individuos pequeños de su propia especie o de otras. Los pequeños dientes cónicos son empleados para sujetar y triturar las presas. Sin embargo, los sapos *(Bufo)* carecen de dientes. La mayoría de las especies terrestres capturan las presas proyectando su lengua viscosa; en las ranas y sapos, la parte posterior es proyectada hacia adelante (fig. 31-12). Algunas salamandras terrestres, que tienen el cojinete lingual situado sobre el extremo del esqueleto hioideo alargado, pueden proyectar la lengua un tercio de la longitud de su cuerpo con gran exactitud. Los renacuajos se alimentan principalmente de algas y microorganismos suspendidos en el agua. Las partículas son atrapadas en los filamentos mucosos producidos por un mecanismo filtrador situado en la garganta. Filtradores especializados como el renacuajo de *Xenopus* pueden capturar partículas de no más de 1,1 µm de diámetro.

31-23 Enemigos

La secreción acre de las verrugas de los sapos les protege de muchos depredadores, aunque no de todos. Los mapaches y las mofetas hacen rodar a los sapos por el suelo con las patas para eliminar estas secreciones antes de comérselos. Los perros jóvenes aprenden pronto, por amarga experiencia, a dejar tranquilos a los sapos, y los perros adultos raramente los atacan. Por la misma razón los trito-

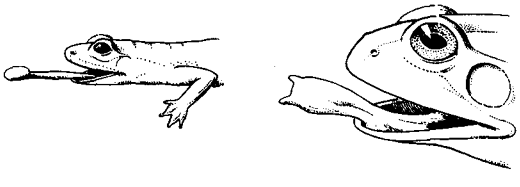


Fig. 31-12 Lenguas de salamandra pletodonta y de una rana, extendidas para capturar una presa.

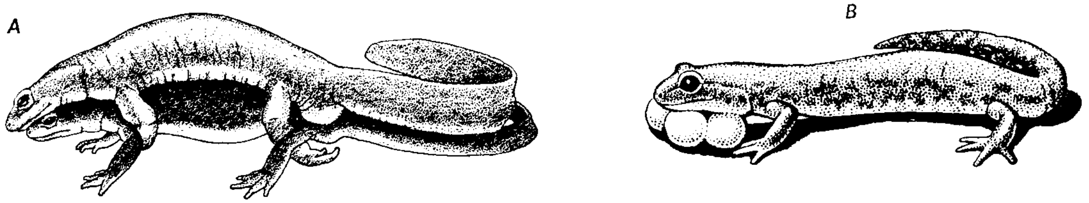


Fig. 31-13 *A.* Amplexo de tritones californianos *(Taricha torosa,* familia SALAMÁNDRIDOS), el macho encima de la hembra. Se aparean en el agua. El macho induce la receptividad de las hembras frotando el hocico de ésta con una secreción de las glándulas de cortejo que posee en la garganta y frotando suavemente el ano de la hembra con los dedos. Estos movimientos hacia atrás y hacia adelante friccionan el revestimiento del ano, hinchado, por encima de la piel áspera de la base caudal de la hembra. El espermatóforo es recogido tal como se describe en el pár. 31-24. *B.* Salamandra de Monterrey *(Ensatina eschscholtzi,* familia PLETODÓNTIDOS) incubando los huevos.

nes raramente son atacados por otros animales. El veneno de tritón, la **taricatoxina,** bloquea la transmisión nerviosa y puede ocasionar la muerte a animales grandes. Los anfibios muy venenosos están a menudo llamativamente coloreados. Las glándulas venenosas se concentran normalmente en las partes donde son más efectivas para la defensa: en las glándulas parótidas del dorso de la cabeza de los sapos *(Bufo),* en los pliegues dorsolaterales de las ranas *(Rana)* y en el dorso de la cola de algunas salamandras. Las larvas de anfibios constituyen una presa para las grandes chinches de agua, los escarabajos acuáticos y las ninfas de las libélulas, peces, serpientes, aves y anfibios adultos.

31-24 Reproducción

Los machos y hembras maduros de la mayoría de las especies de ranas y sapos son diferentes. Los machos poseen músculos más fuertes en las patas anteriores, dedos internos más cortos y recios y «callosidades nupciales» ásperas en los dedos. Los machos de sapos y de ranas arborícolas tienen una bolsa de resonancia media, y algunas ranas poseen bolsas pares. El tímpano es mayor en los machos de rana toro y de rana verde, y los dos sexos de algunos sapos presentan una coloración diferente. Las secreciones endocrinas influyen en el desarrollo de algunas de estas características. La implantación de testículos en hembras de sapo produce callosidades nupciales gruesas como en los machos. La mayoría de los anfibios se aparean en el agua, donde depositan sus huevos, nacen los nuevos individuos y viven las larvas hasta que se metamorfosean en adultos. Cada especie tiene un lugar de reproducción característico que puede consistir en un lago o estanque tranquilo, un río o una charca temporal; algunas especies crían en tierra. Los sapos y ranas machos, después de entrar en el agua empiezan a croar para atraer a las hembras. Cuando una hembra «madura» entra en el agua, el macho la agarra y solta sobre su dorso (abrazo sexual que recibe el nombre de **amplexo).** Las bases ensanchadas de los «pulgares» con las callosidades nupciales presionan fuertemente contra el pecho de la hembra. Cuando ella expulsa los óvulos, el macho que la tiene agarrada descarga el esperma sobre ellos para fecundarlos (fig. 31-15). Muchas salamandras terrestres y acuáticas realizan actos de cortejo en los que el macho se encara con la hembra o la monta (fig. 31-13), pero a veces deposita uno o más espermatóforos gelatinosos en el fondo de una corriente o charca o en el suelo. (El espermatóforo es un paquete de espermatozoides sobre una base gelatinosa.) Éste es recogido por la hembra en la cloaca, donde los espermatozoides son almacenados en el receptáculo seminal para luego fecundar los óvulos internamente, antes de la puesta.

Los huevos de los anfibios están cubiertos por

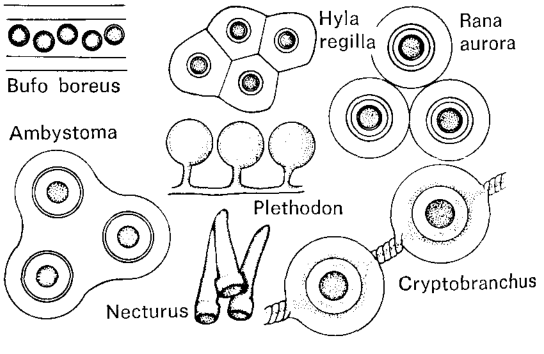


Fig. 31-14 Algunos huevos de anfibio y sus cubiertas gelatinosas; esquemático.

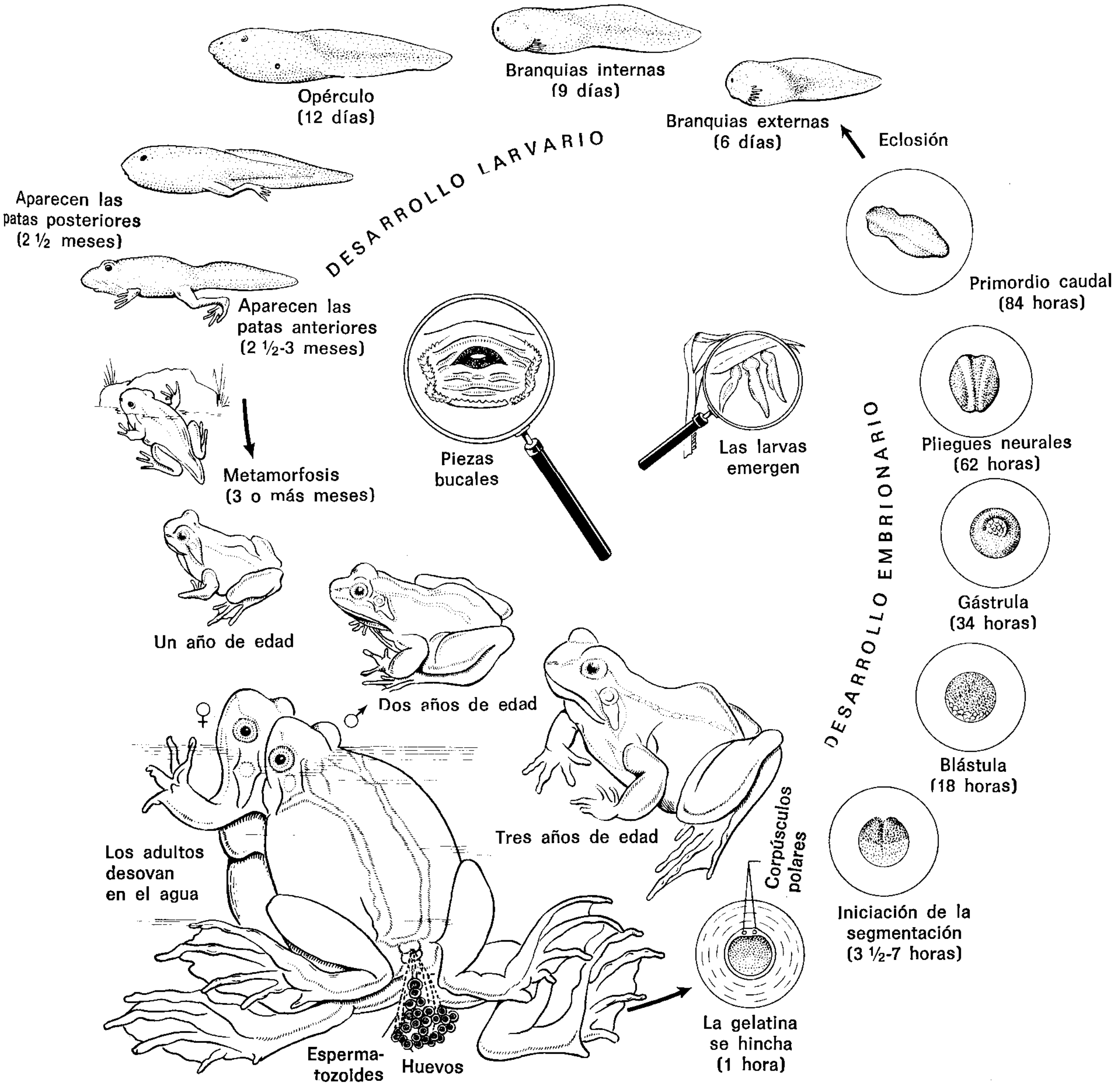
---

una o más envolturas
de golpes de organis
dores. Después de la
cubiertas gelatinosas
se a los tallos de las
forma de la masa de
gelatinosas son carac

Aparecen las
patas posteriores
(2 ½ meses)
Un año c
♀
Los adultos
desovan
en el agua

Fig. 31-15
del huevo,
mayor con
31-10). (*Par*

una o más envolturas gelatinosas que los protegen de golpes de organismos patógenos y de depredadores. Después de la deposición de los huevos, las cubiertas gelatinosas se hinchan y pueden adherirse a los tallos de las plantas o a otros objetos. La forma de la masa de huevos y la de las envolturas gelatinosas son características para cada especie (fig. 31-14). Los huevos de sapo están dispuestos en largos rosarios, los de las ranas en masas parecidas a tapioca y los de algunas salamandras acuáticas en pequeños racimos; son pocas las especies que depositan los huevos separadamente. Los huevos de las salamandras terrestres (PLETODÓNTIDOS) se hallan a menudo adheridos a algún objeto me-



Opérculo
(12 días)
Branquias internas
(9 días)
Branquias externas
(6 días)
Eclosión
DESARROLLO LARVARIO
Aparecen las
patas posteriores
(2 ½ meses)
Aparecen las
patas anteriores
(2 ½-3 meses)
Primordio caudal
(84 horas)
Piezas
bucales
Las larvas
emergen
Pliegues neurales
(62 horas)
DESARROLLO EMBRIONARIO
Metamorfosis
(3 o más meses)
Gástrula
(34 horas)
Un año de edad
Blástula
(18 horas)
♀
♂
Dos años de edad
Corpúsculos
polares
Tres años de edad
Los adultos
desovan
en el agua
Iniciación de la
segmentación
(3 ½-7 horas)
La gelatina
se hincha
(1 hora)
Esperma-
tozoides
Huevos

Fig. 31-15 Ciclo biológico de la rana. Las figuras aumentadas muestran renacuajos recién salidos del huevo, adheridos a la vegetación mediante sus «discos» adherentes, y la cara de una larva mayor con sus mandíbulas córneas oscuras y sus pequeños «dientes» (compárese con la figura 31-10). (*Parcialmente según Rosel*, 1758.)

diante un pedúnculo. Las cecilias ovíparas ponen los huevos en galerías, y la hembra se enrolla alrededor de la masa de huevos. Una pequeña rana *(Sminthillus)* de Cuba sólo pone un huevo, muchas salamandras terrestres depositan de unos pocos a dos docenas aproximadamente, las ranas pequeñas y los hílidos producen hasta 1000, la rana toro *(R. catesbeiana)* hasta 25 000 y un gran sapo marino *(Bufo marinus)* puede poner 32 000 huevos de una sola vez. El tiempo y velocidad del desarrollo varía mucho: en el sapo de espuelas *(Scaphiopus)* apenas un mes, mientras que la rana toro necesita de 2 a 3 años para pasar del estadio de huevo al de la rana joven en las regiones norteñas.

Las larvas de salamandra (fig. 31-16) se parecen a sus padres en la forma general y pronto poseen patas y pies y una boca adaptada para devorar a otros animales. Sus caracteres larvarios, que son las branquias, las hendiduras branquiales y una aleta dorsal sobre la cola y el dorso suelen perderse en la metamorfosis, y el aparato hioideo se modifica para sostener la lengua.

Las larvas de los sapos y ranas son los conocidos renacuajos, con cabeza y cuerpo formando una masa ovoidea y con una larga cola (fig. 31-15). Sus branquias externas son reemplazadas pronto por branquias internas cubiertas por una delicada membrana (opérculo). Las patas se desarrollan tarde en la vida larvaria, las extremidades anteriores en el interior de la cámara opercular. La boca tiene típicamente mandíbulas córneas e hileras de dientes labiales pectinados (fig. 31-15) que sirven para arrancar materiales alimenticios (algas, etc.) de los objetos sumergidos en el agua. El intestino es largo y arrollado en espiral. La metamorfosis consiste en: 1) formación de una ancha boca y pérdida de las mandíbulas córneas; 2) pérdida de las branquias, cierre de las hendiduras branquiales y desarrollo de pulmones; 3) desarrollo de una lengua protráctil; 4) emergencia de las pa-

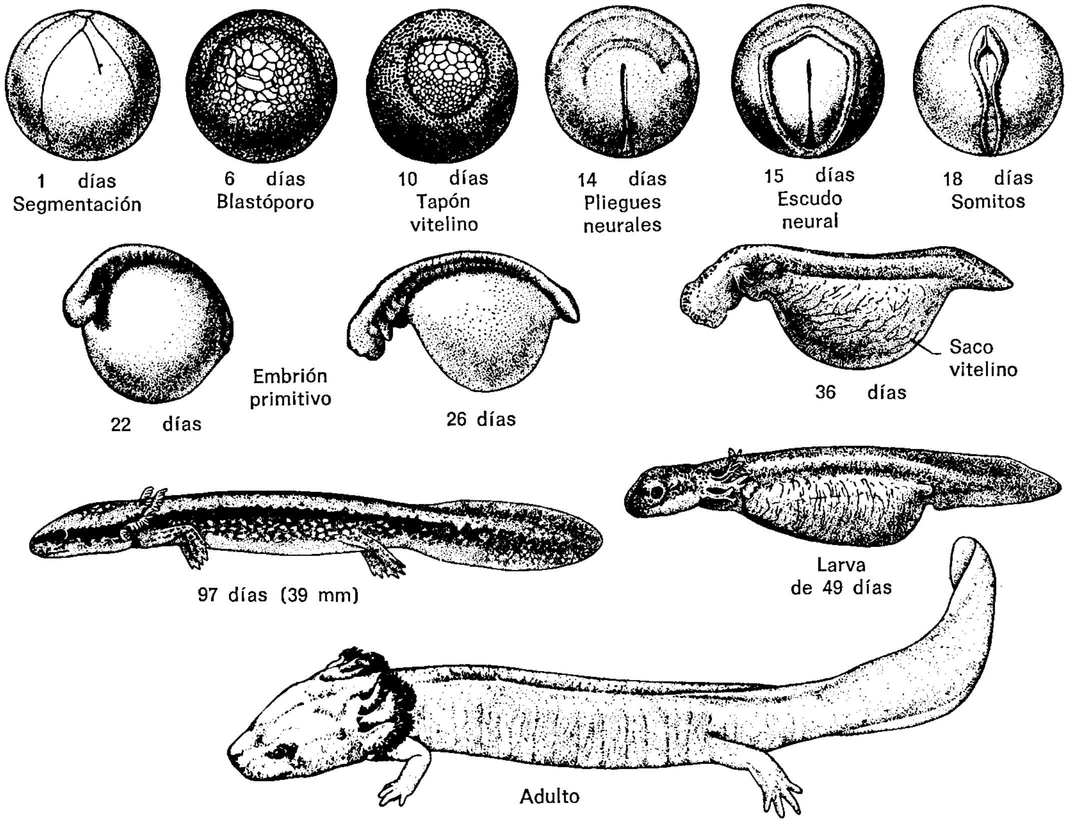


Fig. 31-16 **Necturo americano** *(Necturus maculosus,* **Familia PROTEIDOS)**. Desarrollo y adulto. *(Arreglado de Noble, Biology of the Amphibia.)*

---

tas anteriores de la
de la longitud del
tipo herbívoro al
6) resorción de la
también cambios b
amoníaco es posibl
se aproxima la tran
menos tóxica; 2) la
en la sangre se inc
agua de la sangre s
baja en la presión
sangre para liberar
tejidos aumenta a
va; 4) en las form
pepsina y la tripsin
proteínas, aumenta,
los lisosomas de la
resorción de este ó
los individuos jóve
fundas en las que
branquial como la
turar insectos. Lue
evitar la desecación
a miles, lo que expl
producen «lluvias

La fecundación
gante norteamerica
NÓBIDOS y en la m
interna en *Ascaphu*
dras y en todas la
primero utiliza la
órgano copulador
salamandras terrest
tados en cavidades
forma de larvas qu
otros completan su
emergen en forma
mo que ciertas ran
y delgadas branqui
Las numerosas esp
cilias que, indepen
completo crecimien
tran la fuerte sele
presentan los anfib
condujo a la evolu
los vertebrados su
vida terrestre se v
íntimamente empa
una serie de estadi
tats acuáticos y ter
diversidad de los m
perada por los pec

l aparato hioideo se
ua.
anas son los conoci-
uerpo formando una
ga cola (fig. 31-15).
reemplazadas pronto
tas por una delicada
as se desarrollan tar-
tremidades anteriores
ercular. La boca tie-
córneas e hileras de
ig. 31-15) que sirven
nenticios (algas, etc.)
el agua. El intestino
ral. La metamorfosis
e una ancha boca y
córneas; 2) pérdida
las hendiduras bran-
mones; 3) desarrollo
emergencia de las pa-

18 días
Somitos
Saco
vitelino
lías
as

y adulto. *(Arre-*

tas anteriores de la cámara opercular; 5) reducción de la longitud del intestino, que pasa del largo tipo herbívoro al corto (carnívoro) de la rana, y 6) resorción de la cola y de las aletas medias. Hay también cambios bioquímicos: 1) la excreción de amoníaco es posible en el agua, pero a medida que se aproxima la transformación se convierte en urea, menos tóxica; 2) la proporción globulina-albúmina en la sangre se inclina más hacia esta última, y el agua de la sangre se conserva a base de evitar una baja en la presión osmótica; 3) la capacidad de la sangre para liberar oxígeno rápidamente hacia los tejidos aumenta a medida que la vida es más activa; 4) en las formas carnívoras la actividad de la pepsina y la tripsina, los enzimas de la digestión de proteínas, aumenta, y 5) los enzimas liberados por los lisosomas de las células de la cola producen la resorción de este órgano. Durante la metamorfosis, los individuos jóvenes habitan en aguas poco profundas en las que es posible tanto la respiración branquial como la pulmonar y donde pueden capturar insectos. Luego se esconden en grietas para evitar la desecación. Cuando llueve pueden aparecer a miles, lo que explica la antigua creencia de que se producen «lluvias de sapos».

La fecundación es externa en la salamandra gigante norteamericana *(Cryptobranchus),* en los HINÓBIDOS y en la mayoría de ranas y sapos, pero es interna en *Ascaphus,* en la mayoría de las salamandras y en todas las cecilias. Para la copulación el primero utiliza la «cola» y las cecilias utilizan un órgano copulador eversible. Los huevos de algunas salamandras terrestres (PLETODÓNTIDOS) son depositados en cavidades húmedas; algunos emergen en forma de larvas que tienen una fase acuática, pero otros completan su desarrollo dentro del huevo y emergen en forma de adultos en miniatura, lo mismo que ciertas ranas. Los embriones poseen anchas y delgadas branquias que sirven para respirar aire. Las numerosas especies de salamandras, ranas y cecilias que, independientemente, han desarrollado el completo crecimiento de los huevos en tierra, muestran la fuerte selección para la vida terrestre que presentan los anfibios. Un desarrollo de este tipo condujo a la evolución de los huevos amniotas de los vertebrados superiores. La tendencia hacia la vida terrestre se ve incluso en grupos de anfibios íntimamente emparentados, que pueden pasar por una serie de estadios de transición entre los hábitats acuáticos y terrestres (ranas leptodactílidas). La diversidad de los modos de reproducción es sólo superada por los peces óseos. En el sapo partero *(Alytes),* el macho enrolla los rosarios de huevos alrededor de la parte posterior de su cuerpo hasta que las larvas están en condiciones de ser soltadas en el agua. Las hembras de *Pipa,* la pipa americana, llevan los huevos en bolsas dérmicas separadas en la espalda, y las ranas marsupiales (fig. 31-17) llevan los suyos en una amplia bolsa del dorso. Los filobátidos machos llevan los renacuajos sobre sus dorsos (fig. 31-20). El macho de *Rhinoderma darwini* transporta los huevos en la bolsa vocal durante todo su desarrollo, y la hembra de *Rheobatrachus silus,* una rana de Australia que vive en los arroyos, transporta e incuba a las larvas y jóvenes en el estómago. En la salamandra europea *(Salamandra salamandra)* los jóvenes suelen nacer como larvas con branquias que son expulsadas al agua después de 10 ó 12 meses de desarrollo, pero en los climas fríos de las montañas de la Europa occidental pueden estar ya completamente metamorfoseados al nacer.

Algunas salamandras que tienen un estadio larvario acuático y un estadio adulto terrestre en su ciclo biológico producen a veces larvas perennes, que alcanzan el tamaño adulto pero persisten indefinidamente como larvas, condición denominada **neotenia.** (Este término se aplica también a un desarrollo retardado de estructuras). Si estas larvas crían se llaman **pedogénicas.** La pedogénesis tiene lugar en los ambistómidos, en la salamandra tigrada *(Ambystoma tigrinum)* de las Montañas Rocosas y de otros lugares, en *A. gracile,* de Washington, en

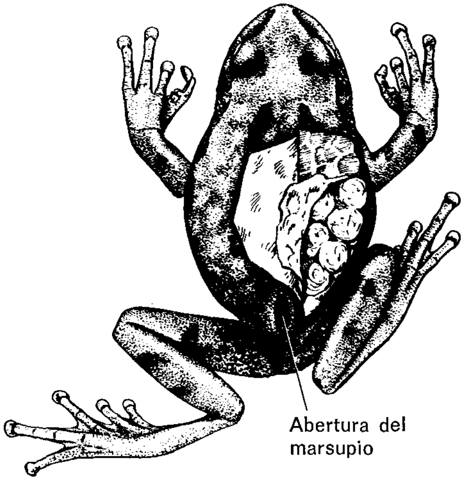


Fig. 31-17 Una rana arborícola marsupial tropical *(Gastrotheca marsupiata,* **Familia HÍLIDOS) con la bolsa incubadora abierta para mostrar los huevos.** *(Según Noble, Biology of the Amphibia.)*

Dicamptodon copei, de la región occidental de Oregón, y otros, y en el pletodóntido *Eurycea multiplicata,* de la región central de los Estados Unidos. La pedogénesis puede ser considerada como una reproducción de emergencia que mantiene el nivel de población cuando las condiciones son desfavorables para la transformación. Hay otras salamandras que son pedomórficas (tienen características larvarias) pero no se transforman nunca: el necturo americano *(Necturus),* el proteo europeo u olm de las grutas *(Proteus)* y la anguila del fango *(Siren).*

Algunos pequeños anfibios pueden criar a los dos años de edad, pero las formas mayores maduran más lentamente. La duración de la vida nos es sólo conocida por los especímenes que viven en los parques zoológicos; unos ejemplos son la salamandra gigante, 55 años; el sapo europeo, 36 años; la salamandra tigrada, 25 años como larva y 11 como adulto. Algunos tritones de vientre rojo *(Taricha rivularis)* se sabe que han vivido al menos 17 años en libertad.

31-25 Relaciones con el hombre

Los anfibios suministran motivos artísticos y representan un papel en las religiones de los pueblos primitivos. Los hechiceros de los indios americanos empleaban ciertas partes de ranas y sapos en sus ritos mágicos. Los sapos, empleados desde antiguo en la medicina china, es posible que tengan algún valor terapéutico debido a las secreciones producidas por su piel, parecidas al digital.

La historia humorística de Mark Twain «The Celebrated Jumping Frog of Calaveras County» constituye actualmente el origen de una «competición de ranas saltadoras» celebrada anualmente en Angels Camp, California, en la que toman parte ranas de todas las regiones de los Estados Unidos.

Las ranas se emplean en los cursos elementales de biología, para la investigación en fisiología y farmacología, como cebo para pescar, como alimento para el hombre y para la prueba del embarazo. Anualmente se capturan muchos miles en Estados Unidos y México. Se capturan con la mano, con redes, con arpón o disparando sobre ellas. También se emplean como alimento los ajolotes de los lagos próximos a la Ciudad de México. El sapo marino *Bufo marinus* se cría comercialmente para el estudio y la investigación, pero la mayoría de las «granjas de ranas» no son comercialmente practicables. El largo período de desarrollo de las larvas y de los adultos y el poco valor del producto final impide el éxito financiero.

El estudio de los anfibios ha contribuido en gran modo a la investigación básica sobre la farmacología, fisiología y evolución de los vertebrados. Sus huevos, cubiertos de una capa gelatinosa que permite la visualización del desarrollo embrionario sin obstrucciones, han hecho posible grandes avances en el campo de la embriología de los vertebrados.

31-26 Anfibios fósiles

Los primeros anfibios reconocidos (ictioctegos; †*Ichthyostega* y otros) se hallan en las rocas devónicas de Groenlandia, y debían de tener cierto tamaño, puesto que el cráneo mide 15 cm de longitud. Las extremidades estaban bien desarrolladas y había vestigios de opérculo y una aleta caudal sostenida por radios óseos. Probablemente derivaron de los peces crosopterigios, poseían respiración acuática y aérea y aletas con sostén esquelético, de las cuales es posible que derivaran las extremidades de los tetrápodos. El Devónico fue, evidentemente, una época de sequías estacionales, y entonces las probabilidades de supervivencia eran mayores para un animal que pudiera salir de un charco en desecación y trasladarse por tierra para buscar agua en algún otro lugar. Un punto de vista menos catastrófico sostiene que los vertebrados terrestres evolucionaron en ambientes húmedos, donde las condiciones eran favorables para una transición gradual a la vida terrestre. En este proceso pueden haber tenido gran importancia una competencia reducida y menor cantidad de depredadores en el hábitat terrestre, una nueva fuente de alimentos, y temperaturas ambientales más altas. Algunos investigadores creen que los anfibios primitivos pasaban las noches en tierra, lejos de los depredadores acuáticos, y los días en el agua, de donde obtenían la mayor parte de su alimento. En el Carbonífero, con sus pantanos de carbón, había dos subclases y unos seis órdenes distintos de anfibios. El cráneo se fue aplanando y se cubrió de una bóveda ósea, y muchos poseían una armadura externa de placas óseas, que posiblemente servía de protección contra los grandes euriptéridos (artrópodos) que se hallaban entonces en las aguas dulces. Estos anfibios tenían desde unos pocos centímetros hasta quizá 4,6 metros de longitud. Algunos eran acuáticos y otros terrestres (fig. 32-10). Algunos de los últimos tipos (Triásico) eran acuáticos permanentemente y otros habían degenerado hasta perder las patas, como las anguilas o las serpientes. Las salamandras aparecieron en el Jurásico tardío y diferían de las ranas primitivas, que apare
mas presentan ca
neo, pues perdier
sobre si los tres g
salamandras y ce
o tres líneas primi

Clase Anfibios. A

Formas vivientes
camas (excepto l
de miembros (sin
conectadas con la
con 2 cóndilos oc
respiración por b
por el revestimie
con cubiertas gela
en el agua; larva
en el agua o en l
nico a Reciente;

Subclase 1. †La
2 series de estruc
centro, en la regi
de cada arco neur
nen cola, a men
aproximadamente
completamente c
óseas formando
ventralmente de
bién con escamas

Orden 1. †Icti
bras semejantes a
caudal parcialmen
fundamentalment
Carbonífero inici

Orden 2. †Tem
mayoría con los
forma de pequeñ
rodorsales, pero e
dos o ausentes, y
de los arcos neur
Devónico hasta
de longitud, cue
grande, cráneo d

contribuido en gran
sobre la farmacolo-
los vertebrados. Sus
gelatinosa que per-
ollo embrionario sin
ble grandes avances
de los vertebrados.

ocidos (ictioctegos;
n en las rocas devó-
n de tener cierto ta-
ide 15 cm de longi-
bien desarrolladas y
una aleta caudal sos-
ablemente derivaron
poseían respiración
sostén esquelético, de
aran las extremidades
fue, evidentemente,
nales, y entonces las
ia eran mayores para
un charco en deseca-
ara buscar agua en al-
vista menos catastrófi-
s terrestres evolucio-
, donde las condicio-
transición gradual a
eso pueden haber te-
mpetencia reducida y
res en el hábitat te-
alimentos, y tempera-
lgunos investigadores
ivos pasaban las no-
predadores acuáticos,
de obtenían la mayor
Carbonífero, con sus
los subclases y unos
ios. El cráneo se fue
bóveda ósea, y mu-
terna de placas óseas,
protección contra los
odos) que se halla-
ces. Estos anfibios te-
etros hasta quizá 4,6
ran acuáticos y otros
de los últimos tipos
nanentemente y otros
er las patas, como las
salamandras aparecie-
erían de las ranas pri-

---

mitivas, que aparecieron en el Triásico. Ambas formas presentan caracteres degenerativos en el cráneo, pues perdieron huesos. No hay acuerdo aún sobre si los tres grupos actuales de anfibios (ranas, salamandras y cecilias) se originaron de una, dos o tres líneas primitivas diferentes.

Clasificación

Clase Anfibios. Amphibia o Batracios (Batrachia)

Formas vivientes con piel glandular húmeda, sin escamas (excepto las cecilias); típicamente 2 partes de miembros (sin aletas pares); 2 aberturas nasales conectadas con la cavidad bucal, esqueleto cefálico con 2 cóndilos occipitales; corazón con 3 cámaras; respiración por branquias, pulmones, por la piel o por el revestimiento de la cavidad bucal; huevos con cubiertas gelatinosas, generalmente depositados en el agua; larvas de ordinario acuáticas; adultos en el agua o en lugares húmedos en tierra; Devónico a Reciente; más de 3400 especies vivientes.

Subclase 1. †Laberintodontos (Labyrinthodontia). 2 series de estructuras óseas, intercentro y pleurocentro, en la región central de las vértebras debajo de cada arco neural; no se parecen a las ranas; tienen cola, a menudo larga; todas las patas tienen aproximadamente el mismo tamaño; cráneo y cara completamente cubiertas por encima con placas óseas formando una bóveda; a menudo provistos ventralmente de escamas imbricadas, algunos también con escamas dorsales.

Orden 1. †Ictiostegalios (Ichthyostegalia). Vértebras semejantes a las de los temnospóndilos; aleta caudal parcialmente sostenida por radios dérmicos; fundamentalmente acuáticos; Devónico tardío a Carbonífero inicial. *†Ichthyostega, †Elpistostege.*

Orden 2. †Temnospóndilos (Temnospondyli). La mayoría con los pleurocentros de las vértebras en forma de pequeños bloques pares, típicamente laterodorsales, pero en las formas más recientes reducidos o ausentes, y sólo el intercentro presente debajo de los arcos neurales; vómeres anchos; finales del Devónico hasta el Triásico. *†Eryops,* hasta 2,5 m de longitud, cuerpo estrecho; *†Mastodonsaurus,* grande, cráneo de 90 cm de longitud.

Orden 3. †Antracosaurios (Anthracosauria). Los pleurocentros son discos completos que encierran el notocordio; los intercentros tienen forma de disco o están reducidos a pequeños prismas triangulares ventrales; vómeres estrechos; Carbonífero superior a Pérmico superior. *†Eogyrinus,* hasta 4,5 m de longitud, miembros pequeños; *†Seymouria,* hasta 50 cm de longitud, cola corta, con costillas, estructura general intermedia entre los anfibios y los reptiles.

Subclase 2. Lepospóndilos (Lepospondyli). Centro de las vértebras único, a menudo en forma de bobina, con una abertura longitudinal para el notocordio persistente.

Orden 4. †Nectrídeos (Nectridea). Cola con prolongaciones neural y hemal extendidas; Carbonífero a Pérmico inferior. *†Sauropleura,* cuerpo largo, miembros pequeños o sin ellos, cráneo puntiagudo. *†Diplocaulus,* cráneo triangular, con «cuernos», miembros y mandíbulas pequeños.

Orden 5. †Aistópodos (Aistopoda). Sin miembros; cuerpo largo, serpentiforme, 100 costillas o más; Carbonífero a Pérmico. *†Ophiderpeton, †Phlegethontia.*

Orden 6. †Microsaurios (Microsauria). Pequeños, cuerpo delgado, miembros cortos; cráneo alargado postorbitariamente; Carbonífero a Pérmico. *†Euryodus, †Microbrachis, †Lysorophus.*

(Nota: Las tres subclases de anfibios vivientes que siguen a continuación se agrupan frecuentemente en la subclase Lisanfibios (Lissamphibia), no reconocida aquí.

Subclase 3. Saltadores (Salientia). Centro de las vértebras reducidos o ausentes, reemplazados por prolongaciones de los arcos neurales; huesos del cráneo reducidos; tronco corto; ilion alargado; patas posteriores normalmente más largas que las anteriores.

Orden 7. †Proanuros (Proanura) o †Protobatráquidos (Protobatrachidae). Ranas primitivas. 16 vértebras precaudales, 3 o 4 caudales; no hay urostilo; las patas traseras algo más grandes; Triásico. *†Triadobatrachus (Protobatrachus).*

Orden 8. Anuros (Anura). Sapos y ranas. Sin cola; cráneo delgado, sin bóveda sólida, muy reducido, pocos huesos; pocas vértebras, la última es un delgado urostilo formado por fusión de las vértebras; número de costillas reducido o sin ellas; patas posteriores generalmente más grandes para el salto, con membrana interdigital; mucho cartílago en el esqueleto; la deposición y fecundación de los huevos suele ser externa y la realizan parejas de adultos «enlazadas» (fig. 31-19); la larva (renacuajo) está formada por una cabeza y cuerpo que constituyen un conjunto ovoideo y una larga cola con aletas medias, no tiene dientes verdaderos y generalmente es acuática; metamorfosis conspicua; 2900 especies. Jurásico a Reciente.

[Nota: En las primeras cinco familias enumeradas, a excepción de una, la porción posterior de las mitades de la cintura pectoral se mueven libremente una sobre otra, son arcíferos, y los machos típicamente agarran a las hembras por la cintura para el apareamiento (amplexo pélvico).]

LEIOPELMÁTIDOS (LEIOPELMATIDAE) o ASCÁFIDOS (ASCAPHIDAE). Vértebras conectadas por discos intervertebrales indivisos, no son verdaderamente anficélicas; 9 vértebras presacrales; costillas libres en los adultos; músculos vestigiales en la «cola»; sólo 2 géneros; *Leiopelma,* 3 especies, son los únicos anfibios nativos de Nueva Zelanda; desarrollo directo de los huevos; *Ascaphus truei* (fig. 31-18), rana con cola, noroeste de California hasta el sudoeste de la Columbia británica y Montana, en corrientes frías de montaña o cerca de ellas; el macho posee un órgano copulador parecido a una cola, utilizado para la fecundación interna (único caso en los ANUROS; el renacuajo tiene un espiráculo único, ventral medio, y una boca grande y chupadora para adherirse a las piedras en corrientes rápidas, con numerosas hileras de dientes labiales. †*Vieraella,* principios del Jurásico (Argentina). Es la rana más antigua que se conoce.

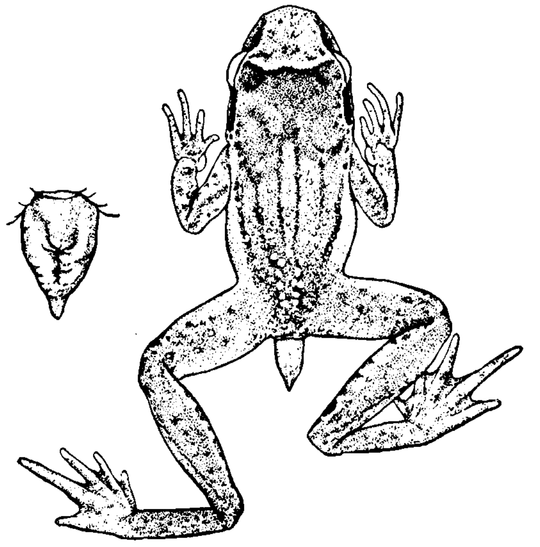


Fig. 31-18 Macho de rana con cola *(Ascaphus truei,* **familia DIOPELMÁTIDOS del noroeste de los Estados Unidos.** Longitud de la cabeza y del cuerpo hasta 5 cm. El detalle aumentado muestra el apéndice cloacal, visto ventralmente. *(Según Noble, Biology of the Amphibia.)*

DISCOGLÓSIDOS (DISCOGLOSIDAE). Sapos de vientre de fuego, sapillos pintojos y sapos parteros. Se parecen a los ascáfidos pero no tienen músculos caudales ni apéndice cloacal; vértebras opistocélicas; lengua y párpados presentes; renacuajos con espiráculo ventral medio, mandíbulas bien desarrolladas e hileras de dientes labiales; Norte de África, Europa, Filipinas. Cretácico. *Discoglossus,* sapillo pintojo; *Bombina,* sapo de vientre rojo, Eurasia, negro y rojo o amarillo brillante por debajo; *Alytes obstetricans,* sapo partero, Europa, huevos enrollados alrededor de la base de las patas posteriores del macho, luego los renacuajos, al emerger, son depositados en el agua. *A. cisternasii,* sapo partero ibérico, O y C de Iberia, más pequeño, rechoncho y pardo que el anterior.

†PALEOBATRÁQUIDOS (PALAEOBATRACHIDAE). Vértebras procélicas; urostilo con doble cóndilo. †*Palaeobatrachus,* Mioceno, Europa.

PÍPIDOS (PIPIDAE). Ranas sin lengua. Carecen de lengua; pies con membranas interdigitales completas; estrictamente acuáticos; los renacuajos con un espiráculo a cada lado del cuerpo, boca en forma de hendidura, con labios estrechos, se alimentan por filtración. Sudamérica, África; Cretácico. *Pipa pipa,* pipa americana o rana de Surinam, Sudamérica septentrional, sin párpados, los dedos de las patas delanteras terminan en grupos de papilas, los huevos alojados en bolsas separadas en el dorso de la hembra, emergen en forma de adultos en miniatura; *P. parva,* los jóvenes abandonan las bolsas en el estadio de renacuajo; *Xenopus,* rana de uñas africana, África, los 3 dedos interiores de las patas traseras llevan uñas negras y córneas; muchos huevos, depositados separadamente sobre las plantas; los adultos se utilizan para la prueba del embarazo.

RINOFRÍNIDOS (RHINOPHRYNIDAE). La única especie de la familia es el sapo excavador mexicano, *Rhinophrynus dorsalis;* América Media; Eoceno-Oligoceno. Lengua libre, más bien que fija por la parte anterior, protráctil; el renacuajo se parece al

---

de los pípidos; los
PELOBÁTIDOS (PE
Vértebras procélicas
dientes en la mand
córnea en el borde i
vertical y elíptica; e
leptodactílidos y ran
pos de espuelas, Eu
phrys, ranas cornuda
sapos de espuelas,
a menudo se escond
se ven raramente ex
cas someras después
verano; desarrollo r
pueden mediar 15 o
MICROHÍLIDOS (M
(BREVICIPITIDAE). S
damente diversos;
licas; firmisternos;
ventral medio y lab
jos que en los pípi
por filtración; muc
directo, realizándos
huevo. Nuevo Mu
Mioceno. Hábitos d
tos últimos con ca
dedos largos y cuer
linensis, sapo boqu
Florida hasta Texas
en el suelo.

[Nota: Las restante
tilidos, algunos buf
lénidos son típicam
nen las dos mitade
mente unidas en la
camente, renacuajos
izquierdo, mandíbul
labiales pectinados;
abrazan a las hemb
dor del pecho de ell

LEPTODACTÍLIDOS
gidoras. Se parecen
están generalmente
y carecen del órgan
un solo espiráculo
picamente con mar
gión meridional de
américa meridional
cies, más de 50 gén
dora sudamericana,
Texas, huevos en n

de los pípidos; los adultos se alimentan de termes.

PELOBÁTIDOS (PELOBATIDAE). Sapos de espuelas. Vértebras procélicas u opistocélicas; sin costillas; dientes en la mandíbula superior; protuberancia córnea en el borde interno del pie posterior; pupila vertical y *elíptica; el renacuajo se parece al de los* leptodactílidos y ranas «superiores». *Pelobates,* sapos de espuelas, Europa y Norte de África; *Megophrys,* ranas cornudas, sudeste de Asia; *Scaphiopus,* sapos de espuelas, América del Norte; nocturnos, a menudo se esconden en galerías durante el día, se ven raramente excepto cuando desovan en charcas someras después de las lluvias de primavera o verano; desarrollo rápido, del huevo al joven sapo pueden mediar 15 o 30 días.

MICROHÍLIDOS (MICROHYLIDAE) o BREVICIPÍTIDOS (BREVICIPITIDAE). Sapos boquiestrechos. Extremadamente diversos; vértebras principalmente procélicas; firmisternos; renacuajos con un espiráculo ventral medio y labios con pliegues, más complejos que en los pípidos; es común la alimentación por filtración; muchas especies tienen desarrollo directo, realizándose la metamorfosis dentro del huevo. Nuevo Mundo, África, Asia, Australia; Mioceno. Hábitos de arborícolas a excavadores, estos últimos con cabezas pequeñas y puntiagudas, dedos largos y cuerpo macizo. *Gastrophryne carolinensis,* sapo boquiestrecho, sur de Maryland y Florida hasta Texas; nocturno, de día se esconde en el suelo.

[Nota: Las restantes familias, excepto los leptodactílidos, algunos bufónidos, los hílidos y los centrolénidos son típicamente firmisternos, es decir, tienen las dos mitades de la cintura pectoral firmemente unidas en la línea media; todos tienen, típicamente, renacuajos con un espiráculo en el lado izquierdo, mandíbulas córneas e hileras de dientes labiales pectinados; en el apareamiento los machos abrazan a las hembras pasando sus brazos alrededor del pecho de ellas (abrazo pectoral).]

LEPTODACTÍLIDOS (LEPTODACTYLIDAE). Ranas mugidoras. Se parecen a los bufónidos pero en ellas están generalmente presentes los dientes maxilares y carecen del órgano de Bidder; los renacuajos con un solo espiráculo en el lado izquierdo; la boca típicamente con mandíbulas y dientes labiales. Región meridional de los Estados Unidos hasta Sudamérica meridional y las Antillas. Unas 625 especies, más de 50 géneros. *Leptodactylus,* rana mugidora sudamericana, de Sudamérica hasta México y Texas, huevos en nidos de espuma cerca del agua; *Eleutherodactylus,* con unas 340 especies, incluye una rana de América Central y las Antillas, con 1 especie en el extremo sur de los Estados Unidos, los huevos son depositados sobre tierra húmeda, no hay estadio de renacuajo.

MIOBATRÁQUIDOS (MYOBATRACHIDAE). Ranas australianas. Semejantes a los leptodactílidos; restringidas a Australia. Hábitos variados, acuático o terrestre; desarrollo de los huevos y larvas en el agua o desarrollo directo en tierra; algunas construyen nidos de espuma en galerías y otras incuban los huevos y los jóvenes en el estómago o en una bolsa inguinal; 24 géneros y unas 100 especies.

BUFÓNIDOS (BUFONIDAE). Sapos verdaderos. Sin dientes; los machos suelen tener órganos de Bidder, un par de estructuras anteriores a los testículos que, si son extirpados estos últimos, pueden desarrollarse en ovarios funcionales; a menudo existe una gran glándula parótida detrás de cada ojo; la mayoría con larvas acuáticas; de distribución prácticamente universal. *Bufo,* sapos comunes, ampliamente distribuidos, piel rugosa, muchas verrugas (fig. 31-19); terrestres y nocturnos, durante el día se esconden debajo de troncos, piedras, etc., o en galerías excavadas; van al agua sólo para desovar; los huevos de ordinario en rosarios gelatinosos; unas 200 especies, 18 en los Estados Unidos. *B. terrestris,* sapo americano, de la bahía de Hudson hasta Luisiana y oeste del río Misuri; *B. boreus,* en las Montañas Rocosas y Estados del Pacífico hasta Alaska. En Europa: *B. bufo,* sapo común, *B. calamita,* sapo corredor, *B. viridis;* sapo verde. Otros géneros, que parecen representar radiaciones separadas de los bufónidos en Asia, África y las dos Américas, algunas veces se clasifican en otras

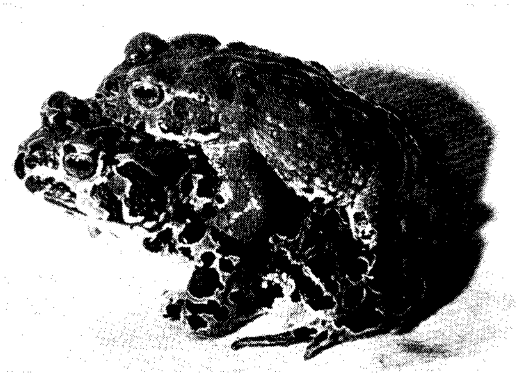


Fig. 31-19 Pareja apareada de *Bufo canorus.* El mayor dimorfismo sexual en color de todos los anfibios de los Estados Unidos; macho (arriba), verde aceituna, hembra, negra y blanca. *(Foto de T. I. Storer.)*

familias; estos géneros son *Ansonia* (unas 15 especies), *Nectophrynoides* (5 especies, los únicos anuros vivíparos), y *Atelopus* (40 especies).

BRAQUICEFÁLIDOS (BRACHYCEPHALIDAE). Relacionados con los bufónidos; las mitades de la cintura pectoral más o menos fusionadas ventralmente; no hay órgano de Bidder. Una especie, *Brachycephalus ephippium,* rana de oro, menos de 2 cm de longitud; sudeste del Brasil.

RINODERMÁTIDOS (RHINODERMATIDAE). Rana de Darwin. Semejante a los leptodactílidos; el macho transporta a los renacuajos en la bolsa vocal. Sudamérica meridional.

HÍLIDOS (HYLIDAE). Ranas arborícolas, ranitas de San Antonio. En su mayoría miden menos de 5 cm, pero algunas hasta 14 cm, dientes en la mandíbula superior o en las dos; el hueso terminal de cada dedo tiene forma de uña; muchos tienen discos «adhesivos» ensanchados en los dedos, utilizados para trepar por los árboles, rocas, etc.; cartílago intercalar en los dados de las manos; voz a veces alta; los huevos suelen ser depositados en el agua; algunos son excavadores, unos pocos son principalmente acuáticos; muy extendidos pero ausentes en África al sur del Sahara; comunes en los trópicos americanos; unas 80 especies, muchas del género *Hyla* (lám. en color). *Hyla arborea,* ranita *de San Antonio,* en la mayor parte de Europa; *H. meridionalis,* ranita meridional, en partes del sur de Europa. *Hyla versicolor,* rana arborícola gris, Minnesota a Texas y hacia el este; *H. regilla,* rana rey, baja California a Columbia británica; *H. crucifer,* Minnesota, Texas y hacia el este; *Acris crepitans,* Dakota meridional y Nuevo México hacia el este; *Gastrotheca,* ranas marsupiales, Sudamérica, llevan la masa de huevos sobre el dorso, en una bolsa de piel, donde emergen las jóvenes ranas (fig. 31-17).

CENTROLÉNIDOS (CENTROLENIDAE). Se parecen a los hílidos; la mayoría son pequeños, verdes por encima, vientre transparente; los huevos son depositados en masas sobre hojas encima de corrientes de agua; los renacuajos, al emerger, caen al agua; Centroamérica y Sudamérica. *Centrolene.*

DENDROBÁTIDOS (DENDROBATIDAE). Tienen rasgos en común con los leptodactílidos; dientes maxilares a menudo presentes; los dedos de los pies pueden tener escudos dérmicos; pequeños, de coloración brillante, diurnos; la secreción tóxica de la piel de algunos de ellos es utilizada para envenenar la punta de flechas y dardos; los renacuajos son transportados al agua en el dorso del padre (fig. 31-20). Trópicos del Nuevo Mundo, Nicaragua. *Dendrobates,* ranita fresa, *Phyllobates.*

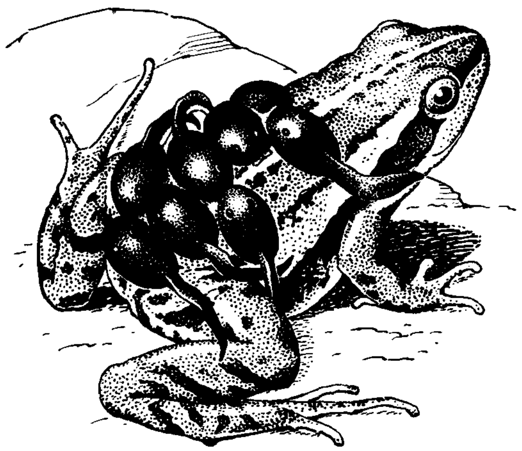


Fig. 31-20 *Colosthetus subpunctatus* **(familia DENDROBÁTIDOS), llevando los renacuajos sobre el dorso; el macho actúa de nodriza (x 2).**

RÁNIDOS (RANIDAE). Ranas verdaderas. Dientes en la mandíbula superior; los huevos de las especies de los Estados Unidos están generalmente agrupados en masas parecidas a la tapioca; de distribución mundial; sólo *Rana* tiene 16 especies en los Estados Unidos (fig. 31-1), siendo una especie común *R. catesbeiana,* la rana toro, desde Texas hasta el sur del Canadá y hacia el este, introducido en los Estados occidentales y en Europa; *R. clamitans,* rana chillona, Texas oriental hasta Canadá meridional y hacia el este; *R. palustris,* desde Arkansas hasta el Canadá meridional y hacia el este; *R. pipiens,* rana leopardo, en América del Norte al este de la Sierra de las Cascadas hasta la costa este y Canadá hasta Nuevo México; *R. sylvatica,* rana de bosque, Ohío y Carolina del Sur hasta Nueva Escocia; *R. aurora,* Columbia británica hasta la Baja California. En Europa existen 10 especies de *Rana*: *R. temporaria,* rana bermeja, ampliamente extendida; *R. iberica,* rana patilarga, de Portugal, NO y C de España; *R. ridibunda,* rana verde común, en dos áreas separadas: Iberia y S de Francia, y desde Alemania a Rusia y los Balcanes, introducida en otros lugares.

RACOFÓRIDOS (RHACOPHORIDAE). Ranas arborícolas del Viejo Mundo. Se parecen a los ránidos pero el cartílago intercalar en los dedos de los pies y de las manos está especializado para trepar; África y Asia oriental y meridional; principalmente arborícolas. *Rhacophorus,* huevos de ordinario depositados en una espuma gelatinosa, sobre el agua o

---

cerca de ella, desd
agua; *R. nigropalm*
los pies, provistos
muy extendidos.
SOOGLÓSIDOS (So
Seychelles. Se pare
en las islas Seyche
renacuajos son tra
adulto. *Sooglossus.*

Subclase 4. Urodel
les lepospóndilos f
de hueso alrededor
frontal y el parietal
alargado; patas po
ma longitud aproxi

Orden 9. Caudad
las salamandras y l
y la cola suelen ser
tamaño aproximada
cas son en su may
cintura escapular d
los adultos en la fo
mandíbulas; Jurási
325 especies.

Suborden 1. Cri
dea). Sin branqui
prearticular de la
rados; sin esperr
huevos en sacos
a Reciente.
HINÓBIDOS (H
cas de dientes a
dos; dientes vo
detrás de las coa
vos depositados

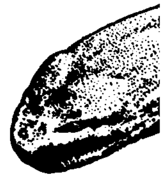


Fig. 31-21
BRANCO

us (familia DENDROBÁ-
ıbre el dorso; el macho

licaragua. *Dendroba-*

verdaderas. Dientes
huevos de las espe-
n generalmente agru-
a tapioca; de distri-
ne 16 especies en los
ndo una especie co-
ro, desde Texas has-
el este, introducido
n Europa; *R. clami-*
iental hasta Canadá
palustris, desde Ar-
onal y hacia el este;
América del Norte
cadas hasta la costa
[éxico; *R. sylvatica,*
a del Sur hasta Nue-
ia británica hasta la
isten 10 especies de
rmeja, ampliamente
tilarga, de Portugal,
nda, rana verde co-
oeria y S de Francia,
s Balcanes, introdu-

E). Ranas arboríco-
a a los ránidos pero
dos de los pies y de
ra trepar; África y
ncipalmente arborí-
e ordinario deposi-
a, sobre el agua o

---

cerca de ella, desde donde los renacuajos caen al agua; *R. nigropalmatus,* rana voladora, planea con los pies, provistos de membranas interdigitales, muy extendidos.

SOOGLÓSIDOS (SOOGLOSSIDAE). Ranas de las islas Seychelles. Se parecen a los ránidos; confinados en las islas Seychelles, en el Océano Indico; los renacuajos son transportados sobre el dorso del adulto. *Sooglossus.*

Subclase 4. Urodelos (Urodela). Centros vertebrales lepospóndilos formados por deposición directa de hueso alrededor del notocordio; sin fusión del frontal y el parietal; tronco no acortado; ilion no alargado; patas posteriores y anteriores de la misma longitud aproximadamente.

Orden 9. Caudados (Caudata). Urodelos. Incluye las salamandras y los tritones. la cabeza, el tronco y la cola suelen ser bien distintos; miembros de un tamaño aproximadamente igual; las cinturas pélvicas son en su mayor parte cartilaginosas; no hay cintura escapular dérmica; las larvas se parecen a los adultos en la forma y tienen dientes en las dos mandíbulas; Jurásico superior a Reciente; unas 325 especies.

Suborden 1. Criptobrancoideos (Cryptobranchoidea). Sin branquias en el adulto; el angular y el prearticular de la mandíbula inferior están separados; sin espermatóforos, fecundación externa; huevos en sacos gelatinosos; Cretácico superior a Reciente.

HINÓBIDOS (HYNOBIIDAE). Salamandras asiáticas de dientes angulosos. Pequeños; con párpados; dientes vomerinos en forma de V o de M detrás de las coanas; fecundación externa; huevos depositados en bolsas; metamorfosis completa. Unas 30 especies, Asia septentrional, Kamchatka, Japón y Taiwán hasta Hupeh y montes Urales; Paleoceno (?) a Reciente. *Hynobius,* salamandra de Siberia; *Ranodon,* vive en arroyos; *Onychodactylus,* sin pulmones, en los arroyos de montaña, las larvas tienen dedos con uñas.

CRIPTOBRÁNQUIDOS (CRYPTOBRANCHIDAE). Salamandras gigantes y diablos del lodo. Cuerpo deprimido, piel blanda, fláccida, con pliegues carnosos a los lados; sin párpados; dientes vomerinos formando un arco paralelo a los dientes maxilares; permanentemente acuáticos; 3 especies; Oligoceno a Reciente. *Cryptobranchus alleganiensis,* salamandra gigante norteamericana (fig. 31-21), Misisipí a Ohío y Nueva York, en aguas corrientes con rocas; hasta 74 cm de longitud; se alimenta igual de invertebrados y pequeños peces; fecundación externa; se aparea a finales de verano y pone hasta 450 huevos en cordones parecidos a un rosario; las larvas emergen en noviembre y requieren varios años para madurar. *Adrias (Megalobatrachus) japonicus,* salamandra gigante del Japón, y *A. davidianus,* de la China oriental, en los arroyos fríos; *A. japonicus* mide hasta 175 cm de longitud; †*A. scheuchzeri,* Mioceno de Europa, descrito por vez primera hace varios siglos como «*homo diluvii testis*» (testigo humano del diluvio).

Suborden 2. Sirenoideos (Sirenoidea). «Larvas permanentes», pocas características de adulto; cuerpo alargado; sin párpados ni patas posteriores, patas anteriores pequeñas; branquias permanentes; mandíbulas con cubierta córnea; sin glándulas cloacales; fecundación probablemente externa; estrictamente acuáticos; Cretácico tardío a Reciente.

SIRÉNIDOS (SIRENIDAE). Anguilas del fango.

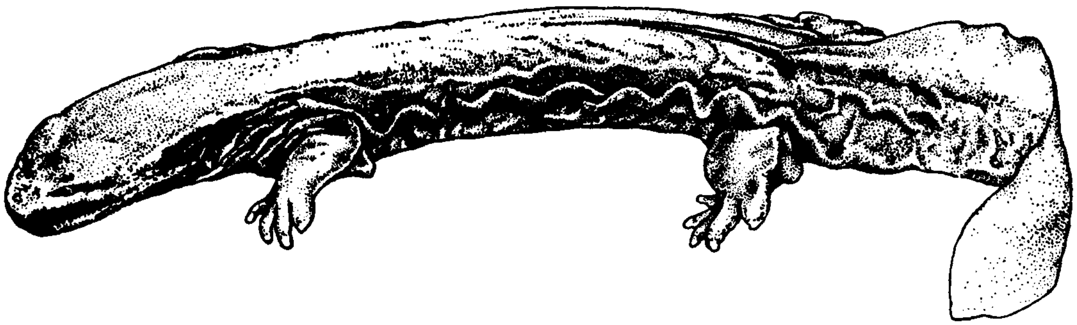


Fig. 31-21 Salamandra gigante norteamericana (*Cryptobranchus alleganiensis,* suborden CRIPTOBRANCOIDEOS). Longitud hasta 73 cm. *(Según Noble, Biology of the Amphibia.)*

Tres especies. Cretácico tardío a Reciente. *Siren* (2 especies), Virginia y sur de Michigan hasta Florida y Texas, en charcas lodosas; *S. lacertina*, hasta 75 cm, 4 dedos en los pies, 3 pares de hendiduras branquiales; *Pseudobranchus striatus*, Carolina del Sur y Florida, hasta 20 cm de longitud, 3 dedos en el pie, un par de hendiduras branquiales, minadora. Se desconocen los actos de cortejo y el apareamiento de los sirénidos.

(Nota: En las salamandras de las restantes familias el macho produce espermatóforos; la hembra tiene un receptáculo seminal y la fecundación es interna.)

Suborden 3. Salamandroideos (Salamandroidea). Extensiones de los prevómeres provistas de dientes a lo largo de los paraesfenoides; Paleoceno a Reciente.

PROTEIDOS (PROTEIDAE). Necturos y proteos. Cuerpo deprimido, cola con aleta; «larvas permanentes», adultos con 3 pares de branquias, 2 pares de hendiduras branquiales; pulmones presentes; sin párpados; dientes a lo largo de las mandíbulas, 2 hileras en la superior y 1 hilera en la inferior; habitantes del fondo acuático; 6 especies; Mioceno a Reciente. *Necturus*, necturos americanos, región oriental de los Estados Unidos. *Necturus maculosus* (fig. 31-16), de Manitoba a Luisiana; hasta 33 (o 42) cm de longitud; gris o castaño rojizo con manchas negras; come pequeños peces e invertebrados; se aparea en otoño, entonces las hembras recogen los espermatóforos depositados por los machos; los huevos son puestos en mayo o junio, de 18 a 180, en «nidos», adheridos individualmente por pedúnculos gelatinosos a la superficie inferior de piedras y guardados por la hembra; las larvas emergen en 5 a 9 semanas y tienen unos 25 mm de longitud; crecen lentamente, tardan unos 6 años en alcanzar el tamaño completo; *N. punctatus*, llanura costera de Virginia a Alabama; *Proteus anguineus*, proteo u olm de las grutas, del sudeste de Europa, en aguas subterráneas de cuevas profundas, sin pigmento, ojos debajo de la piel.

SALAMÁNDRIDOS (SALAMANDRIDAE). Salamandras y tritones. Dientes en el cielo de la boca detrás de las coanas en 2 hileras largas que posteriormente son divergentes; adultos con pulmones pero sin branquias; con párpados; vértebras normalmente opistocélicas. Cretácico superior, y Paleoceno a Reciente. Europa, Norte de África, Asia oriental y América del Norte; familia dominante entre las salamandras del Viejo Mundo. *Notophthalmus viridescens*, tritón americano de lunares rojos, costa atlántica hasta el sur de Canadá y Texas, con manchas rojizas a los lados del cuerpo, hasta 10 cm de longitud, huevos depositados individualmente en el agua; *Taricha (Triturus) torosa*, tritón acuático californiano, y otros, en la costa del Pacífico, desde California hasta Alaska meridional, color castaño por encima y naranja por debajo, hasta 23 cm de longitud, huevos depositados en el agua en pequeñas masas o individualmente; *Triturus cristatus*, tritón crestado europeo, macho de color brillante, con una cresta dorsal en la estación de cría; *Salamandra salamandra*, salamandra común, negra con manchas amarillas, hasta 15 cm de longitud, los adultos son terrestres; *S. atra*, salamandra negra de los Alpes, vivípara.

ANFIÚMIDOS (AMPHIUMIDAE). Anguilas del Congo. Cuerpo cilíndrico; sin párpados; adultos con pulmones y un par de hendiduras, pero sin branquias; extremidades diminutas, 2 o 3 dedos en los pies; 3 especies; sudeste de los Estados Unidos; *Amphiuma means*, de Texas a Misuri y Virginia, en corrientes, charcas lodosas, pantanos y campos de arroz, hasta más de 1 m de longitud, se alimenta de moluscos, cangrejos de río y pequeños peces. Cretácico tardío a Reciente.

Suborden 4. Ambistomatoideos (Ambystomatoidea). Prevómeres cortos, faltan las apófisis posteriores; dientes formando una serie transversa en los bordes posteriores de los vómeres, el angular y el prearticular de la mandíbula inferior están fusionados; párpados y pulmones presentes; los adultos generalmente viven en tierra; Paleoceno a Reciente.

AMBISTOMÁTIDOS (AMBYSTOMATIDAE). Dientes en hileras transversas detrás de las coanas, a través de los bordes posteriores de los vómeres, ninguno en los huesos palatinos; con párpados; vértebras anficélicas; adultos generalmente terrestres; unas 38 especies, América del Norte al sur del borde meridional de la meseta mexicana; Mioceno a Reciente; *Ambystoma*, 28 especies; *A. tigrinum*, salamandra tigrada (fig. 31-1 y 13-19), desde la región meridional del Canadá a la septentrional de México, adultos hasta unos 40 cm de longitud, la mayoría mide unos 20 cm, larva a menudo neoténica, conocida con el nombre de «ajolote»; *A. opacum*, salamandra marmórea, Estados del este de los Estados Unidos,

huevos depositad
camptodon ensatu
centímetros de lo
neoténicas; *Rhyac*
California hasta
montaña frías, los
de longitud; *Bath*
tenido noticias de
los lagos mexican
PLETODÓNTIDOS
dras sin pulmon
(lám. en color).
pero la mayoría n
tud; diminuto sur
tura nasal hasta
vomerinos general
detrás de las coa
mente entre las
una mancha parae
párpados presente
da; la mayoría d
lugares húmedos,
vos y guardados
emergen sin fase
yos fríos y con la
rior a Reciente.
tropicales, Canad
Baja California,
(Great Basin) o
cepto en su ext
meridional, *Hy*
salamandra roja
cus, salamandra
Aneides lugubri
fornia; *Eurycea*
rayas; *Typhlom*
lora, permanent
aguas subterrán
xas central; *Bol*
maño, con más
las, de México
salamandras vi

Subclase 5. Gimn
(Apoda).

Orden 10. Gim
Cuerpo alargado,
turas pélvicas; cr
modificada para
largas; piel lisa,
glándulas del lim
una jeringuilla

orte; familia do-
del Viejo Mundo.
ón americano de
ista el sur de Ca-
ojizas a los lados
gitud, huevos de-
el agua; *Taricha*
o californiano, y
desde California
castaño por enci-
23 cm de longi-
agua en pequeñas
urus cristatus, tri-
e color brillante,
ción de cría; *Sa-*
dra común, negra
5 cm de longitud,
atra, salamandra

Anguilas del Con-
ados; adultos con
ras, pero sin bran-
, 2 o 3 dedos en
e los Estados Uni-
as a Misuri y Vir-
dosas, pantanos y
1 m de longitud,
rejos de río y pe-
a Reciente.

s (Ambystomatoi-
n las apófisis pos-
a serie transversa
os vómeres, el an-
mandíbula inferior
pulmones presen-
iven en tierra; Pa-

MATIDAE). Dientes
de las coanas, a
es de los vómeres,
os; con párpados;
generalmente te-
érica del Norte al
meseta mexicana;
oma, 28 especies;
a (fig. 31-1 y 13-
l del Canadá a la
os hasta unos 40
ide unos 20 cm,
ocida con el nom-
salamandra mar-
Estados Unidos,

---

huevos depositados en lugares húmedos; *Dicamptodon ensatus,* costa del Pacífico, hasta 28 centímetros de longitud, las larvas pueden ser neoténicas; *Rhyacotriton olympicus,* noroeste de California hasta Washington, en corrientes de montaña frías, los pulmones miden sólo 6 mm de longitud; *Bathysiredon,* pedogénico, no se ha tenido noticias de que sufran metamorfosis, en los lagos mexicanos.

Pletodóntidos (Plethodontidae). Salamandras sin pulmones, salamandras cavernícolas. (lám. en color). Miden desde 2,5 hasta 30 cm, pero la mayoría no exceden los 15 cm de longitud; diminuto surco nasolabial desde cada abertura nasal hasta el labio superior; los dientes vomerinos generalmente en dos series arqueadas detrás de las coanas, continuándose posteriormente entre las órbitas, donde pueden formar una mancha paraesfenoidal única o par, aislada; párpados presentes; sin pulmones; piel delicada; la mayoría de los adultos son terrestres en lugares húmedos, donde son depositados los huevos y guardados por la hembra, los jóvenes emergen sin fase larvaria; unos pocos en arroyos fríos y con larvas acuáticas. Cretácico superior a Reciente. Unas 225 especies, 150 de ellas tropicales, Canadá meridional hasta Bolivia y Baja California, ninguna en la Gran Cuenca (Great Basin) o en las Montañas Rocosas, excepto en su extremo sur. 2 especies en Europa meridional, *Hydromantes; Pseudotriton ruber,* salamandra roja del Norte; *Desmognathus fuscus,* salamandra oscura; *Plethodon glutinosus; Aneides lugubris,* salamandra arborícola de California; *Eurycea bislineata,* salamandra de dos rayas; *Typhlomolge rathbuni,* ciega, casi incolora, permanentemente acuática, pedomórfica, en aguas subterráneas de Balcones Escarpment, Texas central; *Bolitoglossa,* el género de mayor tamaño, con más de 50 especies, muchas arborícolas, de México a Bolivia; *Thorius,* México, las salamandras vivientes más pequeñas.

Subclase 5. Gimnofiones (Gymnophiona) o Ápodos (Apoda).

Orden 10. Gimnofiones (Gymnophiona). Cecilias. Cuerpo alargado, delgado, sin extremidades ni cinturas pélvicas; cráneo compacto, con bóveda ósea, modificada para minar; muchas vértebras; costillas largas; piel lisa, con surcos transversales (annuli), glándulas del limo y glándulas que funcionan como una jeringuilla (descargan un líquido irritante); algunos con escamas dérmicas embebidas en bolsas anulares; un pequeño tentáculo protráctil entre el ojo y la abertura nasal; ojos sin párpados, degenerados, debajo de la piel o de los huesos maxilares; cola corta, ano cerca del extremo del cuerpo o en el mismo extremo; órgano copulador protráctil. El desarrollo de los fetos de las especies vivíparas depende de la ingestión de la secreción de células epiteliales arrancadas del oviducto materno por unos dientes fetales especializados. Tropicales. Un fósil del Paleoceno (una vértebra) del Brasil; unas 165 especies del Reciente.

Cecílidos (Cecilidae). India a Filipinas, Borneo, Java y las islas Seychelles; África oriental y occidental; de México hasta Argentina. *Gymnopis,* vive en galerías en suelo húmedo; se alimenta de invertebrados; algunos géneros y especies ponen sus huevos en el suelo húmedo, otras son vivíparas; algunos completan el desarrollo larvario en el huevo, otros tienen larvas acuáticas. *Gymnopis,* vivíparo; *Hypogeophis,* desarrollo directo.

Tiflonéctidos (Tiphlonectidae). Sudamérica septentrional; acuáticos; *Typhlonectes,* acuático toda la vida y vivíparo, produce hasta 9 embriones que crecen hasta 150 mm mucho antes del nacimiento.

Ictiófidos (Ichthyophiidae). Sudeste de Asia, Sudamérica septentrional; ovíparos; larva de vida libre. *Ichthyophis* (fig. 31-1).

Escolecomórfidos (Scolecomorphidae). África oriental; vivíparos; *Scolecomorphus.*

Rinatremátidos (Rhinatrematidae). Sudamérica septentrional; ovíparos; larvas de vida libre; *Rhinatrema.*

Bibliografía

En muchas revistas aparecen artículos sobre anfibios, especialmente en la revista trimestral *Copeia* (publicada por la American Society of Ichthyologists and Herpetologists), y en *Herpetologica* (Herpetologists League), en *Journal of Herpetology* (Society for the study of Amphibians and Reptiles) y el *British Journal of Herpetology* (British Society of Herpetologists). Para muchos Estados y provincias del Canadá existen listas locales que dan la distribución y la historia natural de los anfibios que se encuentran en dichas áreas. Se publica información sobre anfibios y reptiles de América en *The Catalogue of American Amphibians and Reptiles,* publicado por el Catalogue Committee of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles, American Museum of Natural History, Nueva York, N.Y. Las informaciones proporcionan una descripción concisa, bibliografía, mapa de distribución y otros datos para cada especie. Se han publicado más de 200 descripciones, en su mayoría de especies de América del Norte.

Andrada, J. 1980. Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. 155 pp., 94 fotografías en color, 8 dibujos a pluma, 58 mapas de distribución.

Arnold, E. N., y **J. A. Burton.** 1978. Guía de campo de los anfibios y reptiles de España y de Europa. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. 275 pp., 262 ilus. en color, 256 dibujos.

Bishop, S. C. 1943. Handbook of salamanders of the United States, of Canada and of Lower California. Ithaca, N.Y., Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press. XIV + 555 pp. *Con excelentes informaciones sobre la historia natural, pero con taxonomía anticuada.*

Blair, W. F. (dir.). 1972. Evolution of the genus *Bufo.* Austin, University of Texas Pres. VIII + 459 pp. *Relaciones evolutivas entre los sapos determinadas por una variedad de métodos.*

Cochran, D. M. 1961. Living amphibians of the world. Garden City, N.Y., Doubleday & Co., Inc. 199 pp., 220 figs., incl. 77 en color.

———, y **C. J. Goin.** 1970. The new field book of reptiles and amphibians. Nueva York, G. P. Puntnam's Sons. XXII + 359 pp., 16 láms., 100 figs. *Identificación y hábitos de todas las especies de los Estados Unidos.*

Conant, R. 1975. A field guide to reptiles and amphibians of eastern and central North America. Boston, Houghton Mifflin Co. XVIII + 429 pp., 32 láms. en color, 105 figs. *Identificación, breve estudio de los hábitos, distribución con mapas; esta guía cubre los Estados Unidos y el Canadá al este del meridiano 100.*

Goin, C. J., O. B. Goin, y **G. R. Zug.** 1978. Introduction to herpetology, 3.ª ed. San Francisco, W. H. Freeman and Company. XI + 378 pp. *Introducción al estudio de los anfibios y reptiles.*

Lofts, B. 1974. Physiology of the Amphibia. Vol. II. Nueva York, Academic Press, Inc. XI + 592 pp., 114 figs. *Se centra fundamentalmente en los procesos fisiológicos y ambientales asociados con la reprodución de los anfibios.*

Moore, J. A. (dir.). 1964. Physiology of the Amphibia. Vol. I. Nueva York, Academic Press Inc. XII + 654 pp., pocas figs. *Digestión, respiración, metabolismo y utilidad de los anfibios para aclarar los procesos del desarrollo, la metamorfosis y la regeneración.*

Muntz, W. R. A. 1964. Vision in frogs. *Sci. Am.,* vol. 210, núm. 3, pp. 110-119. *La respuesta de la rana a la luz azul y el papel analizador de la retina.*

Noble, G. K. 1931. Biology of the Amphibia. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. Reimpreso 1955. Dover Publications, Inc. XIII + 577 pp., 174 figs. *Estructura, función, ciclos biológicos y clasificación.*

Porter, K. R. 1972. Herpetology. Filadelfia, W. B. Saunders Company. XI + 524 pp. *Libro de texto sobre herpetología; estructura, función, origen, relaciones, distribución y historia natural de los anfibios y reptiles.*

Stebbins, R. C. 1966. A field guide to western reptiles and amphibians, Boston, Houghton Mifflin Co. XIV + 270 pp., 39 láms., 39 figs. *Identificación, costumbres, distribución; con mapas.*

Twitty, V. C. 1966. Of scientists and salamanders. San Francisco and London, W. H. Freeman and Co. IX + 178 pp., 59 figs. *Autobiografía de un científico y el importante papel de las salamandras en la investigación experimental y de campo.*

Vial, J. L. 1973. Evolutionary biology of the anurans. Columbia, University of Missouri Press, XI + 470 páginas.

Wake, M. H. 1977. The reproductive biology of caecilians: an evolutionary perspective. En The reproductive biology of amphibians. Taylor, D. H. y S. I. Guttman, dirs. Nueva York, Plenum Publishing Corp. 475 pp.

Wright, A. A., y **A. H. Wright.** 1949. Handbook of frogs and toads of the United States and Canada. 3.ª ed. Ithaca, N.Y., Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press. XI + 652 pp., 163 figs. *Claves y descripciones.*

32

Clase Re

La clase Reptiles c
pientes (orden Esca
Quelonios), los coco
codrílidos) y la tuat
nodon punctatum, or
1). Éstos representan
catorce órdenes cono
el Mesozoico, la Edac
que eran los animale
la clase se refiere al
arrastrarse), y el estu
na «herpetología» (G

32-1 Características

1 Cuerpo cubierto p
mucosa), generaln
ectodérmicos; poc
2 Dos pares de extr
con cinco dedos q
y adaptadas a co
las tortugas mari
forma de paleta, e
gartos y faltan en
serpientes (vestigi
3 Esqueleto complet
un cóndilo occipit

ıente en los pro-
asociados con la

y of the Amphibia.
·ess Inc. XII + 654
iración, metabolis-
ıra aclarar los pro-
rfosis y la regene-

·ogs. Sci. Am., vol.
ıuesta de la rana a
· de la retina.
ɜ Amphibia. Nueva
ıy. Reimpreso 1955.
577 pp., 174 figs.
'ógicos y clasifica-

ladelfia, W. B. Saun-
bro de texto sobre
ón, origen, relacio-
ural de los anfibios

to western reptiles
ıton Mifflin Co. XIV
entificación, costum-

nd salamanders. San
. Freeman and Co.
·afia de un científico
alamandras en la in-
campo.
ogy of the anurans.
ɔuri Press, XI + 470

ive biology of caeci-
ctive. En The repro-
Taylor, D. H. y S. I.
num Publishing Corp.

1949. Handbook of
ted States and Ca-
ıstock Publishing As-
ɜll University Press.
y descripciones.

32

Clase Reptiles

La clase REPTILES comprende los lagartos y serpientes (orden ESCAMOSOS), las tortugas (orden QUELONIOS), los cocodrilos y caimanes (orden COCODRÍLIDOS) y la tuatara de Nueva Zelanda (*Sphenodon punctatum,* orden RINCOCÉFALOS). (Fig. 32-1). Éstos representan a cuatro, solamente, de los catorce órdenes conocidos que florecieron durante el Mesozoico, la Edad de los Reptiles, época en la que eran los animales dominantes. El nombre de la clase se refiere al modo de andar (Lat. *reptare,* arrastrarse), y el estudio de los reptiles se denomina «herpetología» (Gr. *herpeton,* reptil).

32-1 Características

1 Cuerpo cubierto por una piel seca y córnea (no mucosa), generalmente con escamas o escudos ectodérmicos; pocas glándulas superficiales.

2 Dos pares de extremidades, ambas típicamente con cinco dedos que terminan en uñas córneas, y adaptadas a correr, arrastrarse o trepar; en las tortugas marinas las extremidades tienen forma de paleta, están reducidas en algunos lagartos y faltan en otros lagartos y en todas las serpientes (vestigios en las boas, etc).

3 Esqueleto completamente osificado; cráneo con un cóndilo occipital.

4 Corazón incompletamente dividido en cuatro cámaras, dos aurículas y un ventrículo parcialmente dividido (los ventrículos están separados en los cocodrilos); un par de arcos aórticos; glóbulos rojos nucleados, biconvexos y ovales.

5 Respiración por pulmones; respiración faríngea y cloacal en algunas tortugas acuáticas.

6 Doce pares de nervios craneales.

7 Excreción por riñones metanéfricos; los desechos nitrogenados de los lagartos, serpientes y quelonios terrestres son principalmente ácido úrico.

8 Temperatura del cuerpo variable (poiquilotermos).

9 Fecundación interna, generalmente por medio de órganos copuladores; huevos grandes con mucho vitelo, dentro de cáscaras coriáceas o calizas; suelen ponerlos, pero en algunos lagartos y serpientes la hembra los retiene durante el desarrollo.

10 Segmentación meroblástica; membranas embrionarias (amnios, corion, saco vitelino y alantoides) presentes durante el desarrollo; los individuos jóvenes, cuando salen del huevo, se parecen a los adultos; sin metamorfosis.

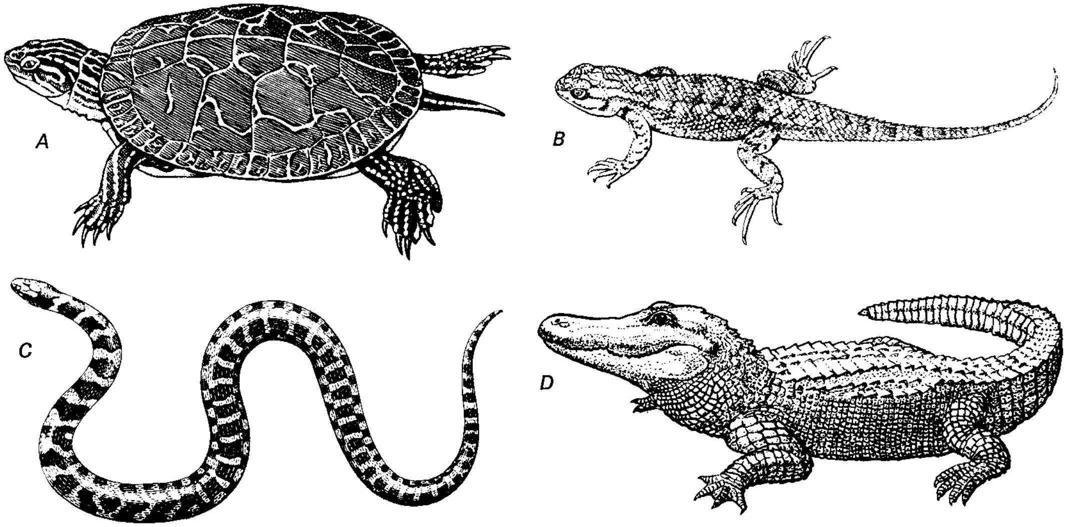


Fig. 32-1 Tipos de reptiles vivientes (Clase REPTILES). Todos reducidos, pero no a la misma escala. *A.* Tortuga pintada *(Chrysemys,* Orden QUELONIOS). *B.* Lagarto *(Sceloporus)* y *C.* Serpiente acuática *(Natrix,* ambos del orden ESCAMOSOS). *D.* Caimán *(Alligator,* Orden COCODRILOS). *(A., B, C, según Stebbins, Amphibians and reptiles of western North América; D, según Palmer, Field book of natural history.)*

Los reptiles son superiores a los anfibios por poseer: 1) una cubierta del cuerpo seca y escamosa apropiada para la vida lejos del agua; 2) extremidades adaptadas a una locomoción rápida; 3) mayor separación de la sangre oxigenada y la no oxigenada en el corazón; 4) osificación completa del esqueleto, y 5) huevos adaptados para el desarrollo en tierra, con membranas y cáscaras que protegen al embrión. Los reptiles carecen de la cubierta del cuerpo aislante, la temperatura del cuerpo regulada internamente y algunos otros rasgos de las aves y mamíferos.

32-2 Evolución

El primer grupo vertebrado que se adaptó a vivir en los lugares secos fue el de los reptiles. Algunas de las características que hicieron posible esta adaptación son las siguientes:

1 Aumento de la resistencia de la piel a la pérdida de agua (en comparación con los anfibios). Las glándulas de la piel, importantes en la respiración cutánea de los anfibios, fueron perdiendo importancia a medida que los pulmones asumían el papel principal en la respiración y las glándulas venenosas cedían su puesto a otros métodos de defensa.
2 Engrosamiento y cornificación de la piel, con el abandono de su función respiratoria. De este modo, la piel proporcionó una mayor protección contra los peligros de la abrasión y la pérdida de agua en los ambientes secos. No obstante, se conservaron pequeñas áreas de piel delgada entre las escamas de los reptiles, proporcionando una cierta flexibilidad en partes que de otro modo se habrían convertido en una rígida armadura dérmica.
3 Uñas que protegen las puntas de los dedos y contribuyen a la locomoción en superficies quebradas.
4 Órgano copulador (ausente o poco común en los vertebrados inferiores) para transferir directamente los espermatozoides al conducto reproductor de la hembra.
5 Huevos con cáscaras resistentes a la pérdida de agua y con una cámara llena de líquido, la cavidad amniótica, que protege al embrión de la desecación y de lesiones (pár. 32-26).
6 Reducción de la pérdida de agua a través de la orina al producir una excreción y una orina hipertónica (principalmente en las especies de lugares áridos) formadas por desechos nitrogenados como el ácido úrico.
7 Disminución y aumento general de la escala de temperaturas seleccionadas para su actividad, lo

que permite una m
más cálidas del an
que algunos grupos
nosaurios, fueran h
8 Papel de la lengua
ción sensorial quím
externo, a los órga
transporte de agua
(pár. 31-2).

Aunque los reptile
hábitats principales, l
son fundamentalment
dancia en las regione
vertebrados diurnos
nes desérticas, y las s
positivos quimiorrece
han convertido en l
subterráneos más imp
dos.

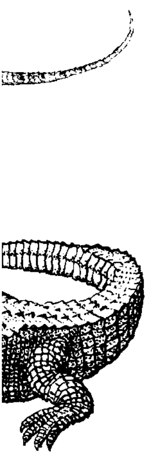
32-3 Tamaño

Los reptiles fósiles o
gartos y los grandes
más de 24 m, los may
cidos. Entre los repti
constituyen el pitón r
10 m; la anaconda su
vez 11 m; el dragón
densis), 3 m; un pari
vez 5 m; y la tortug
los 2 m, con un peso
terrestres de las Galá
de longitud y antigu
de 180 kg. Los grand
4,5 m, y se ha inform
que mide 7 m. Algun
(Leptotyphlops y *Typ*
longitud, y un lagart
de las Antillas mide
mayor parte de las s
nen de 25 a 150 cm d
len tener menos de 30

Estructur

32-4 Rasgos extern

El cuerpo comprende
cola distintos; cada u



. misma es-
:. Serpiente
ILOS). (A.,
almer, Field

ón de la piel, con el
respiratoria. De este
ına mayor protección
brasión y la pérdida
ecos. No obstante, se
; de piel delgada en-
tiles, proporcionando
artes que de otro mo-
. una rígida armadura

ntas de los dedos y
ın en superficies que-

o poco común en los
ra transferir directa-
al conducto reproduc-

entes a la pérdida de
ena de líquido, la ca-
ege al embrión de la
ıár. 32-26).
e agua a través de la
creción y una orina
: en las especies de lu-
ır desechos nitrogena-

eneral de la escala de
para su actividad, lo

---

que permite una mayor explotación de las partes más cálidas del ambiente térmico; es probable que algunos grupos fósiles, incluidos algunos dinosaurios, fueran homeotermos.

8 Papel de la lengua en el transporte de información sensorial química, procedente del ambiente externo, a los órganos de Jacobson al faltar el transporte de agua que se halla en los anfibios (pár. 31-2).

Aunque los reptiles han penetrado en todos los hábitats principales, las características mencionadas son fundamentalmente responsables de su abundancia en las regiones áridas y semiáridas. Son los vertebrados diurnos dominantes de muchas regiones desérticas, y las serpientes, delgadas y con dispositivos quimiorreceptores bien desarrollados, se han convertido en los vertebrados depredadores subterráneos más importantes de estos lugares áridos.

32-3 Tamaño

Los reptiles fósiles oscilan entre los pequeños lagartos y los grandes dinosaurios saurópodos, de más de 24 m, los mayores animales terrestres conocidos. Entre los reptiles vivientes, los extremos lo constituyen el pitón reticulado del sudeste de Asia, 10 m; la anaconda sudamericana, más de 9 m, tal vez 11 m; el dragón de Komodo *(Varanus komodensis),* 3 m; un pariente menor. *V. salvadorii,* tal vez 5 m; y la tortuga laúd, que puede sobrepasar los 2 m, con un peso de 544 kg. Algunas tortugas terrestres de las Galápagos miden más de 120 cm de longitud y antiguamente llegaban a pesar más de 180 kg. Los grandes cocodrilos miden de 2,5 a 4,5 m, y se ha informado del cocodrilo del Orinoco que mide 7 m. Algunas serpientes ciegas minadoras *(Leptotyphlops* y *Typhlops)* miden unos 15 cm de longitud, y un lagarto, un geco *(Sphaerodactylus)* de las Antillas mide unos 5 cm de longitud. La mayor parte de las serpientes norteamericanas tienen de 25 a 150 cm de longitud, y los lagartos suelen tener menos de 30 cm.

Estructura de un reptil: el caimán

32-4 Rasgos externos

El **cuerpo** comprende una cabeza, cuello, tronco y cola distintos; cada una de las cortas **extremidades** lleva dedos terminados en uñas córneas y con membranas interdigitales. La **boca** es larga y tiene en sus bordes dientes cónicos, implantados en alvéolos. Cerca del extremo del hocico hay dos pequeñas **aberturas nasales** valvulares. Los **ojos** son grandes y laterales, con párpados superiores e inferiores y una **membrana nictitante** transparente se mueve hacia atrás, debajo de los párpados. La pequeña abertura del **oído** está situada detrás del ojo y debajo de un pliegue de la piel. El **ano** es una hendidura longitudinal, situada detrás de la base de las extremidades posteriores.

32-5 Cubierta del cuerpo

La **piel,** gruesa y coriácea, forma **escamas córneas** (o escudos) rectangulares sobre la mayor parte del tronco y de la cola. Las escamas suelen estar dispuestas en series transversales y longitudinales, con surcos de piel más blanda entre ellas. La capa córnea exterior se desgasta y la superficie gastada es reemplazada por capas córneas de la epidermis de debajo. Los adultos poseen unas **placas dérmicas** óseas *(osteodermos),* separadas, debajo de las escamas dorsales del cuello y de la cola; éstas son rectangulares u ovales, a menudo con fositas, y algunas poseen una quilla media. Algunas especies tienen también osteodermos en el vientre. Existen dos pares de **glándulas del almizcle** epidérmicas; un par descarga a cada lado de la superficie inferior de la mandíbula, y el otro par dentro de la cloaca.

32-6 Esqueleto (fig. 32-2)

El **esqueleto cefálico,** macizo, incluye un hocico alargado, y los huesos suelen poseer fositas en los adultos viejos. La larga mandíbula inferior se articula a cada lado del borde posterior del cráneo con un hueso cuadrado fijo. Ventralmente, en el cráneo, está el largo **paladar duro** sobre el cual están los conductos respiratorios.

La **columna vertebral** comprende cinco tipos de vértebras: 9 cervicales, 10 torácicas, 5 lumbares, 2 sacras y unas 39 caudales. En las vértebras cervicales se articulan cortas **costillas cervicales** libres; las vértebras torácicas y el esternón se comunican por **costillas torácicas,** con expansiones cartilaginosas ventrales, y entre el esternón y los huesos púbicos hay siete pares de **costillas abdominales** *(gastralios)* en forma de V, sostenidas en una serie longitudinal por ligamentos.

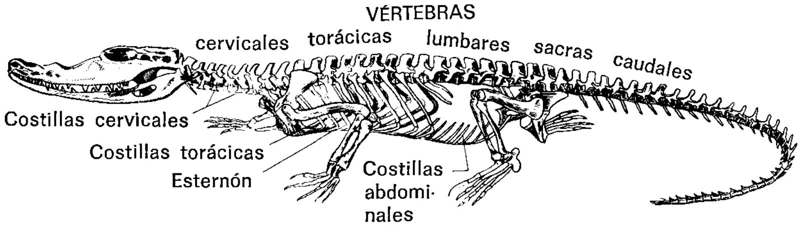

VÉRTEBRAS
cervicales
torácicas
lumbares
sacras
caudales
Costillas cervicales
Costillas torácicas
Esternón
Costillas abdominales

Fig. 32-2 Esqueleto de cocodrilo. *(Adaptado de Claus.)*

32-7 Sistema muscular (fig. 32-3)

Comparado con una rana, el caimán posee más diversidad en sus músculos, con lo cual guarda relación con la mayor variedad de sus movimientos, tanto en tierra como en el agua. Los músculos de la cabeza, el cuello y las extremidades están bien diferenciados, aunque, en conjunto, menos que en un mamífero. Los músculos segmentarios de la columna vertebral, las costillas y la cola son muy aparentes.

32-8 Sistema digestivo

La gran **boca** (fig. 32-4) puede abrirse mucho y posee robustos **dientes** que sirven para la defensa y el ataque, y también para coger grandes presas y retorcerlas. La **lengua** es plana y está situada en el suelo de la boca, pero no es protráctil. En el borde posterior de la lengua hay un pliegue transverso enfrente de otro semejante existente sobre el paladar; cuando se comprimen mutuamente cierran el paso de la cavidad bucal a la faringe; de esta manera un caimán en el agua puede abrir la boca sin que entre agua en sus pulmones. Después de una corta **faringe** viene el **esófago,** que es un tubo alargado que conduce al **estómago.** Este último comprende una gran región esférica o fundus y una pequeña región pilórica en el lado derecho. Ésta comunica con el **intestino delgado,** que está arrollado y se continúa con el **recto,** que es mayor y desemboca en la **cloaca** y el **ano.** El **hígado,** bilobulado, está delante del estómago, y el **páncreas** está en la primera asa, o asa duodenal, del intestino; los conductos de ambos entran en la parte anterior del intestino. La cloaca es la desembocadura común de los sistemas digestivo, excretor y reproductor.

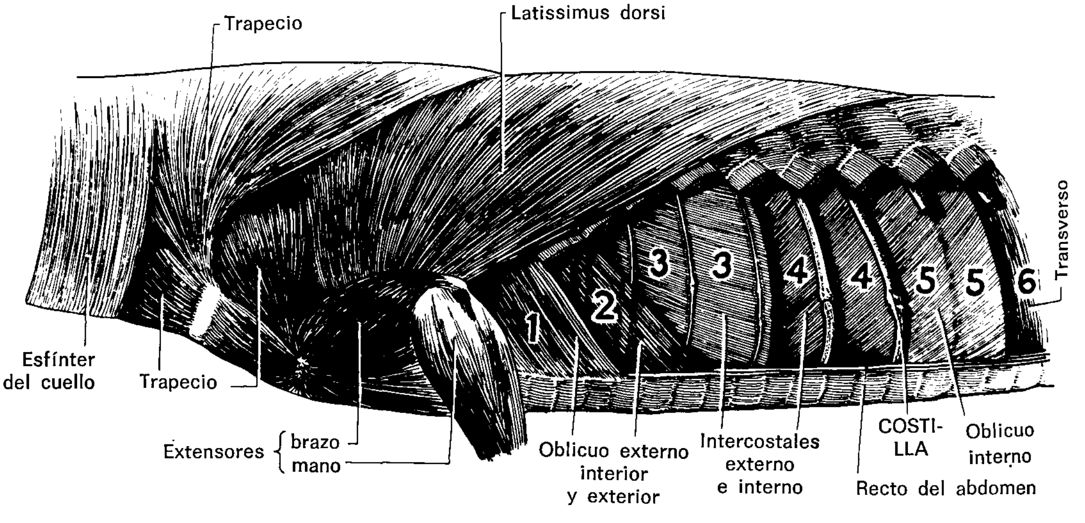

Trapecio
Latissimus dorsi
Transverso
1
2
3
3
4
4
5
5
6
Esfínter del cuello
Trapecio
Extensores
brazo
mano
Oblicuo externo interior y exterior
Intercostales externo e interno
COSTILLA
Oblicuo interno
Recto del abdomen

Fig. 32-3 Músculos de un lagarto *(Lacerta).* Detrás del «brazo» las capas sucesivas de músculos se han levantado para dejar al descubierto los de debajo: 1, estrato más externo; 6, estrato más interno. *(Según Nierstrasz & Hirsch.)*

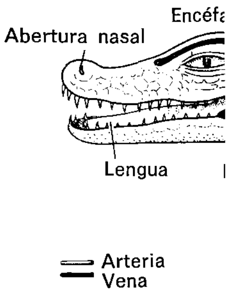

Encéf
Abertura nasal
Lengua
Arteria
Vena

Fig. 32-4 C

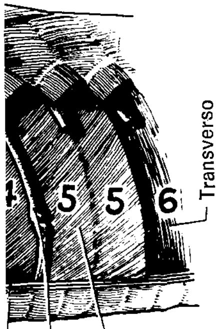
32-9 Sistema circul

El **corazón** está situ
del tórax; está form
noso, dos **aurículas** y
los están completame
lidos e imperfectame
sangre de las venas p
so, 2) la aurícula der
4) la arteria pulmona
nas pulmonares de l
izquierda y 7) el ven
par de **arcos aórtico**
esófago; de la base
rias carótidas conduc
una **arteria subclavia**
Los dos arcos aórtico
aorta dorsal que dist
de la cavidad del cu
teriores y a la cola.
1) por una **vena cav**
coge de la cabeza, el
2) por una **vena cav**
par que recoge de lo
riñones; 3) por una
del tubo digestivo, y
niéndose de nuevo e
4) por una **vena epig**
dad abdominal, que r
teriores, la cola y el
sembocan en el seno

32-10 Sistema resp

El aire entra por las
encima del paladar d
o **coanas,** situadas
la **glotis** a la laringe

un pliegue transverso
xistente sobre el pala-
nutuamente cierran el
ı faringe; de esta ma-
uede abrir la boca sin
ones. Después de una
ı, que es un tubo alar-
ıgo. Este último com-
érica o fundus y una
el lado derecho. Ésta
elgado, que está arro-
recto, que es mayor y
l ano. El hígado, bilo-
:ómago, y el páncreas
sa duodenal, del intes-
ɔs entran en la parte
oaca es la desemboca-
s digestivo, excretor y



łecto del abdomen

e músculos se
, estrato más

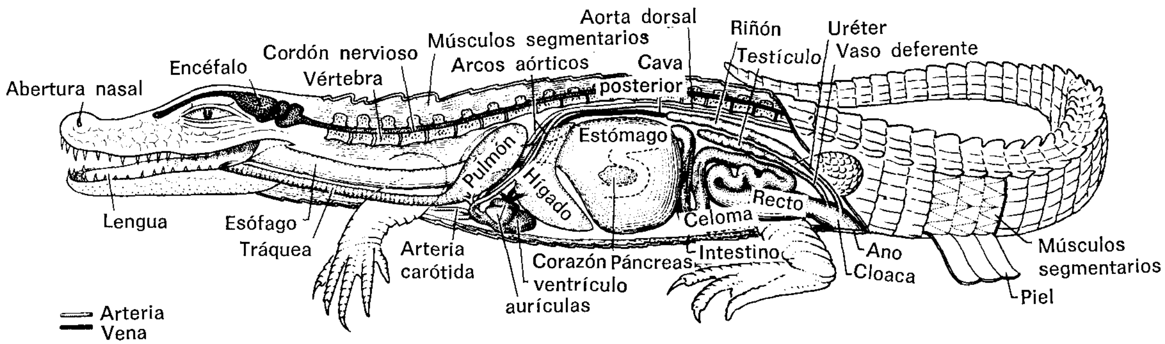


Fig. 32-4 **Caimán americano. Organización general.**

32-9 Sistema circulatorio

El **corazón** está situado en la parte anteroventral del tórax; está formado por un pequeño **seno venoso,** dos **aurículas** y dos **ventrículos.** Los ventrículos están completamente separados en los cocodrílidos e imperfectamente en los demás reptiles. La sangre de las venas pasa a través del 1) seno venoso, 2) la aurícula derecha, 3) el ventrículo derecho, 4) la arteria pulmonar a cada pulmón, y 5) las venas pulmonares de los pulmones a 6) la aurícula izquierda y 7) el ventrículo izquierdo. Sale por un par de **arcos aórticos** que rodean dorsalmente el esófago; de la base del arco derecho las dos **arterias carótidas** conducen al cuello y a la cabeza y una **arteria subclavia** a cada extremidad anterior. Los dos arcos aórticos se unen dorsalmente en una **aorta dorsal** que distribuye la sangre a los órganos de la cavidad del cuerpo, a las extremidades posteriores y a la cola. La sangre venosa es recogida 1) por una **vena cava anterior** a cada lado que recoge de la cabeza, el cuello y las patas anteriores; 2) por una **vena cava posterior** medio dorsal e impar que recoge de los órganos reproductores y los riñones; 3) por una **vena porta hepática** que recoge del tubo digestivo, y se capilariza en el hígado, reuniéndose de nuevo en una corta vena hepática, y 4) por una **vena epigástrica,** a cada lado de la cavidad abdominal, que recoge de las extremidades posteriores, la cola y el cuerpo. Todas estas venas desembocan en el seno venoso.

32-10 Sistema respiratorio

El aire entra por las **aberturas nasales** y pasa por encima del paladar duro a las fosas nasales internas, o **coanas,** situadas detrás del velo, y de allí por la **glotis** a la laringe, inmediatamente detrás de la lengua. La **laringe** está sostenida por algunos cartílagos y contiene las **cuerdas vocales** pares; comunica con la **tráquea,** que es tubular, y está reforzada por anillos cartilaginosos. La tráquea se extiende por la parte anterior del tórax y se divide en dos cortos **bronquios** que van uno a cada pulmón. Los **pulmones** están divididos por tabiques internos más altos que en la rana y más esponjosos.

32-11 Sistema excretor

Los dos **riñones,** planos y lobulados, están situados en la parte dorsal y posterior de la cavidad del cuerpo; de cada uno de ellos parte un **uréter** que se extiende hasta un lado de la cloaca.

32-12 Sistema nervioso y órganos de los sentidos

En el **encéfalo** (fig. 9-6) *se hallan dos lóbulos olfatorios* alargados que comunican con los grandes hemisferios cerebrales; detrás de estos últimos se hallan los dos lóbulos ópticos ovales. Inmediatamente está el cerebelo, en situación media y de forma de pera, que es mayor que en los anfibios. La medula oblongada está expansionada lateralmente, debajo del cerebelo, y luego se estrecha para formar el **cordón nervioso** espinal. Ventralmente, entre las bases de los hemisferios cerebrales, están los conductos y los nervios ópticos, seguidos por el infundíbulo y la hipófisis. Hay doce pares de **nervios craneales** y un par de **nervios espinales** en cada somito del cuerpo.

En la lengua hay **papilas gustativas** y **células olfatorias** en la nariz. Los ojos poseen **glándulas lacrimales** que mantienen húmeda la córnea, o superficie del globo ocular, cuando se halla fuera del agua. El oído es del tipo característico de los vertebrados terrestres. Cada oído posee un corto **conducto auditivo externo** debajo de un repliegue de la piel, con una **membrana timpánica** en el extremo interno, una cavidad timpánica u oído medio, que aloja el hueso del oído, o estribo, y el oído interno, en el que se hallan los tres conductos semicirculares y el órgano del oído. Desde cada cavidad timpánica sale una **trompa de Eustaquio** y las dos se abren conjuntamente en el techo de la faringe, detrás de las coanas. En otros vertebrados, las trompas se abren separadamente a cada lado de la faringe.

32-13 Sistema reproductor

Las gónadas son pares y los conductos de ambos sexos se parecen mucho en los individuos jóvenes. En los machos maduros los **testículos** son redondeados y están situados cerca del borde ventral medio de los riñones; un **vaso deferente** procedente de cada uno se dirige hacia atrás, entra en la cloaca inmediatamente por delante del uréter y desemboca en el **pene,** que es único y medio y está situado en la pared inferior de la cloaca. En la hembra adulta hay dos **ovarios** situados también cerca de los riñones. Cerca del extremo anterior de los riñones hay un embudo abierto del **oviducto,** y éste se dirige hacia atrás, a la cloaca. Los óvulos se forman en los ovarios y pasan a los embudos; en los oviductos son fecundados y recubiertos de albúmina, de las membranas de la cáscara y de la cáscara propiamente dicha, antes de puestos.

32-14 Historia natural

Muchos cocodrílidos, incluido el caimán, viven en los pantanos y ríos, y otros viven en las costas marinas. Excavan galerías en las orillas de los ríos para guarecerse y comen varias clases de animales: hormigas, moluscos y vertebrados, incluidos perros y cerdos, pero raramente atacan al hombre. La hembra del caimán americano construye un nido con vegetales en descomposición y pone de treinta a sesenta huevos que son incubados, por la descomposición que se produce en el nido, durante sesenta días. Los pequeños tienen de 20 a 24 cm de longitud al salir del huevo y crecen unos 30 cm por año. A los diez años los machos tienen unos 280 centímetros de longitud y pesan unos 113 kilogramos, las hembras unos 220 cm y unos 51 kilogramos.

Estructura de otros reptiles

32-15 Cubierta del cuerpo (fig. 32-5)

La mayoría de los reptiles no tienen la piel glandular, que consiste en una epidermis estratificada y una dermis subyacente. La capa germinativa de la epidermis produce células que pasan a la superficie, se cornifican y forman la cubierta externa del cuerpo.

La epidermis desarrolla una capa externa, dura, de β-queratina, y una capa interna, más blanda, de α-queratina. La capa α predomina en la región de articulación de las escamas y permite que la piel se estire. La superficie de las escamas tiene a menudo surcos, tubérculos o espinas, que dispersan la luz y reducen la cantidad de radiación que penetra profundamente en el cuerpo. Estos relieves han dado lugar, en los gecos y los anolis de Carolina, a las sedas digitales que cubren la superficie inferior de las puntas ensanchadas de los dedos y que con-

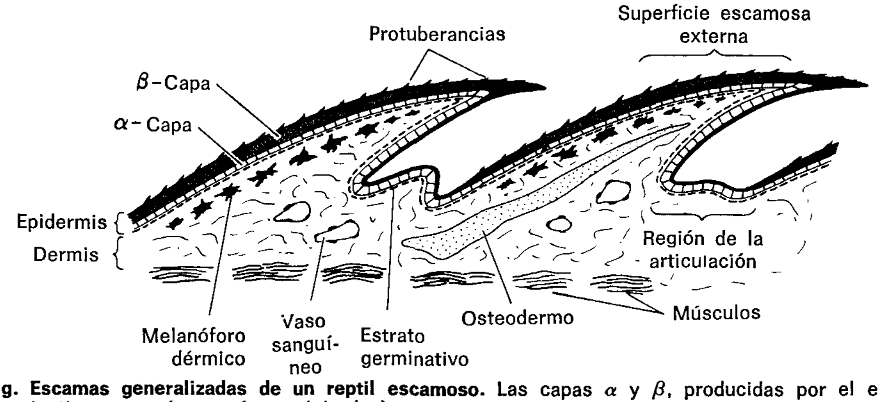


Fig. Escamas generalizadas de un reptil escamoso. Las capas α y β, producidas por el estrato germinativo, son córneas (queratinizadas).

tribuyen a que estos
colgados de superfici
tidas). Las células e
sí por numerosos «pu
resisten a la tracción
principalmente en te
lulas pigmentarias, v
algunas especies incl
mos). Las fibras de t
tas en capas definid
cie; las fibras de cad
en ángulo recto con
debajo o encima, y t
de unos 45° con el e
que atraviesan la ep
dermis mantienen la
estructural proporcio
en un tejido de pañ
de forma que la pie
ejemplo, cuando un
grande o cuando un
acto de cortejo. El
mente constante en
posición de las escan
de los reptiles.

La epidermis exte
tervalos en los laga
muda, la capa germi
tícula debajo de la
prende por disoluci
con producción de u
epidermis. En las se
la cutícula que cubr
ralmente la visión
creencia popular de
en agosto, época en
pientes y de los lag
se desprende entera
dan a pedazos. El ca
bel resulta de la con
ficada, más gruesa,
das sucesivas (figura
manes no experimen
cie externa se desga

32-16 Coloración

Algunos lagartos y
delos de coloración
franjas de colores
romboidales o recta
rias (cromatóforos)

tribuyen a que estos animales puedan permanecer colgados de superficies verticales (o incluso invertidas). Las células epidérmicas están unidas entre sí por numerosos «puentes» intercelulares finos, que resisten a la tracción mecánica. La dermis consiste principalmente en tejido conjuntivo y contiene células pigmentarias, vasos sanguíneos y nervios; en algunas especies incluye huesos dérmicos *(osteodermos).* Las fibras de tejido conjuntivo están dispuestas en capas definidas, casi paralelas a la superficie; las fibras de cada capa están aproximadamente en ángulo recto con las situadas inmediatamente debajo o encima, y todas juntas forman un ángulo de unos 45° con el eje del cuerpo. Pequeñas fibras que atraviesan la epidermis y que penetran en la dermis mantienen la piel unida. Esta disposición estructural proporciona resistencia mecánica, como en un tejido de paño, pero en cambio es elástica, de forma que la piel se puede estirar, como, por ejemplo, cuando una serpiente engulle una presa grande o cuando un lagarto se hincha al realizar su acto de cortejo. El modelo de escama es esencialmente constante en cada especie, y la forma y disposición de las escamas es útil para la clasificación de los reptiles.

La epidermis externa, cornificada, se muda a intervalos en los lagartos y serpientes. Antes de la muda, la capa germinativa produce una nueva cutícula debajo de la antigua. Entonces ésta se desprende por disolución de las células de su base, con producción de una cierta humedad entre ambas epidermis. En las serpientes, el desprendimiento de la cutícula que cubre los ojos puede dañar temporalmente la visión del animal, de donde viene la creencia popular de que las serpientes son ciegas en agosto, época en que mudan. La piel de las serpientes y de los lagartos de patas cortas o ápodos se desprende entera, pero algunos lagartos la mudan a pedazos. El cascabel de la serpiente de cascabel resulta de la conservación de la cubierta cornificada, más gruesa, del extremo de la cola, en mudas sucesivas (figura 32-14). Las tortugas y los caimanes no experimentan la muda, pero la superficie externa se desgasta gradualmente.

32-16 Coloración

Algunos lagartos y muchas serpientes poseen modelos de coloración muy brillantes y hermosos: franjas de colores alternados, manchas y marcas romboidales o rectangulares. Sus células pigmentarias (cromatóforos) se parecen a las de los anfibios (pár. 31-5, fig. 31-4). En el anolis de Carolina *(Anolis carolinensis),* que puede cambiar rápidamente el color de verde a castaño, los cromatóforos amarillos (xantóforos) se encuentran justamente debajo de la epidermis. Debajo de ellos hay iridóforos blancuzcos y, todavía a mayor profundidad, hay grandes melanóforos ramificados. Las ramas de los melanóforos se extienden entre los iridóforos y alrededor de ellos, y entre los xantóforos y la epidermis. Cuando la melanina penetra en las ramas de los melanóforos oculta más o menos los demás cromatóforos. En la fase verde, la melanina está concentrada, pero en la fase oscura está dispersada y el lagarto es castaño.

Numerosos lagartos pueden cambiar de color. Algunas especies pasan de la fase clara a la fase oscura en un intervalo de 1 a 10 minutos en respuesta a cambios de luz y de temperatura, a excitación u otros factores. Muchos de ellos adoptan la fase oscura cuando hace frío o están en la oscuridad, pero algunos son de color pálido en las noches calurosas. La excitación o el miedo pueden causar el palidecimiento u oscurecimiento de la piel, o ambos fenómenos, según las especies. Los cambios de color se hallan bajo control hormonal y nervioso. Las respuestas a la luz pueden iniciarse a través de los ojos o del cerebro, o directamente por la piel. La liberación de **intermedina** por parte de la pituitaria, que dispersa la melanina, es desencadenada por impulsos nerviosos procedentes del ojo o del cerebro. La liberación de epinefrina, que concentra la melanina y causa el palidecimiento de la piel, está bajo control hormonal y nervioso. El poder cambiar de color puede ayudar a algunos lagartos a esconderse gracias a su capacidad de adaptarse al color del fondo ambiental. También puede ayudar a regular la temperatura del cuerpo con mayor eficacia al influir en el grado de absorción dérmica y de reflexión de la luz solar. La mayoría de los demás reptiles tienen poca capacidad de cambio de color.

El peritoneo negro de muchos lagartos diurnos del desierto parece tener como función principal la absorción de la luz ultravioleta, que induce mutaciones.

32-17 Tortugas

El cuerpo está encerrado en un caparazón oval formado por una capa de huesos planos como placas, con un modelo definido y unidos estrechamente entre sí, sobre los cuales hay una cubierta de escudos córneos, también dispuestos regularmente (fig. 32-6). La parte dorsal convexa es el **espaldar,** y la ventral, más plana, el **peto.** Las vértebras torácicas y las costillas suelen estar soldadas al espaldar óseo. Las tortugas de caparazón blando tienen el tegumento coriáceo, no dividido en escudos, y el caparazón está poco osificado. La cabeza, la cola y las patas de las tortugas se retraen entre las dos partes del caparazón y en la mayor parte de las especies pueden retraerse del todo entre los bordes del espaldar y el peto para mayor seguridad. Las mandíbulas carecen de dientes, pero poseen un robusto manto cornificado que sirve para cortar, desgarrar y aplastar el alimento. Los dedos terminan en uñas córneas que son útiles para arrastrarse o para cavar. En las tortugas terrestres los pies son rechonchos y en las tortugas marinas las patas tienen forma de paleta, para nadar. El sistema excretor comprende una vejiga, y la orina es líquida y contiene urea y ácido úrico. El macho tiene un pene eréctil en la pared ventral de la cloaca. Conectados con la cloaca de las tortugas acuáticas hay unos sacos vasculares de paredes delgadas que funcionan como «branquias cloacales» cuando el animal está sumergido.

32-18 Sphenodon (fig. 32-17)

La tuatara, el único miembro viviente del orden de los Rincocéfalos, está limitado a Nueva Zelanda. Es parecida a un lagarto en su aspecto externo pero tiene varios caracteres primitivos, a saber: 1) dos arcos temporales en el cráneo; 2) boca con una ancha bóvedas; 3) firme fijación del cuadrado; 4) dientes firmemente fijados en los bordes de las mandíbulas; 5) un ojo parietal medio; 6) costillas abdominales persistentes; 7) falta de órgano copulador, y 8) preferencias por una temperatura baja, de 4 a 28°C, con un término medio de 18°C, como se ha visto en experimentos de laboratorio.

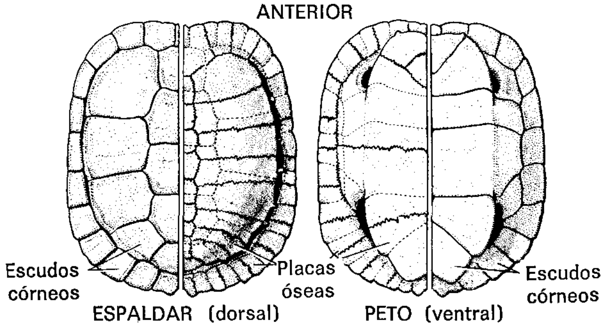


Fig. 32-6 El caparazón de una tortuga *(Chrysemys)*, donde se ve la disposición de los escudos córneos externos, que cubren las placas óseas de debajo.

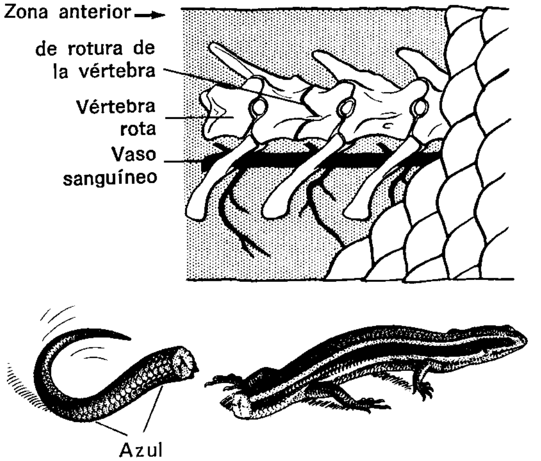


Fig. 32-7 Vista lateral de las vértebras caudales del escinco de cola azul *(Eumeces skiltonianus)* en que se muestran las zonas de rotura. La porción de cola seccionada se mueve rápidamente. *(De Stebbins, Reptiles and amphibians of the San Francisco Bay region, University of California Press.)*

32-19 Lagartos

La configuración del cuerpo es variada; muchas especies son alargadas, algunas comprimidas lateralmente y otras deprimidas dorsoventralmente, como en los sapos cornudos. Las patas pueden ser largas o cortas, robustas o delicadas; en algunos están reducidas y faltan del todo en un gran número de lagartos ápodos («serpientes de cristal», lagartos ápodos, etc.). Prácticamente todas las formas ápodas viven en el suelo, por el cual se desplazan moviéndose como un gusano. En algunos lagartos que corren rápidamente, la larga cola les sirve de contrapeso, pero en las formas lentas es corta y rechoncha. En muchas especies las vértebras caudales están incompletamente osificadas en una zona media a través de cada vértebra (fig. 32-7). Si se coge un lagarto de éstos por la cola, ésta se separa en uno u otro de estos «puntos de rotura» y el animal se libera; con el tiempo regenera la cola.

La piel suele ser flexible, está poco adherida al cuerpo y posee numerosas escamas dispuestas en hileras longitudinales, transversas o diagonales. En la mayor parte de los lagartos las escamas del dor-

---

so y de los lados est
en un tejado. Las es
provistas de fosas c
A cada lado de la ca
externo.

La lengua puede se
vil o muy extensible;
«disparada» varios c
para capturar insect
mucus. Las mandíbu
que suelen ser cortos
renciados en cuanto
Viejo Mundo y en alg
lagartos existe una
excreción son semisó
la mayor parte de re
forma de substancia
das con las heces. E
en la base de la col
o los dos, son everti
se utiliza uno. El líqu
del *hemipene* a la c
pientes también pose
ciona los dos grupos.

Muchos lagartos di
tos de exhibición cua
cuando luchan, en el
nes sociales. Este co
te corriente en los m
rio presentan una col
bras. Estas exhibicio
para atraer la atenció
de los flancos, sacud
de la piel de la garg
mientos dejan ver col
ne un **modelo de acc**
pattern, DAP) innat
en la amplitud y conf
su cadencia y duraci
para la comunicación
cie y es distintivo, cc
una función compara
parte sin voz (los ge
diferencias individual
modelos de la espe
miento individual. Es
tribución de los indi
mento disponible, el
sición dentro de la e
propósito y el estado
las especies nocturnas
o en las que son ac

as caudales del escinco
) en que se muestran
ola seccionada se mue-
iles and amphibians of
niversity of California

ıa temperatura baja,
ıedio de 18 °C, como
laboratorio.

ɜs variada; muchas
s comprimidas late-
dorsoventralmente,
Las patas pueden
delicadas; en algu-
lel todo en un gran
ɜrpientes de cristal»,
mente todas las for-
por el cual se des-
gusano. En algunos
te, la larga cola les
as formas lentas es
ɜ especies las vérte-
ımente osificadas en
da vértebra (fig. 32-
tos por la cola, ésta
stos «puntos de ro-
ɔon el tiempo rege-

tá poco adherida al
amas dispuestas en
as o diagonales. En
las escamas del dor-

so y de los lados están imbricadas, como las tejas en un tejado. Las escamas pueden ser lisas, estar provistas de fosas o de una quilla longitudinal. A cada lado de la cabeza suele haber un tímpano externo.

La lengua puede ser o bien sólo ligeramente móvil o muy extensible; en los camaleones puede ser «disparada» varios centímetros fuera de la boca para capturar insectos con la punta cubierta de mucus. Las mandíbulas están provistas de dientes que suelen ser cortos e iguales pero que están diferenciados en cuanto a la forma en las ágamas del Viejo Mundo y en algunos teidos y escincos. En los lagartos existe una vejiga, pero los productos de excreción son semisólidos, como en las aves y en la mayor parte de reptiles y salen por la cloaca en forma de substancias blancuzcas (uratos) mezcladas con las heces. El macho tiene dos hemipenes en la base de la cola. En la cópula uno de ellos, o los dos, son evertidos, pero por lo general sólo se utiliza uno. El líquido seminal pasa por un surco del hemipene a la cloaca de la hembra. Las serpientes también poseen hemipenes, rasgo que relaciona los dos grupos.

Muchos lagartos diurnos realizan unos movimientos de exhibición cuando defienden su territorio o cuando luchan, en el cortejo o en otras interacciones sociales. Este comportamiento es especialmente corriente en los machos adultos, que de ordinario presentan una coloración más viva que las hembras. Estas exhibiciones comprenden movimientos para atraer la atención tales como el aplanamiento de los flancos, sacudidas de la cabeza y descenso de la piel de la garganta. Muchos de estos movimientos dejan ver colores ocultos. Cada especie tiene un **modelo de acción manifiesta** *(display action pattern, DAP)* innato y característico, que difiere en la amplitud y configuración de las sacudidas, en su cadencia y duración. El modelo es importante para la comunicación y reconocimiento de la especie y es distintivo, como el canto de las aves, con una función comparable en estos animales en gran parte sin voz (los gecos son una excepción). Las diferencias individuales que se encuentran en los modelos de la especie contribuyen al reconocimiento individual. Este modelo funciona en la distribución de los individuos en relación con el alimento disponible, el cobijo, la pareja y en su posición dentro de la escala social. Informa sobre el propósito y el estado fisiológico del individuo. En las especies nocturnas (la mayor parte de los gecos) o en las que son activas cuando la visibilidad es escasa, los colores brillantes y las manifestaciones son en general menos evidentes, y la voz (gecos) y la quimiorrecepción pueden asumir el papel dominante en las interacciones sociales.

32-20 Serpientes

La pérdida de apéndices y el alargamiento del cuerpo se han producido paralelamente en varios grupos de vertebrados, comprendidos las anguilas y las morenas entre los peces, las cecilias entre los anfibios y los lagartos gusano (ANFISBÉNIDOS), los lagartos plateados (ANNIÉLIDOS), las serpientes de cristal y los luciones (ÁNGUIDOS) y otros lagartos, además de todas las serpientes. En las boas, pitones, etc. (fig. 32-11), persisten vestigios de la cintura pélvica y del esqueleto de las extremidades posteriores. Las serpientes también carecen de cintura pélvica, esternón, párpados, aberturas externas del oído y vejiga de la orina, y presentan numerosas especializaciones en la forma y la función de otras partes del cuerpo.

Como en los lagartos, la piel de las serpientes lleva series de escamas lisas o provistas de quillas (fig. 32-8). La superficie ventral de casi todas posee una serie de anchas escamas transversas (ventrales o gastrostegos) desde la barbilla al ano, y una o dos series (caudales o urostegos) en la cola. Las serpientes ciegas, las de mar y unas pocas más carecen de escamas ventrales ensanchadas.

Los ojos están cubiertos por una cutícula trans-

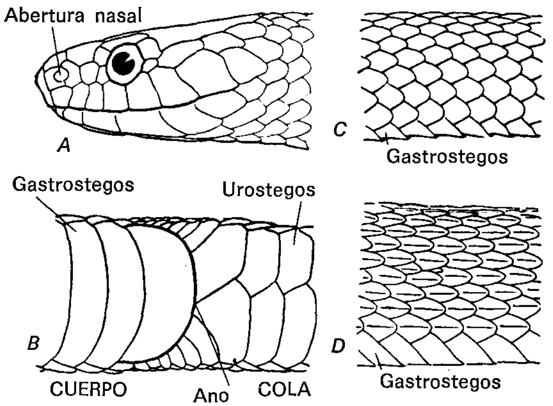


Fig. 32-8 Escamas de las serpientes. *A.* Cabeza de una serpiente de cuello anillado. *B.* Superficie inferior de la región anal de una serpiente, mostrando las escamas ventrales, más grandes, en el cuerpo y la cola. *C.* Cuerpo de serpiente con escamas lisas. *D.* Cuerpo de serpiente con escamas formando una quilla. *(Adaptado de Blanchard,* 1924.)

parente; en las serpientes ciegas los ojos vestigiales están debajo de escamas. No existe membrana auditiva u orificio auditivo externo. El cráneo es delicado y algunos de los huesos pueden deslizarse uno encima de otro. Los dientes, que están inclinados hacia atrás, se hallan en ambas mandíbulas y en los huesos de la bóveda de la boca; sirven para retener el alimento mientras es engullido. Las serpientes venenosas poseen un par de dientes especializados, o «colmillos», en los dos huesos maxilares de la mandíbula superior, que conducen el veneno para matar la presa; en la cobra y especies afines están fijos, pero se pliegan hacia atrás, cuando no se emplean, en las serpientes de cascabel y en otras víboras. Los colmillos son huecos. En las serpientes con colmillos situados posteriormente *(Dispholidus, Trimorphodon),* estos son rígidos y asurcados. El veneno es inyectado por acción capilar o al masticar. La lengua de las serpientes es estrecha, flexible y cintiforme, con el extremo bifurcado, y puede salir a través de una escotadura de la mandíbula inferior cuando la boca está cerrada. La lengua recoge el olor del alimento, de los individuos de sexo contrario, de los depredadores y, quizá también, de los rivales, y lo transmite a los **órganos de Jacobson,** que son dos pequeñas cámaras sensoriales que se abren en el paladar, muy hacia adelante. Estos órganos capacitan a la serpiente de cascabel para detectar la presencia de una serpiente rey y responder mediante movimientos defensivos. El tubo digestivo es esencialmente un tubo recto, que va de la boca al ano; prácticamente todos los demás órganos internos son alargados y el pulmón izquierdo suele ser vestigial. En el macho se encuentran hemipenes, como en los lagartos.

En las serpientes largas las vértebras ascienden a 200 o 400 (fig. 32-9). Los músculos segmentarios del cuerpo de las serpientes son muy alargados y numerosos, comunican a las vértebras entre sí, a las vértebras con las costillas, a las costillas entre sí, a las costillas con la piel y a la piel con la piel. Muchos de ellos se extienden de un segmento del cuerpo al contiguo, pero otros conectan, mediante tendones, a segmentos muy distantes entre sí. Esta disposición facilita los graciosos movimientos sinuosos de las serpientes.

En las serpientes se distinguen cuatro tipos de locomoción:

1 **Locomoción horizontal** (o lateral) **ondulatoria** o **locomoción serpenteante.** Empleada de ordinario cuando una serpiente se desliza a una velocidad de moderada a rápida. El cuerpo forma curvas en forma de S, y el animal se autoimpulsa mediante la presión horizontal y hacia atrás que ejercen las curvas del cuerpo contra las irregularidades del substrato. Los lugares en donde se ha aplicado esta presión pueden reconocerse por las crestas de tierra producidas por la parte posterior de cada curva del cuerpo. La lisa superficie ventral de la serpiente reduce la fricción contra el suelo.
2 **Locomoción rectilínea.** Puede emplearse cuando se acecha a una presa o al moverse con cautela. La serpiente se desliza con lentitud, normalmente con el cuerpo casi recto. La piel del vientre, flojamente unida, avanza formando ondas que parecen pasar de la cola a la cabeza. Lateralmente, las ondulaciones aparecen a lo largo de la superficie ventral a medida que las escamas ventrales avanzan en series progresivas, apretadas contra el suelo, y el cuerpo se desplaza hacia adelante dentro de la piel. Comparada con la lo-

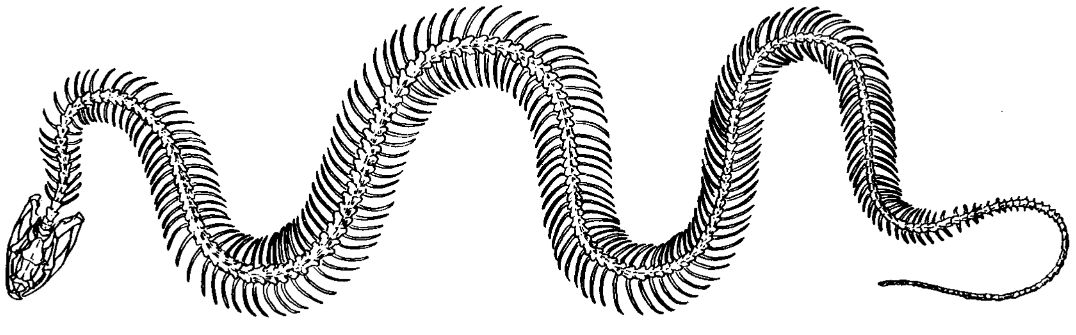


Fig. 32-9 Esqueleto de serpiente en el que se aprecia la pérdida de las patas, las cinturas y el esternón, y el número muy aumentado de vértebras y costillas, todas de estructura prácticamente igual.

---

comoción horizon
tre la superficie v
trato es esencial.
3 **Locomoción en f**
tensión o retracci
o más puntos de
plearse sobre una
dentro de una gal
tos en forma de
mejor cuando el
fija la parte ante
curvas de éste co
adelanta las parte
mo modo. Las p
extienden. Altern
de la serpiente.
de locomoción y
4 **Locomoción med**
gura 32-10). Se tr
moción empleadc
y del oeste de As
das son especies

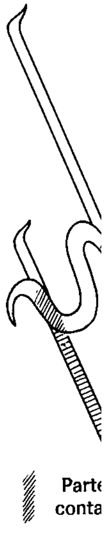


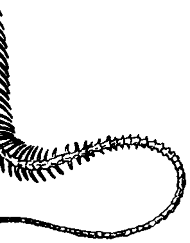
**Fig. 32-1
mueve l
eleva so
atrás dej
de marc
indica a
marca d**

úsculos segmentarios
on muy alargados y
vértebras entre sí, a
las costillas entre sí,
la piel con la piel.
de un segmento del
conectan, mediante
stantes entre sí. Esta
sos movimientos si-

guen cuatro tipos de

ateral) **ondulatoria** o
npleada de ordinario
liza a una velocidad
cuerpo forma curvas
se autoimpulsa me-
l y hacia atrás que
po contra las irregu-
lugares en donde se
eden reconocerse por
das por la parte pos-
erpo. La lisa superfi-
duce la fricción con-

de emplearse cuando
moverse con cautela.
lentitud, normalmen-
La piel del vientre,
formando ondas que
a la cabeza. Lateral-
arecen a lo largo de
ida que las escamas
progresivas, apreta-
rpo se desplaza hacia
Comparada con la lo-



inturas y el
rácticamente

comoción horizontal ondulatoria, la fricción entre la superficie ventral de la serpiente y el substrato es esencial.

3. **Locomoción en forma de fuelle.** Implica la extensión o retracción del cuerpo a partir de uno o más puntos de «fricción» o fijación. Puede emplearse sobre una superficie plana, al deslizarse dentro de una galería o al trepar. Los movimientos en forma de fuelle del cuerpo se observan mejor cuando el animal asciende. La serpiente fija la parte anterior del cuerpo apretando las curvas de éste contra la superficie cercana. Luego adelanta las partes posteriores, fijándolas del mismo modo. Las partes anteriores se sueltan y se extienden. Alternando estos movimientos, asciende la serpiente. A veces se combinan este tipo de locomoción y la locomoción ondulatoria.
4. **Locomoción mediante movimientos laterales** (figura 32-10). Se trata de un tipo especial de locomoción empleado por ciertas víboras de África y del oeste de Asia y por el crótalo cornudo. Todas son especies que habitan en lugares áridos. Estos movimientos parecen ser una adaptación para desplazarse con rapidez sobre superficies lisas y libres en su mayor parte de impedimentos, tales como la arena. Impide el resbalamiento y conserva la energía. La velocidad conseguida ayuda a escapar de los enemigos. Este tipo de locomoción ha sido considerado como una forma modificada de la locomoción horizontal ondulatoria. Las curvas del cuerpo de un lado se alzan ligeramente del suelo, y el empuje ejercido por las del lado opuesto impulsan el desplazamiento lateral. Este empuje no se ejerce horizontalmente sino en ángulo, oblicuamente con respecto a la superficie. La presión inclinada compensa la falta de irregularidades en el terreno, necesarias como puntos de apoyo en la locomoción horizontal ondulatoria. También la locomoción mediante movimientos laterales se ha considerado un caso especial de locomoción en forma de fuelle.

Las serpientes no cortan ni mastican el alimento, sino que se lo tragan entero. Pueden ingerir presas

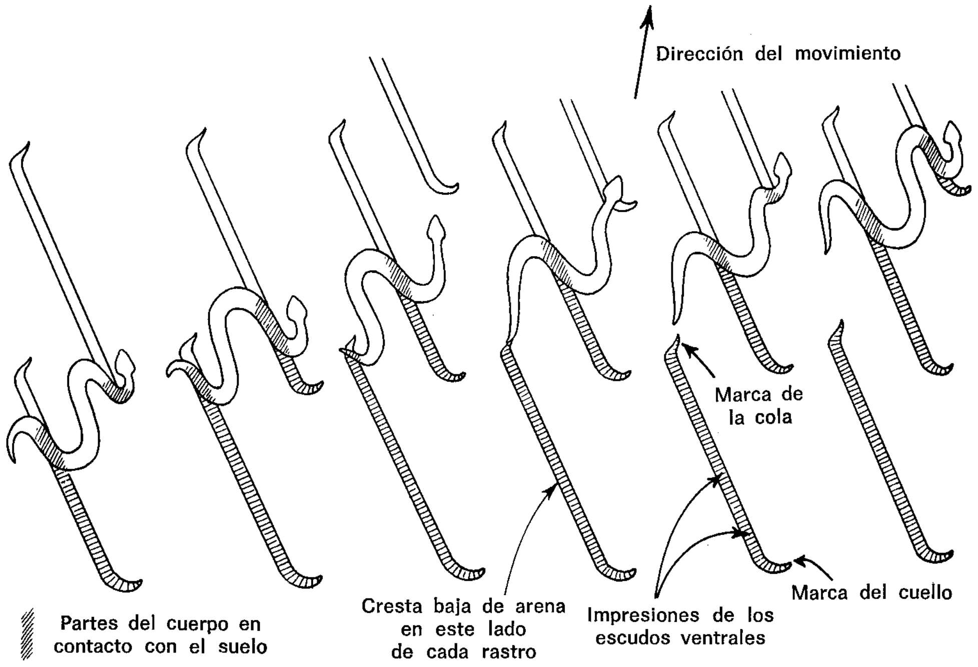

Dirección del movimiento
Marca de la cola
Marca del cuello
Cresta baja de arena en este lado de cada rastro
Impresiones de los escudos ventrales
▨ Partes del cuerpo en contacto con el suelo

Fig. 32-10 Locomoción del crótalo cornudo *(Crotalus ceraster)* **sobre arena lisa.** El cuerpo se mueve lateralmente y la cabeza indica la dirección del desplazamiento. Gran parte del cuerpo se eleva sobre el suelo a medida que avanza la serpiente. El cuerpo de la serpiente presiona hacia atrás dejando una cresta de arena baja en el lado posterior de cada rastro. El rastro es una serie de marcas separadas en forma de J invertida con impresiones de los escudos ventrales, lo que indica ausencia de resbalamiento. El cuello es el que realiza el gancho de la J. Obsérvese la marca de la cola en el otro extremo del rastro.

de mayor diámetro que su propio cuerpo (figuras 32-11 y 32-12) gracias a una serie de modificaciones adaptativas que comprenden: 1) la unión de las dos mandíbulas, anteriormente, por un tejido elástico; 2) una articulación muy floja del hueso cuadrado con cada lado del cráneo y de la mandíbula, y 3) el movimiento de los huesos del paladar. A causa de estos tres rasgos, la boca puede distenderse ampliamente. Otras modificaciones son: 4) los dientes delgados e inclinados hacia atrás en las mandíbulas y en el paladar, que impiden que el alimento vuelva hacia adelante una vez se ha iniciado la deglución; 5) la ausencia de esternón y costillas libres de cualquier articulación ósea ventral, de manera que la pared del cuerpo puede dilatarse; 6) la presencia de piel blanda y elástica entre las escamas del dorso y de los lados del cuerpo, lo que permite una gran distensión; 7) unas paredes del esófago y del estómago finas y extensibles, y 8) situación muy anterior de la glotis, entre las mandíbulas e inmediatamente detrás de la vaina de la lengua que permite la respiración durante la deglución del alimento. Durante la deglución la glotis puede proyectarse hacia adelante para ayudar a la respiración, y las mandíbulas flexibles se adelantan alternativamente sobre la presa, con un movimiento parecido al que se hace para andar.

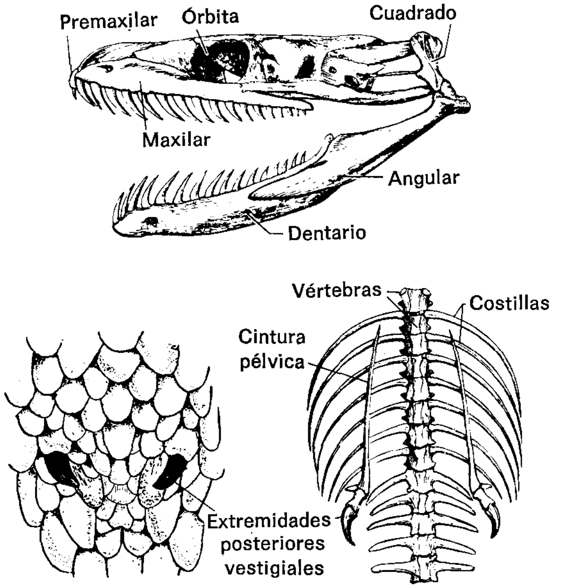


Fig. 32-11 Rasgos esqueléticos de una pitón. *Arriba:* Esqueleto cefálico con grandes dientes y articulación del cuadrado con la mandíbula inferior, que permite la distensión de la boca durante la deglución. *Derecha:* Aspecto externo de la región pélvica, con cubiertas negras, córneas, sobre las extremidades posteriores vestigiales. *Izquierda:* Cintura pélvica vestigial y huesos de las extremidades. *(De Guide to reptile gallery, British Museum.)*

La mayoría de las serpientes son solitarias. En la mayor parte de ellas, el reconocimiento de las especies y de los individuos probablemente depende más de la quimiorrecepción (órganos de Jacobson, sentido del olfato) que de la vista. Existe poca o ninguna diferencia de coloración entre los dos sexos, y carecen del elaborado modelo de acción manifiesta de los lagartos (pár. 32-19). En ocasiones los machos luchan, tal vez por el territorio o las hembras. Los contendientes combaten enlazando las partes anteriores del cuerpo y alzándolas a una cierta altura del suelo (fig. 32-13).

Historia natural

32-21 Distribución

La mayor parte de los reptiles, tanto las especies como los individuos, se hallan en las regiones tropicales y subtropicales; su número declina rápidamente hacia los polos y en las grandes alturas. Así, Luisiana posee 22 clases de tortugas, 13 de lagartos, 39 serpientes y el caimán, pero Alberta sólo tiene una serpiente del género *Thamnophis*. Las tortugas y serpientes son más numerosas en las regiones húmedas tales como los Estados del sudeste de los Estados Unidos, y los lagartos en los territorios áridos, como los del sudoeste americano.

Los reptiles ocupan una gran variedad de hábitats. Las grandes pitones y las boas habitan en los trópicos; los cocodrilos en los pantanos, en los ríos o en las costas marinas; las mayores tortugas en el océano, y las tortugas terrestres gigantes en las islas oceánicas áridas. La mayoría de los lagartos y serpientes son terrestres, pero algunos trepan a los árboles y a las rocas. La serpiente corredora y las culebras listadas suben por los arbustos y árboles en busca de alimento, y algunas serpientes tropicales son predominantemente arborícolas. Los pequeños gecos y otros lagartos buscan cobijo en las grietas de las rocas, de los árboles o de los edificios, las serpientes utilizan a menudo galerías excavadas por roedores; algunos lagartos y serpientes minan en la arena con ayuda de una placa del hocico (rostral) vuelta hacia arriba. La mayoría de las tortugas viven en el agua o cerca de ella, pero las tortugas de caja habitan el suelo de los bosques, y las tortugas terrestres viven en regiones áridas.

Fig. 3
tado
que
permi

Las serpientes
cales.

32-22 Activida

Por carecer de
de calor bien
temperatura de
y los mamífer
por la temper
Consiguen reg
principalmente
turas ambienta
zan alguno o t
riar la cantida
sol o en conta
aplanando el c
comprimiéndol
expuesto a los
to de calor del
ral sólo a nive
ganancia de ca
te una vasodil

ıandíbulas flexibles se
obre la presa, con un
se hace para andar.
ıtes son solitarias. En
reconocimiento de las
probablemente depen-
ón (órganos de Jacob-
e la vista. Existe poca
ación entre los dos se-
modelo de acción ma-
32-19). En ocasiones
por el territorio o las
combaten enlazando
po y alzándolas a una
2-13).

Historia natural

les, tanto las especies
ın en las regiones tro-
úmero declina rápida-
s grandes alturas. Así,
tortugas, 13 de lagar-
án, pero Alberta sólo
ero *Thamnophis*. Las
s numerosas en las re-
os Estados del sudeste
s lagartos en los terri-
udoeste americano.
gran variedad de hábi-
as boas habitan en los
los pantanos, en los
; las mayores tortugas
terrestres gigantes en
mayoría de los lagar-
s, pero algunos trepan
La serpiente corredora
por los arbustos y ár-
, y algunas serpientes
mente arborícolas. Los
artos buscan cobijo en
os árboles o de los edi-
a menudo galerías ex-
nos lagartos y serpien-
yuda de una placa del
arriba. La mayoría de
a o cerca de ella, pero
el suelo de los bosques,
en en regiones áridas.

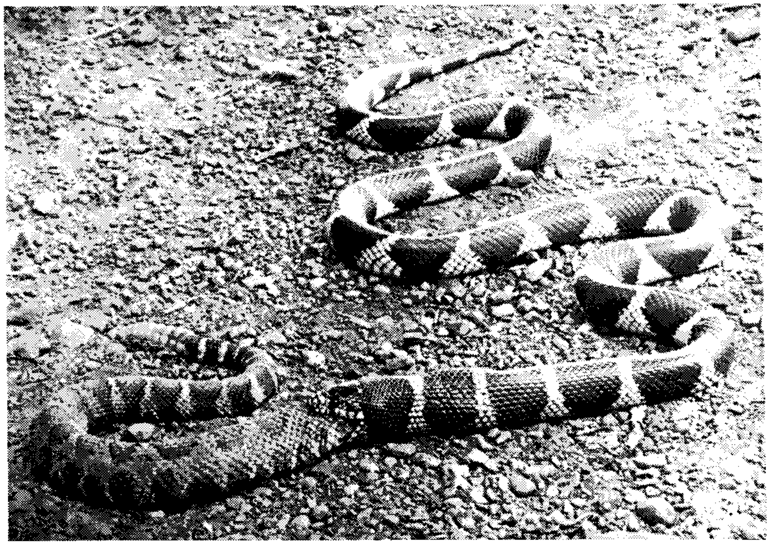


Fig. 32-12 Serpiente rey (la de la derecha) tragándose una serpiente de cascabel a la que ha matado por constricción. La piel se estira, con lo que las hileras de escamas se separan, a medida que va engullendo la presa. La abertura de la glotis, justamente debajo de la mandíbula inferior, permite que la respiración continúe. *(Foto de Karl S. Hazeltine.)*

Las serpientes marinas viven en los océanos tropicales.

32-22 Actividad

Por carecer de mecanismos internos de producción de calor bien desarrollados y de regulación de la temperatura del cuerpo, como existe en las aves y los mamíferos, los reptiles están muy influidos por la temperatura del ambiente que les rodea. Consiguen regular la temperatura de su cuerpo principalmente mediante la búsqueda de temperaturas ambientales adecuadas, pero, además, utilizan alguno o todos los métodos siguientes: 1) variar la cantidad de superficie cutánea expuesta al sol o en contacto con lugares calientes o frescos, aplanando el cuerpo y curvándolo hacia el sol, o comprimiéndolo y alineándolo de forma que quede expuesto a los rayos solares; 2) retardar el aumento de calor del cuerpo mediante un jadeo (en general sólo a niveles térmicos críticos); 3) acelerar la ganancia de calor durante el calentamiento mediante una vasodilatación periférica y retardar la pérdida de calor, durante el enfriamiento del cuerpo, mediante una vasoconstricción: 4) teniendo un latido del corazón más rápido a una temperatura de-

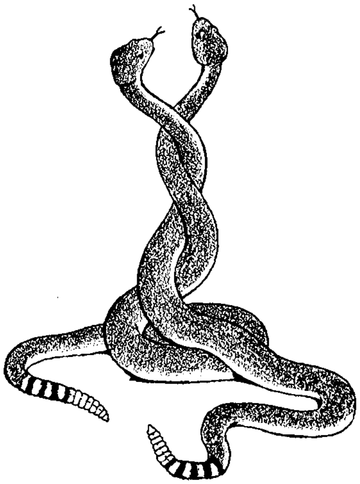


Fig. 32-13 Combate entre machos de serpientes de cascabel. Cada contendiente intenta lanzar al suelo a su oponente. La lucha parece ser una forma de comportamiento territorial.

terminada del cuerpo durante el calentamiento y menos rápida durante el enfriamiento, con lo que se acelera la ganancia de calor y se retarda la pérdida del mismo; 5) retención de pequeñas cantidades de calor metabólico.

Muchos reptiles mantienen la temperatura del cuerpo dentro de límites bien definidos cuando hay suficiente calor. Dentro de esta oscilación térmica realizan sus actividades normales tales como la alimentación y el apareamiento.

En los trópicos pueden estar activos en todas las estaciones, pero en las regiones templadas sólo lo están en los meses de más calor. En los desiertos o semidesiertos salen en los días cálidos de primavera y a veces en otoño, pero en verano evitan el calor excesivo del mediodía y salen sólo a primera hora de la mañana y a última hora de la tarde. Unos pocos lagartos y algunas serpientes del desierto son siempre nocturnas, y otras serpientes merodean de noche durante el tiempo más caluroso. Las serpientes y lagartos del sudoeste americano son activos entre límites ambientales extremos que oscilan entre 16 a 20°C y 35 a 41°C o más. Generalmente salen de su escondrijo y se calientan al sol antes de iniciar su actividad. Muchos lagartos alcanzan el grado máximo de agilidad cuando la temperatura del cuerpo está sólo de 5 a 8°C por debajo del límite crítico (unos 45°C), en el que la muerte se produce rápidamente por excesivo calentamiento.

En invierno los reptiles duermen durante un período que depende de la longitud y crudeza de la estación fría. Los lagartos y serpientes invernan en grietas o agujeros en el suelo, las serpientes de cascabel y algunas otras se agrupan para invernar en cuevas o grandes galerías, y algunas tortugas de agua dulce se dirigen hacia el fondo de las charcas.

32-23 Audición

Aunque durante mucho tiempo se ha sabido que los cocodrilos y los gecos se comunican vocalmente, se ha puesto en duda la detección de los sonidos por los demás reptiles. En la actualidad, los experimentos indican que la mayoría de los reptiles pueden oír. Se ha informado que son sensibles a las siguientes gamas de frecuencia acústica: cocodrilos, 20 a 3000 Hz; lagartos, 100 a 10 000 Hz (algunos hasta 19 000); serpientes, 100 a 700 Hz, y tortugas, hasta 3000 Hz (en el hombre es de 15 a 20 000 Hz, en comparación). Las serpientes carecen de tímpano y de cavidad del oído medio, pero tienen una columela, que se extiende desde el cuadrado y articula la mandíbula inferior con el oído interno. La piel de la cabeza y el cuadrado subyacente, flojamente articulado, actúan claramente como un tímpano. La rotura de este último ocasiona cierta pérdida de la capacidad auditiva. Los cocodrilos y los gecos emiten sonidos territoriales y de apareamiento, y los cocodrilos responden con actitudes defensivas a los gritos de los jóvenes. No obstante, sigue sin conocerse, en la mayoría de los reptiles, el funcionamiento en la naturaleza de la capacidad auditiva demostrada. Es interesante señalar que los sonidos que se suponen importantes para los reptiles (el acercarse furtivo de los depredadores, el sonido de las presas, etc.) caen a menudo dentro de las frecuencias correspondientes a su gama de sensibilidad auditiva. Aunque la mayoría de los reptiles carecen de voz, las serpientes y algunos lagartos silban y, durante el apareamiento y los combates, pueden oírse sonidos ásperos y resollantes. Muchos reptiles son sensibles a las vibraciones del substrato. En este sentido son notables las serpientes que mantienen gran parte de su cuerpo en contacto con el suelo. Esta sensibilidad puede ser una de las razones por las que el animal es tan difícil de encontrar; pueden apartarse del camino de un animal grande que se aproxima mucho antes de que llegue.

32-24 Alimento

La mayor parte de los reptiles se alimentan principalmente de animales, y algunas especies son necrófagas; tortugas terrestres, grandes y pequeñas, y unos pocos lagartos (el chuckwalla y la iguana del desierto) se alimentan de vegetales. La gran iguana marina, con cresta, de las Galápagos *(Amblyrhynchus cristatus)* bucea en el mar en busca de algas, que constituyen su principal alimento.

Los lagartos y las serpientes pequeñas se alimentan de insectos y otros invertebrados pequeños; las tortugas pequeñas capturan invertebrados acuáticos, y los grandes lagartos, tortugas, serpientes y cocodrílidos comen vertebrados, desde peces a mamíferos (fig. 32-12). Las serpientes se alimentan estrictamente de animales y pueden capturar otros reptiles, incluidas otras serpientes. Las serpientes rey se alimentan a menudo de serpientes venenosas (incluso serpientes de cascabel) y son inmunes al veneno. Muchos reptiles depredadores detectan las presas por la vista, y el movimiento de la presa es necesario para desencadenar el ataque. La cantidad total de alimento consumido por los reptiles es pequeña comparada con la que necesitan las aves

---

y mamíferos. Los r
más deprisa a tempe
pequeñas con los die
ren al ser aplastadas
xia o por la acción
culebras y las serpi
gan a las presas gran
díbulas o bien mach
boas, las serpientes r
la presa con los anill
go constriñen a la vi
muerte por asfixia. L
con sus colmillos, in
muere rápidamente.
Los reptiles expue
les poseen glándula
a la eliminación del
res de las tortugas
grimear, y las glánd
excretan a sus cond
glándulas nasales d
que se alimenta de
chos lagartos de ter
de insectos y plantas
sales (sodio, potasio
una importancia esp
que pueden excretar
(un 5 por ciento má
les son eliminadas a
iguana marina, su e
un metro de distanci

32-25 Duración de

En cautividad, algu
de 100 años, varias
años, algunos cocod
a 40 años, y otras
años. En tiempos an
libre, como tortugas
bablemente vivieron
no tienen una vida t
humanas. En cambi
pequeños lagartos (
marcados, el 90 po
parecen en el curso
ven más de un año
sexual.

32-26 Reproducció

La reproducción de
des intermedias ent

díbula inferior con el
cabeza y el cuadrado
lado, actúan claramen-
ra de este último oca-
apacidad auditiva. Los
n sonidos territoriales
odrilos responden con
itos de los jóvenes. No
, en la mayoría de los
n la naturaleza de la
da. Es interesante se-
suponen importantes
furtivo de los depre-
esas, etc.) caen a me-
ias correspondientes a
itiva. Aunque la mayo-
e voz, las serpientes y
rante el apareamiento
sonidos ásperos y re-
on sensibles a las vi-
este sentido son nota-
ienen gran parte de su
uelo. Esta sensibilidad
por las que el animal
pueden apartarse del
que se aproxima mu-

les se alimentan princi-
nas especies son necró-
grandes y pequeñas, y
kwalla y la iguana del
getales. La gran iguana
Galápagos *(Amblyrhyn-*
mar en busca de algas,
l alimento.
es pequeñas se alimen-
tebrados pequeños; las
invertebrados acuáti-
tortugas, serpientes y
dos, desde peces a ma-
erpientes se alimentan
pueden capturar otros
pientes. Las serpientes
de serpientes veneno-
scabel) y son inmunes
depredadores detectan
movimiento de la presa
nar el ataque. La can-
sumido por los reptiles
a que necesitan las aves

y mamíferos. Los reptiles comen más y digieren más deprisa a temperaturas altas. Cogen las presas pequeñas con los dientes, se las tragan y éstas mueren al ser aplastadas por las mandíbulas, por asfixia o por la acción de los jugos digestivos. Las culebras y las serpientes de cola de látigo ahogan a las presas grandes apretándolas con las mandíbulas o bien machacándolas contra el suelo. Las boas, las serpientes rey y otras rodean rápidamente la presa con los anillos que forma su cuerpo y luego constriñen a la víctima hasta que se produce la muerte por asfixia. Las serpientes venenosas atacan con sus colmillos, inyectan el veneno y la víctima muere rápidamente.

Los reptiles expuestos a una elevada toma de sales poseen glándulas especiales que contribuyen a la eliminación del exceso. Las glándulas oculares de las tortugas marinas expulsan la sal al lagrimear, y las glándulas nasales de los lagartos la excretan a sus conductos nasales. Se han hallado glándulas nasales de la sal en la iguana marina, que se alimenta de vegetación marina, y en muchos lagartos de terrenos áridos que se alimentan de insectos y plantas con un elevado contenido de sales (sodio, potasio, etc.). Estas glándulas tienen una importancia especial en los ambientes secos, ya que pueden excretar sales a elevada concentración (un 5 por ciento más que el agua de mar). Las sales son eliminadas al resoplar y, en el caso de la iguana marina, su expulsión puede oírse a más de un metro de distancia.

32-25 Duración de la vida

En cautividad, algunas tortugas han vivido más de 100 años, varias tortugas marinas, de 20 a 90 años, algunos cocodrilos y serpientes grandes, 25 a 40 años, y otras especies menores, de 10 a 20 años. En tiempos antiguos algunos reptiles de vida libre, como tortugas, cocodrilos y la tuatara, probablemente vivieron más de 100 años, pero ahora no tienen una vida tan larga debido a las molestias humanas. En cambio, entre poblaciones salvajes de pequeños lagartos *(Anolis, Uta)*, que habían sido marcados, el 90 por ciento de los marcados desaparecen en el curso de un año y pocos de ellos viven más de un año una vez alcanzada la madurez sexual.

32-26 Reproducción

La reproducción de los reptiles presenta modalidades intermedias entre la de los peces y anfibios (anamniotas) y la de los mamíferos. En los reptiles la fecundación siempre es interna; no obstante, la mayor parte de las especies ponen los huevos para que se desarrollen fuera del cuerpo. El desarrollo interno propio de los vertebrados terrestres es posible que se iniciara como fenómeno regular en los reptiles, puesto que algunas especies de tortugas y serpientes estrictamente ovíparas retienen sus huevos temporalmente cuando las condiciones para la puesta son desfavorables. Cuando esto ocurre en las culebras europeas *(Tropidonotus)*, los embriones se desarrollan de manera que después de la puesta sólo se necesitan tres semanas (en lugar de lo usual, que son siete u ocho) para la eclosión. En las víboras, serpientes de cascabel, serpientes acuáticas, marinas y otras especies, la regla es que el desarrollo sea interno. En algunos géneros de lagartos hay especies que ponen huevos y otras que dan descendencia viva; los sapos cornudos son todos ovíparos, excepto una especie, pero los lagartos espinosos *(Sceloporus)* son vivíparos.

Por su adaptación a la vida terrestre los huevos de los reptiles se parecen algo a los de las aves, pues están cubiertos por una cáscara gruesa y flexible con una membrana por dentro. Las cáscaras están endurecidas por sales calizas en los cocodrílidos, en algunas tortugas y en la mayoría de los gecos. La forma suele ser alargada y oval, pero es esférica en los huevos de las tortugas terrestres y marinas y típicamente carecen de pigmento. La abundancia de vitelo tiene por objeto nutrir al embrión, de manera que el tamaño del huevo es a menudo grande en relación con el de la hembra. Durante el desarrollo, el embrión está rodeado de membranas embrionarias: el **amnios,** el **corion** y el **alantoides** (fig. 10-14); estos «nuevos» rasgos de los vertebrados, que se presentan en los reptiles por primera vez, constituyen una adaptación para proteger al delicado embrión contra la desecación y perturbaciones mecánicas durante el desarrollo. El alantoides y el corion ayudan a la respiración. Antes de la eclosión se desarrolla un diente del huevo, en el extremo de la mandíbula superior, calcáreo en las serpientes y lagartos, y córneo en los demás. Sirve para cortar la membrana y la cáscara al nacer; luego se desprende. Los pequeños, al nacer, se parecen a sus padres y en seguida llevan vida independiente.

El número de huevos producidos anualmente por una hembra varía entre casi 400 en una tortuga marina *(Caretta)*, hasta uno solo en el geco doméstico *(Sphaerodactylus)*. Los pequeños galápagos ponen de 5 a 11 huevos. Las serpientes y los lagartos más pequeños ponen de 10 a 20, y el caimán americano de 30 a 60; las culebras acuáticas han llegado a producir 70 individuos vivos de una sola vez. Los huevos son depositados en cavidades naturales debajo o entre las rocas o troncos de árbol, debajo de los restos vegetales, en la tierra o en la arena. Las tortugas hembras buscan bancos de arena o laderas de colinas para excavar cavidades, empleando las patas posteriores, para poner los huevos. La duración del desarrollo en los diferentes reptiles varía entre unas pocas semanas y varios meses; la tuatara de Nueva Zelanda constituye un caso único por requerir unos trece meses.

En los reptiles ovovivíparos que retienen grandes huevos con vitelo en el oviducto para su desarrollo, la «cáscara» no es más que una delgada membrana. Cuando el desarrollo se ha completado, los huevos son «puestos» y los jóvenes «emergen» inmediatamente. Entre las formas vivíparas, los vasos sanguíneos del saco vitelino y del corion se hallan junto a los vasos maternos en la superficie interna del oviducto («útero») y proporcionan respiración, y en algunas especies quizá también nutrientes, para el embrión, con una organización que equivale funcionalmente a la placenta de los mamíferos (párrafo 10-20).

Las poblaciones de hembras que se reproducen partenogenéticamente se presentan en las lagartijas *(Lacerta)* del Cáucaso, en los lagartos cola de látigo *(Cnemidophorus)* de los Estados Unidos y México y en otros lagartos.

32-27 Relaciones con el hombre

Muchas clases de serpientes y de lagartos son beneficiosos para el hombre porque se alimentan de insectos y roedores perjudiciales; pero algunas serpientes buscan los huevos de las aves de caza o de las cantoras.

La piel de los cocodrilos y caimanes se usa desde hace tiempo como adorno, y recientemente se ha empleado la de las grandes serpientes y lagartos para zapatos, bolsos y artículos semejantes. Millones de pieles se han obtenido para estos fines. Afortunadamente, se están tomando medidas para reducir tal explotación. La IUCN (International Union for the Conservation of Nature) ha declarado a los cocodrilos como *amenazados de extinción,* y el U. S. Bureau of Sport Fisheries and Wildlife ha clasificado el caimán americano como especie en *peligro de desaparición.* El caimán está protegido por la ley en todos los Estados norteamericanos, y en Florida se protege al cocodrilo americano. Esta institución prohíbe la importación de animales salvajes amenazados, incluyendo entre los reptiles ciertos cocodrilos, tortugas, lagartos y la tuatara. Las tortugas se emplean principalmente como alimento. La carne de la tortuga verde, tanto fresca como seca, ha sido tan demandada que se han agotado desde hace tiempo las pesquerías existentes en las islas tropicales. Las tortugas terrestres gigantes de las Galápagos, que habían sido enormemente abundantes, suministraron durante tres siglos carne fresca a los marinos que navegaban por el Océano Pacífico; durante el período de pesca de la ballena cada barco cogía de 50 a 300, y en el siglo XIX se estima que se cogieron unas 100 000. También influyen los animales introducidos. Las ratas excavan los nidos de las tortugas para comerse sus huevos, el cerdo se come a las tortugas jóvenes, y las cabras y los burros compiten con ellas por el alimento. Algunas especies se exterminaron y las poblaciones reducidas de otras están actualmente protegidas. Los huevos y los jóvenes de las especies amenazadas se crían actualmente en cautividad, y las tortugas jóvenes son liberadas sólo después de haber alcanzado un tamaño que les impide ser comidas por los cerdos. Las tortugas menores de agua dulce y salobre de los Estados Unidos, especialmente las tortugas mordedoras, los terrapenes de caja y las tortugas de concha blanda, también sirven de alimento. Otras tortugas pequeñas se emplean en los laboratorios biológicos. La concha para la fabricación de peines y otros artículos se obtiene de la tortuga marina.

Las serpientes han sido siempre objeto de temor y de superstición para el hombre. Son veneradas y respetadas por muchos pueblos primitivos. Los indios Hopi, del norte de Arizona, practican un ceremonial anual, parte del cual consiste en un danza de la serpiente durante la cual algunos sacerdotes llevan en la boca serpientes vivas, incluso serpientes de cascabel. Muchas de las creencias erróneas acerca de las serpientes persisten entre los pueblos civilizados, a pesar de lo mucho que se sabe actualmente acerca de la organización y biología de las serpientes y de su posición en la naturaleza como grupo de animales depredadores.

32-28 Reptiles venenosos

Las dos especies de *Heloderma,* una de las cuales es el monstruo de Gila del sudoeste americano,

---

son los únicos reptil
pientes. El veneno de
como el de las serpie
canismo de la inyec
tario y es muy raro
heridos o muertos po
existen en todos los
des islas, excepto Ma
veneno les sirve par
sas, pero también lo
tra los grandes anima
las serpientes venenos
tes al año, y el ganad
Sin embargo, no se d
sobre este tema. En
son atacados varios
que mueren algunas.
En América del N
serpientes venenosas
pientes de coral, la
quince clases de serp
te de coral tiene la
pupila elíptica y el
transversos rojos, ne
negro tiene un bord
serpientes venenosas
ancha, pupilas vertic
tente a cada lado, en
es un órgano para la
mite a la serpiente
liente y morder con
es escasa. (Estructur
se encuentran en las
pitones.) La cola de
cobre tiene el extrem
pientes de cascabel es
bel característico (fig
coral se halla desde l
cana y del Golfo h
Norte; la cabeza de
ta Illinois y hacia el
nia e Illinois hacia e
bel se hallan desde
sur, pero donde las
más numerosos es en

El veneno lo secre
a cada lado de la m
por un conducto a un
par funcional de colm
otros de reserva, par
do se pierden (como
las serpientes). El ve

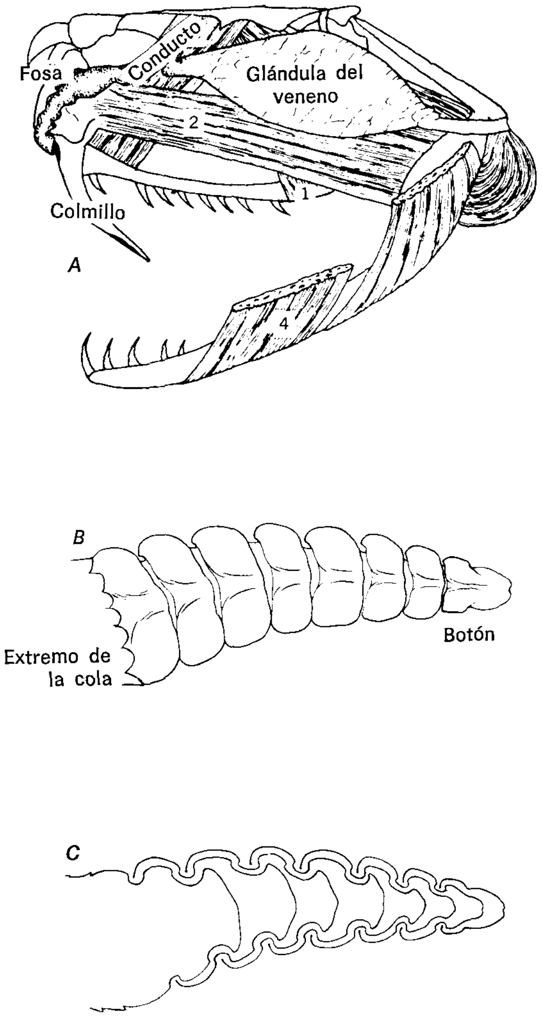


Fig. 32-14 Serpiente de cascabel. *A.* Mecanismo de la cabeza utilizado para picar. El músculo esfenopterigoideo (1) se contrae para levantar el colmillo hacia adelante; después de penetrar en la carne de la víctima, el pterigoideo externo (2) y el esfenopalatino (3) se contraen para hacer penetrar más el colmillo; entonces el músculo temporal anterior (4) eleva la mandíbula inferior y comprime la glándula del veneno para forzar la salida de éste por el conducto y el colmillo hacia el interior de la herida. Al retraerse, todos los músculos del cuello y de la cabeza se relajan. Todo el proceso requiere sólo un instante. *B, C.* El cascabel seco y cornificado visto exteriormente y en sección frontal, para mostrar cómo se mantienen juntos los segmentos. *(Según Grinnell y Storer, Animal life in the Yosemite.)*

son los únicos reptiles venenosos que no son serpientes. El veneno de estos lagartos es tan peligroso como el de las serpientes de cascabel, pero el mecanismo de la inyección del mismo es rudimentario y es muy raro que los seres humanos sean heridos o muertos por él. Las serpientes venenosas existen en todos los continentes y en muchas grandes islas, excepto Madagascar y Nueva Zelanda. El veneno les sirve para capturar sus pequeñas presas, pero también lo emplean para su defensa contra los grandes animales y el hombre. En la India las serpientes venenosas causan 15 000 o más muertes al año, y el ganado es también víctima de ellas. Sin embargo, no se dispone de información precisa sobre este tema. En los Estados Unidos cada año son atacados varios centenares de personas, de las que mueren algunas.

En América del Norte, al norte de México, las serpientes venenosas para el hombre son: dos serpientes de coral, la mocasín, la cabeza de cobre y quince clases de serpientes de cascabel. La serpiente de coral tiene la cabeza y los ojos pequeños, la pupila elíptica y el cuerpo marcado con anillos transversos rojos, negros y amarillos; cada anillo negro tiene un borde amarillo. Todas las demás serpientes venenosas de esta región tienen la cabeza ancha, pupilas verticales y elípticas. La fosita existente a cada lado, entre la abertura nasal y el ojo, es un órgano para la sensibilidad térmica, que permite a la serpiente detectar presas de sangre caliente y morder con exactitud cuando la visibilidad es escasa. (Estructuras con una función semejante se encuentran en las escamas labiales de las boas y pitones.) La cola de la mocasín y de la cabeza de cobre tiene el extremo alargado; en todas las serpientes de cascabel es romo y termina con el cascabel característico (fig. 32-14*B, C*). La serpiente de coral se halla desde los Estados de la frontera mexicana y del Golfo hasta Arkansas y Carolina del Norte; la cabeza de cobre desde Massachusetts hasta Illinois y hacia el sur, y la mocasín desde Virginia e Illinois hacia el sur. Las serpientes de cascabel se hallan desde el Canadá meridional hacia el sur, pero donde las especies y los individuos son más numerosos es en el árido sudoeste.

El **veneno** lo secretan un par de glándulas, una a cada lado de la mandíbula superior, conectadas por un conducto a un colmillo venenoso. Detrás del par funcional de colmillos venenosos se desarrollan otros de reserva, para reemplazar a aquéllos cuando se pierden (como ocurre con los dientes de todas las serpientes). El veneno es un conjunto de substancias orgánicas que tienen diversos efectos fisiológicos; cada clase de veneno tiene sus características distintivas y diferente toxicidad. El veneno de la cobra y de las especies afines (ELÁPIDOS) afecta al sistema nervioso, particularmente a los centros respiratorios, y determina la muerte por asfixia; el de las serpientes de cascabel y de las víboras (VIPÉRIDOS) afecta al sistema circulatorio, rompiendo las paredes de los capilares y destruyendo los glóbulos. rojos.

Las serpientes de cascabel y otras especies atacan adoptando una posición del cuerpo en forma de S; hunden los colmillos en la víctima, la mandíbula inferior aprieta hacia arriba, los músculos que hay encima de las glándulas del veneno impelen éste por los conductos de los colmillos hacia el interior de la víctima y luego retraen la cabeza; todo ello con un rapidez asombrosa (fig. 32-14*A*). El veneno de las víboras y de las serpientes de cascabel suele desplazarse lentamente por la circulación linfática.

Los esfuerzos para curar a las víctimas de mordedura de serpiente datan de la antigüedad, y se han utilizado muchos métodos irracionales, químicos y de otras clases. En 1887 Sewell descubrió que la inyección repetida de pequeñas dosis subletales de veneno de serpiente de cascabel a las palomas producía el desarrollo de un **anticuerpo** (párrafo 6-7). Para el tratamiento contra las picaduras de serpiente se inmunizan caballos contra el veneno de las serpientes y luego se extrae el suero sanguíneo para emplearlo como **contraveneno,** inyectándolo en las víctimas de la picadura de una serpiente. Cada clase de veneno posee cualidades diferentes y, por lo tanto, no existe ningún contraveneno que sirva para todas las picaduras. Actualmente se dispone de diversos antivenenos.

Algunos pueblos primitivos emplean el veneno de serpiente para preparar flechas envenenadas para la caza y la guerra. En la actualidad los extractos acuosos del veneno de la mocasín se emplean con el objeto de detener hemorragias persistentes en algunas enfermedades, y el veneno de cobra se ha empleado para quitar el dolor en algunos casos de cáncer inoperable.

32-29 Reptiles fósiles

Los reptiles vivientes, aunque numerosos, son en su mayor parte pequeños y desempeñan un papel poco importante entre los animales existentes. Durante el Mesozoico, o Edad de los Reptiles (Triásico a Jurásico superior), constituyeron los vertebrados dominantes y ocuparon la mayor parte de los hábitats entonces existentes, desde los semidesiertos y tierras altas secas hasta los pantanos y marismas, y el océano. Su tamaño era muy variable, oscilando entre pequeño y muy grande; algunos eran mucho mayores que los elefantes, tanto en longitud como en peso, y su organización y costumbres eran muy variadas.

Los reptiles más primitivos (†COTILOSAURIOS) se parecían mucho a los primeros anfibios. Durante el Pérmico los reptiles se hicieron numerosos y empezaron a evolucionar tanto en organización como en su manera de vivir. A fines de este período habían ya reemplazado en gran parte a los anfibios, a fines del Triásico habían aparecido prácticamente todos los grandes grupos de reptiles, y durante el Jurásico y el Cretácico alcanzaron su punto culminante en cuanto a número de especies e individuos y en la diversidad de formas y modos de vida. Luego, al finalizar el Cretácico, esta enorme fauna reptiliana desapareció y sólo han sobrevivido 4 de los 16 órdenes que existían.

La adquisición evolutiva más importante de los reptiles fue la adaptación a la vida terrestre, lejos del agua. La posesión de un tegumento córneo y seco para impedir la pérdida de la humedad del cuerpo, y la producción de huevos capaces de desarrollarse en tierra, tuvieron gran importancia para esta adaptación. Los pequeños reptiles primitivos eran rechonchos o bien tenían el cuerpo y la cola alargados y cuatro patas cortas, con cinco dedos que sobresalían mucho de los lados del cuerpo. A partir de esta forma generalizada, algunas de las líneas de radiación o especialización fueron: 1) aumento del tamaño, hasta llegar a las enormes proporciones de los brontosaurios; 2) adquisición de una armadura defensiva, con placas en la piel y cuernos o espinas en la cabeza, como en algunos dinosaurios; 3) desplazamiento de los miembros, que se sitúan debajo del cuerpo y se mueven hacia adelante y hacia atrás en un plano vertical; 4) constitución más ligera para la carrera rápida con cuatro o dos patas, como en otros dinosaurios parecidos a avestruces; 5) adaptación al vuelo, por el aumento en longitud de la extremidad anterior y de la cola y desarrollo de membranas de piel para volar, en pterodáctilos, 6) adaptación a la vida estrictamente acuática, con extremidades en forma de palas y cuerpo fusiforme en el caso de los ictiosaurios, plesiosaurios y mosasaurios, y 7) tal vez evolución de la homeotermia en ciertos dinosaurios.

†*Brontosaurus* (fig. 32-15) alcanzó una longitud de 23 m, y †*Diplodocus* hasta 27 m; son los mayores animales terrestres conocidos. Es posible que pesaran de 25 a 35 toneladas y que consumieran más de 1/4 de tonelada de alimento vegetal al día.

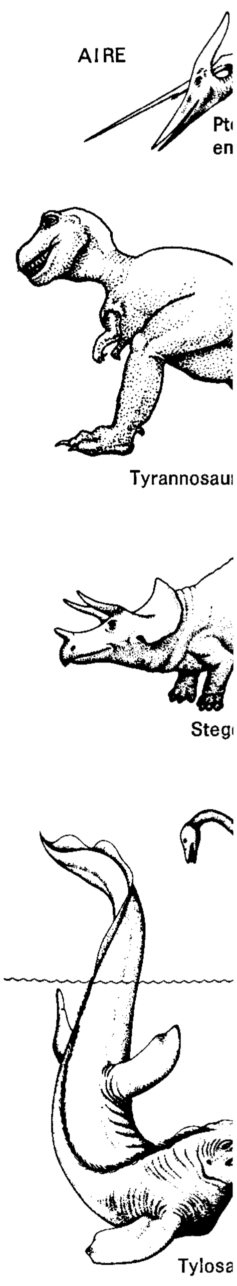


Fig. 32-15
todos los
fieren a la

muy grande; algunos
os elefantes, tanto en
su organización y cos-

vos (†COTILOSAURIOS)
meros anfibios. Duran-
hicieron numerosos y
ito en organización co-
fines de este período
an parte a los anfibios,
arecido prácticamente
reptiles, y durante el
nzaron su punto cul-
de especies e indivi-
rmas y modos de vida.
co, esta enorme fauna
han sobrevivido 4 de

más importante de los
la vida terrestre, lejos
n tegumento córneo y
la de la humedad del
uevos capaces de desa-
gran importancia para
ios reptiles primitivos
an el cuerpo y la cola
rtas, con cinco dedos
los lados del cuerpo.
alizada, algunas de las
cialización fueron: 1)
egar a las enormes pro-
ios; 2) adquisición de
n placas en la piel y
eza, como en algunos
nto de los miembros,
rpo y se mueven hacia
un plano vertical; 4)
la carrera rápida con
otros dinosaurios pa-
aptación al vuelo, por
la extremidad anterior
membranas de piel pa-
) adaptación a la vida
xtremidades en forma
en el caso de los ictio-
asaurios, y 7) tal vez
en ciertos dinosaurios.
alcanzó una longitud
a 27 m; son los mayo-
cidos. Es posible que
as y que consumieran
limento vegetal al día.

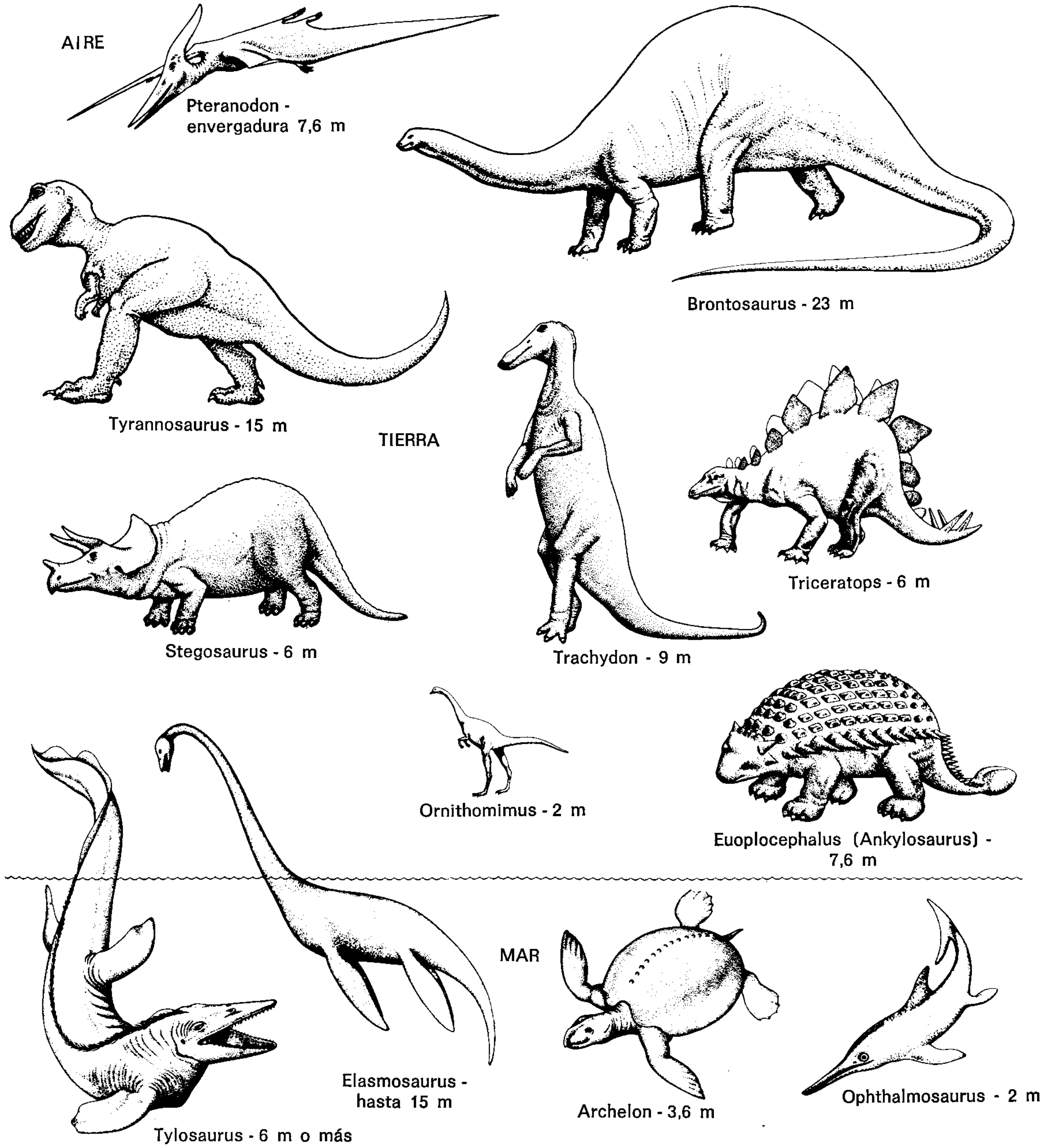

AIRE
Pteranodon - envergadura 7,6 m
Brontosaurus - 23 m
Tyrannosaurus - 15 m
TIERRA
Stegosaurus - 6 m
Trachydon - 9 m
Triceratops - 6 m
Ornithomimus - 2 m
Euoplocephalus (Ankylosaurus) - 7,6 m
MAR
Elasmosaurus - hasta 15 m
Tylosaurus - 6 m o más
Archelon - 3,6 m
Ophthalmosaurus - 2 m

Fig. 32-15 Restauraciones de reptiles mesozoicos. †*Brontosaurus* y †*Stegosaurus* del Jurásico, todos los demás del Cretácico; los cuatro de la hilera inferior son marinos. Los números se refieren a la longitud total. *(Según diversos autores.)*

†*Stegosaurus* (fig. 32-15) tenía una serie de enormes placas óseas en una cresta dorsal que se extendía desde el cuello hasta el extremo de la cola. †*Triceratops* tenía un cráneo apenas igualado en peso y tamaño por ningún otro animal, si se exceptúan las actuales ballenas; poseía un pico cortante y agudo en la mandíbula superior, un cuerno corto y robusto en la nariz y un par de largos cuernos dirigidos hacia adelante, situados en la parte superior de la cabeza. El cerebro de estos enormes dinosaurios era desproporcionadamente pequeño; el de †*Stegosaurus,* de 5,5 m, tenía un peso estimado en sólo 71 gramos, pero tenía ganglios ensanchados en el cordón nervioso cerca de las cinturas pectoral y pélvica.

Los reptiles voladores, o pterodáctilos (figs. 32-15 y 13-1), poseían una constitución más ligera. Su cabeza era larga; el cuarto «dedo» era muy largo y servía de sostén para el ala. Las extremidades posteriores también contribuían a sostener la membrana voladora, de una manera algo similar a la que actualmente presentan los murciélagos. Una forma *(†Pteranodon)* tenía una envergadura de 7,5 m. Los ictiosaurios marinos tenían aspecto de ballena pero poseían cuatro (en lugar de dos) extremidades en forma de aleta, y una ancha aleta caudal. Los reptiles mesozoicos comprendían especies herbívoras y carnívoras. Los nidos de huevos de dinosaurio *(†Protoceratops)* descubiertos en Mongolia, demuestran que algunos de estos antiguos reptiles depositaban los huevos en nidos, pero los ictiosaurios marinos eran vivíparos.

Se han hallado restos de reptiles fósiles en todos los continentes y abundan en algunas rocas de los Estados del Oeste de los Estados Unidos, especialmente en Wyoming, Utah y Colorado. Las huellas de las patas de los reptiles del Mesozoico, existentes en las costas de las antiguas aguas, se hallan en areniscas de varias partes de los Estados Unidos.

Se ha discutido mucho por qué los antiguos reptiles desaparecieron tan repentinamente, hablando en términos geológicos. Según una teoría, los primeros mamíferos se alimentaban de los huevos de estos enormes reptiles; otra explicación más plausible admite que cambios climáticos, como la reducción de la temperatura o cambios en la humedad afectaron adversamente a los reptiles mismos o a sus hábitats, o a ambos. La desaparición de los reptiles de finales del Mesozoico evidentemente dio una oportunidad favorable a los mamíferos primitivos, que entonces tenían poco tamaño, para empezar el espectacular desarrollo que caracterizó la era Terciaria.

Clasificación

Clase Reptiles (Reptilia).

(Características de las formas vivientes.) Piel no glandular (con pocas excepciones) córnea, generalmente con escamas o escudos; típicamente 4 extremidades, cada una con cinco dedos con uñas, pero en algunos reducidas o ausentes; esqueleto óseo, un cóndilo occipital; Pérmico a Reciente; terrestres, de agua dulce o marinos, en los trópicos y en las regiones cálidas; unas 6500 especies.

Subclase 1. Anápsidos (Anapsida). Bóveda del cráneo sólida, sin abertura detrás del ojo.

Orden 1. †Cotilosaurios (Cotylosauria). Los primitivos se parecen a los anfibios laberintodontos. Pérmico, †*Captorhinus*; Triásico, †*Scutosaurus,* del tamaño de un buey; †*Hypsognathus.*

Orden 2. †Mesosaurios (Mesosauria). Pequeños, alargados, acuáticos. Pérmico inferior. †*Mesosaurus.*

Orden 3. Quelonios (Chelonia). Tortugas terrestres y acuáticas, y *terrapenes.* Cuerpo ancho, encerrado dentro de un caparazón rígido constituido por un espaldar dorsal, redondeado, y un peto plano ventral, articulado en los lados y cubierto por escudos poligonales o piel coriácea; sin dientes, mandíbulas con cubiertas córneas; cuadrado inmóvil; vértebras torácicas y costillas generalmente fusionadas con el caparazón; el ano consiste en una hendidura alargada; un órgano copulador, que se proyecta desde el suelo de la cloaca; ovíparos, ponen los huevos en hoyos (nidos) excavados y recubiertos por las hembras; Jurásico a Reciente; en todo el mundo excepto Nueva Zelanda y el oeste de América del Sur; en aguas dulces, saladas, o en tierra; unas 250 especies (fig. 32-16).

Suborden 1. Criptódiros (Cryptodira). El cuello, si es retráctil, se curva en forma de S; la pelvis no está fusionada con el peto.

Superfamilia 1. TESTUDINOIDEOS (TESTUDINOIDEA). El caparazón suele ser completo, con escudos; extremidades con garras, no en forma de pala.

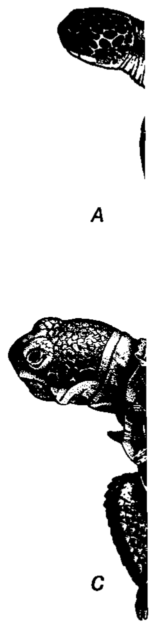


Fig. 32-16
verde *(Chel*
lydra serper
agassizi), h
concha blan
Estados del
Stebbins, A.

DERMATEMÍDIDOS
cola corta, acuátic
wi, Veracruz hasta
QUELÍDRIDOS (C
doras. Peto peque
parte de la cabeza
expuestas por la
traídos debajo de
cola larga; *Chelyc*
dora o tortuga de
to hasta el Cana
hasta Colorado, l
16*B*); *Macrochely*
Illinois, Georgia
66 cm, pesa gener
hasta más de 91 k
ESTAUROTÍPIDOS
caparazón plano.
QUINOSTÉRNIDOS

caracterizó la era

Clasificación

vivientes.) Piel no
s) córnea, general-
ípicamente 4 extre-
dos con uñas, pero
s; esqueleto óseo,
a Reciente; terres-
n los trópicos y en
especies.

a). Bóveda del crá-
lel ojo.

ylosauria). Los pri-
os laberintodontos.
, †*Scutosaurus,* del
thus.

osauria). Pequeños,
erior. †*Mesosaurus.*

a). Tortugas terres-
Cuerpo ancho, en-
ı rígido constituido
ado, y un peto pla-
dos y cubierto por
iácea; sin dientes,
as; cuadrado inmó-
as generalmente fu-
ıno consiste en una
copulador, que se
oaca; ovíparos, po-
) excavados y recu-
ico a Reciente; en
Zelanda y el oeste
lulces, saladas, o en
2-16).

ptodira). El cuello,
rma de S; la pelvis

DEOS (TESTUDINOI-
completo, con escu-
ıs, no en forma de

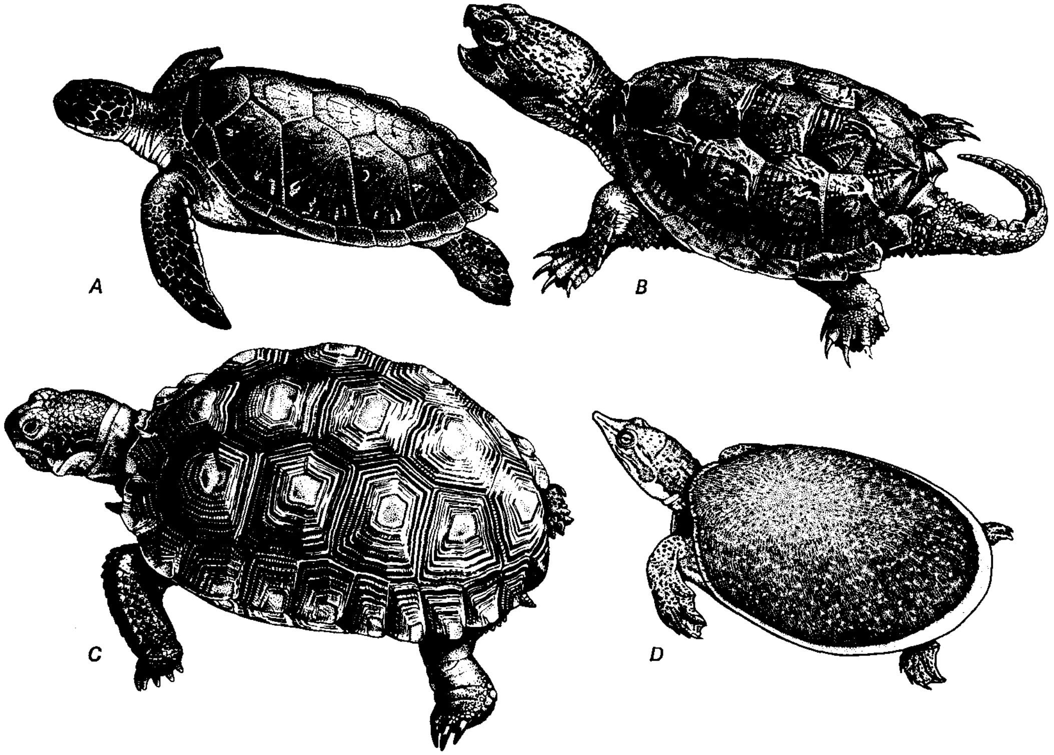


Fig. 32-16 Tortugas (orden QUELONIOS); todas reducidas pero no a la misma escala. *A.* Tortuga verde *(Chelonia mydas),* marina, longitud del caparazón hasta 1,52 m. *B.* Tortuga mordedora *(Chelydra serpentina),* en aguas dulces, caparazón hasta 46 cm de longitud. *C.* Tortuga gófer *(Gopherus agassizi),* hasta 36 cm de longitud, en tierra en el árido sudoeste norteamericano. *D.* Tortuga de concha blanca espinosa *(Trionyx spiniferus),* en los Estados Unidos, en las aguas dulces de los Estados del centro y del este, hasta 46 cm de longitud. *B, C* y *D* son individuos jóvenes. *(De Stebbins, Amphibians and reptiles of western North America.)*

DERMATEMÍDIDOS (DERMATEMYDIDAE). Planos, cola corta, acuáticos; 1 especie, *Dermatemys mawi,* Veracruz hasta Honduras.

QUELÍDRIDOS (CHELYDRIDAE). Tortugas mordedoras. Peto pequeño, en forma de cruz; gran parte de la cabeza, el cuello y las patas quedan expuestas por la parte inferior cuando están retraídos debajo del caparazón; pico ganchudo, cola larga; *Chelydra serpentina,* tortuga mordedora o tortuga de presa americana, costa del Golfo hasta el Canadá meridional, hacia el oeste hasta Colorado, longitud hasta 45 cm (fig. 32-16*B*); *Macrochelys temminckii,* tortuga caimán, Illinois, Georgia y hacia el sur, longitud hasta 66 cm, pesa generalmente menos de 68 kg (llega hasta más de 91 kg).

ESTAUROTÍPIDOS (STAUROTYPIDAE). Pequeños, caparazón plano. *Staurotypus,* América Central.

QUINOSTÉRNIDOS (KINOSTERNIDAE). Tortugas almizcladas y tortugas del fango. Peto bien desarrollado, ambos extremos articulados. *Sternotherus,* tortuga almizclada, Estados del Golfo hasta la frontera del Canadá, cabeza grande, peto reducido; *Kinosternon,* tortugas del fango, Estados del este, curso inferior del río Colorado, penetra en México hasta Sudamérica, en aguas someras.

PLATISTÉRNIDOS (PLATYSTERNIDAE). Planos, cabeza grande, mandíbula ganchuda, cola larga. *Platysternon megacephalum,* sudeste de Asia, en las corrientes de montaña.

EMÍDIDOS (EMYDIDAE). Tortugas acuáticas y terrestres, terrapenes. La cabeza puede retraerse dentro del caparazón, dedo medio frontal con 3 falanges, membrana interdigital, al menos parcial; Eoceno a Reciente; de distribución mundial, excepto en la región australiana; comprende la mayoría de los quelonios. *Clemmys, Emys,* tortugas de estanque o galápagos, Europa, Asia, África y América del Norte; *Terrapene,* terrapenes de caja, México y centro de los Estados Unidos hasta la costa atlántica, peto con articulación transversal; *Emys orbicularis,* galápago europeo, en la mayor parte de Europa; *Mauremys caspica,* galápago leproso, Iberia y Sur de los Balcanes; *Malaclemys terrapin,* terrapenes, de Massachusetts a Texas, en aguas costeras saladas y salobres, estimado como alimento; *Graptemys,* tortugas de mapa, de Florida a Texas y Dakota meridional, en aguas dulces; *Chrysemys,* tortuga pintada, costa atlántica hasta Washington central, en aguas claras (fig. 32-1); *Pseudemys,* terrapenes, Estados del este, muchas especies; *Deirochelys,* Carolina del Norte hasta Texas y Arkansas.

TESTUDÍNIDOS (TESTUDINIDAE). Tortugas terrestres. Dedos sin membrana interdigital, patas posteriores cilíndricas; caparazón alto; *Geochelone (Testudo),* tortugas terrestres gigantes, Islas Galápagos y Aldabra, Océano Índico, algunas hasta 1,2 m de longitud; *Gopherus,* tortugas gófer, pequeñas tortugas terrestres que se cobijan en galerías excavadas por ellas mismas, de Florida a Texas, sur de Nevada y California hasta el interior de México (fig. 32-16*C*); otras especies en Europa meridional (*Testudo hermannii,* tortuga mediterránea; *T. graeca,* tortuga mora; *T. marginata,* tortuga marginada), África, Madagascar y sudeste de Asia.

Superfamilia 2. QUELONIOIDEOS (CHELONIOIDEA). Familia QUELÓNIDOS (CHELONIIDAE). Extremidades en forma de paleta; escudos del caparazón lisos; Cretácico superior a Reciente; mares tropicales y subtropicales, ocasionales en las costas de los Estados Unidos; en general van a la costa sólo para poner los huevos. *Chelonia,* tortuga verge, escudos córneos grandes, adultos de 90 cm a 1,50 m de longitud y más de 100 kg de peso, estimada como alimento (fig. 32-16*A*); *Eretmochelys,* tortuga carey, mandíbula superior ganchuda, adultos hasta 56 cm de longitud de 45 kg de peso, los escudos dorsales constituyen la «concha» comercial, también llamada carey; *Caretta,* tortuga boba, cabeza grande, adultos 1,26 m o más y 136 kg de peso; *Lepidochelys,* hasta 63 cm de longitud, color gris u oliva.

Familia DERMOQUÉLIDOS (DERMOCHELYIDAE). *Dermochelys coriacea,* tortuga laúd, piel lisa, sin escamas, negra, 7 surcos a lo largo del dorso, los adultos hasta 2,4 m de longitud y 725 kg, en los océanos tropicales. En Europa, en el Atlántico y el Mediterráneo ocasionalmente a lo largo de las costas de los Estados Unidos.

Superfamilia 3. TRIONICOIDEOS (TRIONYCHOIDEA). Familia TRINÍQUIDOS (TRIONYCHIDAE). Tortugas de concha blanda. Caparazón reducido, cubierto de piel coriácea. *Trionyx,* Estados del Golfo hasta el río San Lorenzo; *T. spiniferus,* tortuga de concha blanda espinosa, la más común, y *T. ferox,* ambas hasta 45 cm de longitud (figura 32-16*D*).

Familia CARETOQUÉLIDOS (CARETTOCHELYIDAE). Caparazón blando, extremidades en forma de paleta. Nueva Guinea. *Carettochelys insculpta,* especie altamente acuática.

Suborden 2. Pleuródiros (Pleurodira). El cuello se pliega de lado debajo del caparazón; la pelvis está soldada al caparazón. Restringidos a los continentes australes.

PELOMEDÚSIDOS (PELOMEDUSIDAE). *Pelomedusa,* África; *Podocnemis,* tartaruga, Sudamérica y Madagascar.

QUÉLIDOS (CHELYIDAE). Tortugas de cuello de serpiente. *Chelys fimbriata,* matamata, Sudamérica; *Chelodina,* Australia.

Subclase 2. †Sinápsidos (Synapsida). Bóveda del cráneo con una abertura baja detrás del ojo, limitada por encima por el postorbitario y el escamosal.

Orden 4. †Pelicosaurios (†Pelycosauria). Miembros salidos lateralmente, algunos con espinas dorsales largas. Carbonífero superior a Pérmico. †*Varanosaurus;* †*Dimetrodon.*

Orden 5. †Terápsidos (†Therapsida). Reptiles parecidos a mamíferos. Algunos de ellos grandes y pesados. Pérmico hasta mediados del Triásico, unos pocos en el Jurásico. †*Moschops;* †*Dicynodon;* †*Cynognathus.*

Subclase 3. †Euriápsidos (†Euryapsida). Bóveda del cráneo con una abertura alta detrás del ojo, limitada por debajo por el postorbitario y el escamoso.

Orden 6. †Areoscelidios (†Araeoscelidia) o *Protorosaurios (Protorosauria).* Pequeños, parecidos a lagartos. Pérmico a Triásico. †*Araeoscelis;* †*Protorosaurus.*

Orden 7. †Sauropterigios (†Sauropterygia). Incluye los plesiosaurios. Delgados, largos, miembros en

ionalmente a lo largo
Unidos.

EOS (TRIONYCHOIDEA).
ONYCHIDAE). Tortugas
ón reducido, cubierto
stados del Golfo has-
spiniferus, tortuga de
a más común, y *T.*
n de longitud (figu-

(CARETTOCHELYIDAE).
lades en forma de pa-
ochelys insculpta, es-

Pleurodira). El cuello
caparazón; la pelvis
Restringidos a los con-

EDUSIDAE). *Pelomedu-*
taruga, Sudamérica y

Tortugas de cuello de
, matamata, Sudamé-

napsida). Bóveda del
detrás del ojo, limi-
rbitario y el escamo-

Pelycosauria). Miem-
unos con espinas dor-
erior a Pérmico. †*Va-*

erapsida). Reptiles pa-
s de ellos grandes y
dos del Triásico, unos
schops; †*Dicynodon;*

ryapsida). Bóveda del
detrás del ojo, limi-
bitario y el escamoso.

Araeoscelidia) o *Pro-*
Pequeños, parecidos a
†*Araeoscelis;* †*Proto-*

Sauropterygia). Inclu-
, largos, miembros en

---

forma de paletas, marinos. Triásico a Cretácico. †*Plesiosaurus;* †*Elasmosaurus.*

Subclase 4. †Ictiopterigios (†Ichthyopterygia). Bóveda del cráneo con una abertura alta detrás del ojo, limitada por debajo por el postfrontal y el supratemporal.

Orden 8. †Ictiosaurios (†Ichthyosauria). Tamaño mediano, algunos de ellos semejantes a marsopas, miembros en forma de paleta. Triásico a Cretácico. †*Ichthyosaurus;* †*Ophthalmosaurus.*

Subclase 5. Lepidosaurios (Lepidosauria). Diápsidos primitivos y sus descendientes; bóveda del cráneo con 2 aberturas de ojo separadas por una barra formada por el postorbitario y el escamoso; no hay abertura ni depresión anteorbitaria.

Orden 9. †Eosuquios (†Eosuchia). Reptiles primitivos con dos arcos. Pérmico †*Youngina.*

Orden 10. Rincocéfalos (Rhynchocephalia). El representante viviente tiene aspecto de lagarto; escamas granulares; una serie dorsal media de espinas cortas; cuadrado inmóvil; mandíbulas articuladas mediante un ligamento; vértebras anficélicas; costillas abdominales presentes; abertura anal transversal; sin órgano copulador en el macho; Pérmico a Eoceno, y Reciente; Nueva Zelanda. Una especie viviente, *Sphenodon punctatum,* la tuatara (fig. 32-17), hasta 75 cm de longitud; vive en tierra y es minadora; come insectos, moluscos o pequeños vertebrados; pone unos diez huevos con cáscara dura y blanca en agujeros en el suelo, que requieren unos trece meses para hacer eclosión.

Orden 11. Escamosos (Squamata). Lagartos y serpientes. Piel con escamas epidérmicas córneas o escudos; hueso cuadrado móvil; vértebras generalmente procélicas; órgano copulador (hemipenes) doble y evertible; abertura anal transversa.

Suborden 1. Saurios (Sauria) o *Lacertilios (Lacertilia).* Lagartos. El cuerpo suele ser alargado; típicamente 4 patas, algunas veces reducidas o ausentes; mandíbulas soldadas anteriormente; pterigoides en contacto con el cuadrado; párpados generalmente móviles; cintura pectoral bien desarrollada (o vestigial); costillas conectadas con el esternón, que incluyen la cavidad torácica; lengua generalmente entera; vejiga de la orina ordinariamente presente; la longitud suele ser de menos de 30 cm (unos pocos más de 2 m); en su mayor parte ovíparos, algunos ovovivíparos y vivíparos; se alimentan principalmente de insectos y pequeños invertebrados, algunos herbívoros; en las regiones tropicales y templadas, en los continentes o islas; unas 3700 especies.

(Nota: De las 26 a 30 familias, varias completamente fósiles, aquí se omiten algunas.)

GECÓNIDOS (GEKKONIDAE). Gecos, salamanquesas. Pequeños; dedos a menudo con láminas redondeadas o cojinetes adherentes para trepar; la parte inferior de los cojinetes contiene muchas microvellosidades o quetas filiformes, a menudo ramificadas, con los extremos en forma de espátula; las microvellosidades tienen 100 µm de longitud; la adhesión de los cojinetes resulta al parecer de las fuerzas de fricción originadas por

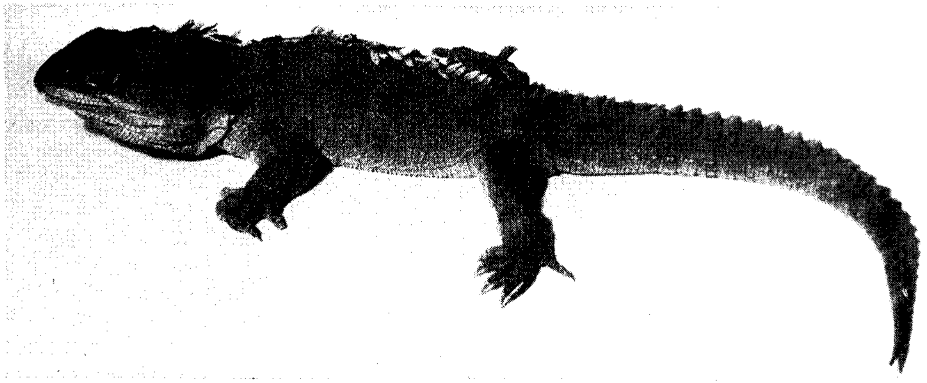


Fig. 32-17 La tuatara *(Sphenodon punctatum);* **hasta 76 cm de longitud.** Nativo de Nueva Zelanda y el único miembro viviente del orden RINCOCÉFALOS. *(Foto de T. I. Storer, ejemplar vivo en la Academia de Ciencias de California.)*

las numerosas quetas; los ojos suelen carecer de párpados móviles; vértebras anficélicas; lengua protráctil; muchos pueden producir sonidos; cáscara de los huevos (1 o 2) calcificada; en todo el mundo, en las regiones cálidas; algunos trepan por las rocas, los árboles y los edificios y otros viven en los desiertos de arena; más de 650 especies. *Phyllodactylus* y *Coleonyx*, nativos del sudoeste de los Estados Unidos y de México (fig. 32-18*A, B*); *Phyllodactylus europaeus*, filodáctilo, mayormente en las islas del área tirrena; *Hemidactylus turcicus*, salamanquesa rosada, área litoral mediterránea, introducida en partes del norte y centro de América; *Sphaerodactylus*, en Key West y extremo sur de Florida; *Tarentola mauritanica*, salamanquesa común, área mediterránea, incluida las islas; *Cyrtodactylus kotschyi*, gimnodáctilo, sudeste de Europa.

PIGOPÓDIDOS (PYGOPODIDAE). Cuerpo parecido al de una serpiente; sin miembros anteriores; los posteriores reducidos a colgajos de piel planos; escamas redondeadas; cola larga y frágil; sin párpados; Australia, Tasmania, Nueva Guinea, unas 30 especies. *Pygopus.*

IGUÁNIDOS (IGUANIDAE). Lagartos del Nuevo Mundo. Patas normales; dientes de ordinario iguales (homodontos) y fijos en los lados de las mandíbulas (pleurodontos); lengua carnosa, no protráctil; párpados completos; principalmente en América; comprende la mayor parte de los lagartos norteamericanos, la mayoría de ellos al oeste del Misisipí, unas 625 especies *Anolis carolinensis*, camaleón americano o anolis de Carolina, Carolina del Norte a Texas, el color de la piel cambia rápidamente de verde a pardo, es verde cuando está sobre hojas; *Sceloporus* (figs. 32-1), lagartos espinosos, en las rocas, árboles o en el suelo, *S. undulatus*, centro y este de los Estados Unidos, unas 50 especies muchas en México; *Phrynosoma*, sapos cornudos o tapayas, (fig. 32-19), cuerpo ancho, plano y espinoso, «cuernos» (escamas) ensanchados en la cabeza, sudeste del Canadá y Kansas a California y México, viven en suelo seco y en la arena; *Uta stansburiana*, oeste de los Estados Unidos y México; *Crotaphytus*, lagartos de collar (fig. 32-20); *Sauromalus*, chucualá o chuckwalla; *Callisaurus*, lagarto cola de cebra; *Iguana, Cyclura*, etc., iguanas, México y hacia el sur, algunas de 2 m de longitud, cuerpo comprimido, cola larga, una cresta dorsal media de espinas lanceoladas; corren y trepan activamente; se alimentan de hojas, frutos, algunos insectos y pequeños vertebrados; en los trópicos se comen.

AGÁMIDOS (AGAMIDAE). Lagartos del Viejo Mundo. Patas normales; dientes generalmente diferenciados (heterodontos) y fijos a los bordes de las mandíbulas (acrodontos); lengua corta, gruesa; algunos con sacos en el cuello o espinas dorsales; sur de Europa, Africa, Asia y Australia; unas 325 especies. *Agama*, ágama; *Draco*, dragón volador, largas costillas cubiertas por una membrana y empleadas para planear desde una altura; *Moloch horridus*, moloch, Australia, algo parecido a un sapo cornudo, se alimenta principalmente de hormigas.

CAMALEÓNIDOS (CHAMAELEONIDAE). Camaleones. Cabeza angulosa; cuerpo alto y estrecho; co-

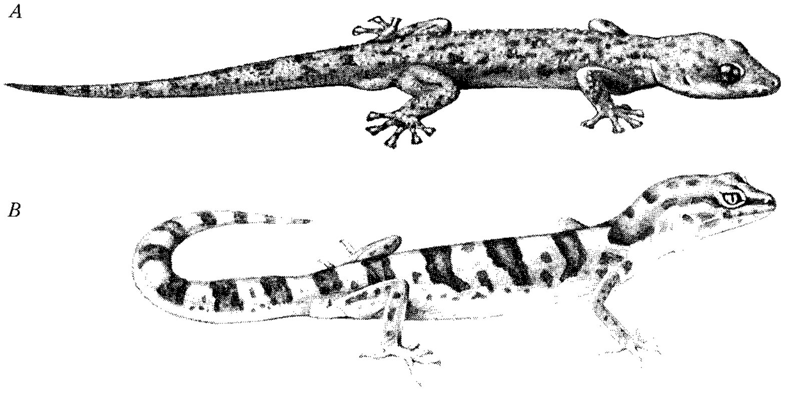


Fig. 32-18 Gecos del oeste de América del Norte. *A. Phyllodactylus xanti*, del sur de California y de la Baja California. Hasta 11 cm de longitud. *B. Coleonyx variegatus*, del sur de los Estados Unidos y noroeste de México. Hasta 22 cm de longitud. *(De Stebbins, A field guide to Western reptiles and amphibians.)*

Fig. 32-19
dos y aren
(De Stebbi

la prensil; dedos
coger; extremo de
to de mucus, pued
tros fuera de la b
ven independienter
el glóbulo ocular,
tral circular; dien
sacos aéreos; en
maeleo chamaeleo
Iberia y Creta),
unas 100 especies.
maleón, cambia rá

XANTÚSIDOS (X
nos. Pequeños; es
camas ventrales cu
sin párpados móvi
oeste de los Estad
y Cuba, 17 especi

TEIDOS (TEIIDA
Mundo. Alargados
fosa temporal desc
neralmente cuadra
larga y bífida, con
América del Norte

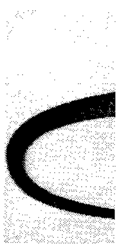


Fig. 32-20
en el color.
Denburgh.)

e verde a pardo, es
jas; *Sceloporus* (figs.
las rocas, árboles o
centro y este de los
pecies muchas en Mé-
cornudos o tapayas,
, plano y espinoso,
chados en la cabeza,
s a California y Mé-
y en la arena; *Uta*
Estados Unidos y Mé-
de collar (fig. 32-20);
ckwalla; *Callisaurus,*
guana, Cyclura, etc.,
sur, algunas de 2 m
mido, cola larga, una
inas lanceoladas; co-
se alimentan de ho-
y pequeños vertebra-
nen.
Lagartos del Viejo
dientes generalmente
) y fijos a los bordes
ntos); lengua corta,
en el cuello o espinas
África, Asia y Aus-
gama, ágama; *Draco,*
llas cubiertas por una
a planear desde una
oloch, Australia, algo
o, se alimenta princi-

LEONIDAE). Camaleo-
o alto y estrecho; co-

le California
los Estados
to Western

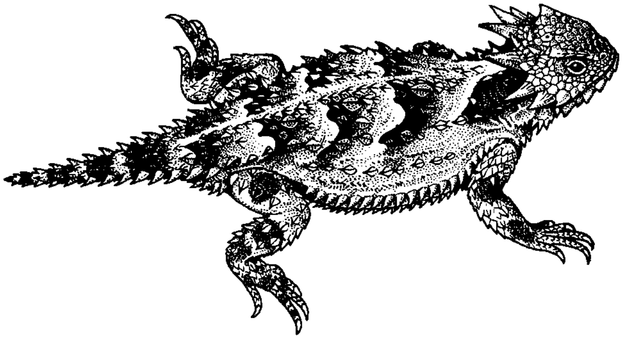


Fig. 32-19 Sapo cornudo *(Phrynosoma coronatum);* **hasta 14 cm de longitud.** En los terrenos áridos y arenosos del oeste de los Estados Unidos se encuentran siete especies de sapos cornudos. *(De Stebbins, Amphibians and reptiles of western North America.)*

la prensil; dedos opuestos (el dos al tres) para coger; extremo de la lengua ensanchado y cubierto de mucus, puede «dispararse» varios centímetros fuera de la boca; ojos grandes, que se mueven independientemente; párpados soldados sobre el glóbulo ocular, con una pequeña abertura central circular; dientes acrodontos; pulmones con sacos aéreos; en Europa (una sola especie, *Chamaeleo chamaeleon,* camaleón común del sur de Iberia y Creta), África, Madagascar e India, unas 100 especies. *Chamaeleo (Chamaeleon),* camaleón, cambia rápidamente de color (fig. 32-21).

XANTÚSIDOS (XANTUSIIDAE). Lagartos nocturnos. Pequeños; escamas dorsales granulares, escamas ventrales cuadradas y no imbricadas; ojos sin párpados móviles; con poros femorales; sudoeste de los Estados Unidos a América Central y Cuba, 17 especies. *Xantusia.*

TEIDOS (TEIIDAE). Teyús, lagartos del Nuevo Mundo. Alargados; patas reducidas en algunos; fosa temporal descubierta; escamas ventrales generalmente cuadradas y no imbricadas; lengua larga y bífida, con papilas semejantes a escamas; América del Norte, del Centro y del Sur y Antillas, unas 200 especies. *Cnemidophorus,* lagartos cola de látigo, unas 32 especies, 9 de las cuales son partenogenéticas; *Ameiva; Tupinambis,* teyú, con más de 90 cm de longitud.

ESCÍNCIDOS (SCINCIDAE). Escincos, eslizones. Patas o dedos a menudo reducidos, a veces ausentes; escamas comúnmente lisas y de bordes redondeados (cicloideas), con osificación dérmica debajo; lengua con papilas escamiformes, punta débilmente dentada; ovíparos o vivíparos; algunos con placentación bien desarrollada; trópicos del Viejo Mundo, Australia e islas del Pacífico; pocos en América, más de 1000 especies. *Chalcides ocellatus,* eslizón ocelado, en algunas islas del centro y este del Mediterráneo, Grecia, norte y nordeste de África, sudeste de Asia; *Ch. bedriagai,* eslizón ibérico, en Iberia; *Ch. chalcides,* eslizón tridáctilo, en Iberia, sur de Francia, Italia, Sicilia, Elba y Cerdeña, noroeste de África; *Ablepharus* y *Ophiomorus,* en Europa sudoriental y sudoeste de Asia; *Eumeces fasciatus* y *E. skiltonianus,* escincos de cola azul, en los Estados Unidos.

CORDÍLIDOS (CORDYLIDAE). África y Madagas-

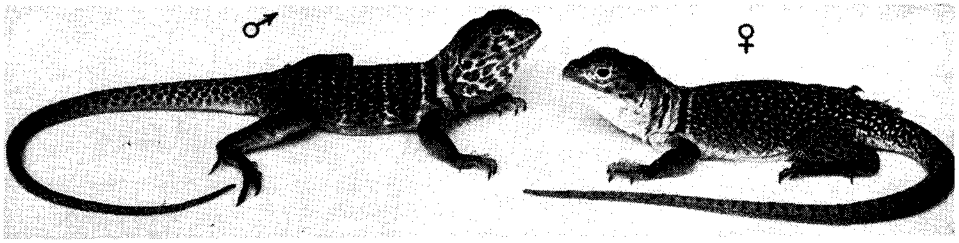


Fig. 32-20 Lagartos de collar *(Crotaphytus collaris);* **hasta 32 cm de longitud.** Los sexos difieren en el color. Viven en las rocas y en el suelo abierto en los Estados del Oeste americano. *(De Van Denburgh.)*

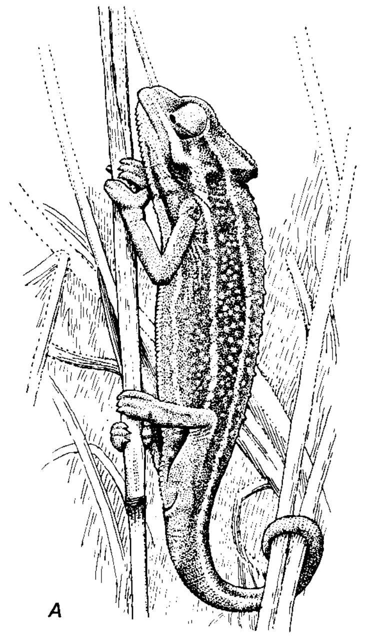


Fig. 32-21 *A.* **Camaleón lobulado africano** *(Chamaeleo bitaeniatus);* **longitud hasta 11 cm.** Los camaleones son nativos de las regiones cálidas del Viejo Mundo. Están especializados por poseer un cuerpo comprimido, una cola prensil, dedos prensiles y lengua protráctil.

car. *Chamaesaura,* miembros muy reducidos; *Cordylus (Zonura),* cola con espiras de espinas agudas.

LACÉRTIDOS (LACERTIDAE). Lagartos del Viejo Mundo. Patas normales; fosa postemporal cubierta; intermaxilares impares; el duplicado de los teidos en el Viejo Mundo. Europa, Asia y África, unas 200 especies. *Lacerta,* lagartos.

ÁNGUIDOS (ANGUIDAE). Lagartos caimán. Cuerpo alargado, un pliegue profundo en la piel, a lo largo de cada lado; patas pequeñas o sin ellas; cola larga, frágil, se regenera fácilmente; lengua delicada, se retrae en la gruesa base; las escamas suelen ser rectangulares, sobre delgadas placas óseas; sudoeste de los Estados Unidos hasta el norte de América del Sur, Europa, Norte de África y la India, unas 70 especies. *Gerrhonotus,* lagartija, caimán, en los Estados Unidos y México, patas cortas; *Ophisaurus attenuatus,* serpiente de vidrio oriental. Wisconsin a Texas, sin patas, la cola, que es muy frágil, tiene unos 2/3 de la longitud total; *O. apus,* serpiente de vidrio de los Balcanes, Europa; *Anguis fragilis,* lución, Europa, Asia occidental y norte de África.

ANNIÉLIDOS (ANNIELLIDAE). Lagartos ápodos plateados. Alargados, sin patas; ojos pequeños, sin aberturas auditivas; escamas lisas, blandas; subterráneos; California. *Anniella* (dos especies).

XENOSÁURIDOS (XENOSAURIDAE). Dorso con 2 hileras de escamas grandes, otras pequeñas; *Xenosaurus,* México central a Guatemala; *Shinisaurus,* China meridional, parece un cocodrilo pequeño, come renacuajos y peces.

HELODERMÁTIDOS (HELODERMATIDAE). Lagartos venenosos. Tronco y cola robustos, redondeados, patas cortas; escamas dorsales en forma de cuentas, sobre tubérculos óseos (osteodermos); escamas ventrales planas; lengua carnosa, protráctil; dientes en forma de colmillos romos, surcados, con glándulas venenosas que desembocan en una «encía» externa de la mandíbula inferior; veneno potente, la picadura es fatal para los animales pequeños, raramente para el hombre; 2 especies, son los únicos lagartos venenosos. *Heloderma suspectum,* el monstruo de Gila, Arizona y México hasta el sur de Utah y Nevada, rosado y negro, hasta 48 cm (fig. 32-22) de longitud total; *H. horridum,* gila terrible, México y América central, amarillo y con mucho negro.

VARÁNIDOS (VARANIDAE). Varanos. Tronco y patas robustos, cuello y cola largos; escamas pequeñas, lisas; dientes grandes, puntiagudos y pleurodontos; lengua larga, lisa, profundamente bífida y protráctil; África, sur de Asia e islas del sudeste de Australia. *Varanus,* varano común; *V. salvator,* varano de Malaca, Ceilán y Malaca, hasta 2,5 m; *V. komodoensis,* dragón de Komodo, hasta 3 m; *V. acanthurus,* hasta unos 45 cm de longitud.

LANTONÓTIDOS (LANTHONOTIDAE). Cara corta, región del cerebro más larga; miembros cortos; escamas como las del caimán. Una especie. *Lanthonotus borneensis,* lantonoto sin orejas, de Borneo. Estrechamente relacionado con los antepasados de las serpientes.

†MOSASÁURIDOS (†MOSASAURIDAE). Mosasaurios. Cuerpo y cola delgados; cinturas pélvicas pequeñas; miembros en forma de paleta. Cretácicos, marinos, algunos hasta 6 m de longitud †*Mosasaurus,* †*Tylosaurus* (fig. 32-15).

Suborden 2. Serpientes (Serpentes) u *Ofidios (Ophidia).* Sin patas, ni pies, ni aberturas auditivas, ni esternón ni vejiga de la orina; mandíbulas articuladas anteriormente por un ligamento; ojos con poco movimiento y cubiertos por una

Fig. 32-2
longitud.
phibians

escama transpa
párpados; leng
pulmón izquier
gados y cónicos
bulas y en la bó
y pterigoideo);

TIFLÓPIDOS (
Ojos vestigiales,
tienen dientes e
tos transversalm
inferior; escam
deas, en numer
trópicos y subtr
terráneos. Unas
micularis, culeb
Balcanes y en a
Asia, Cáucaso y

LEPTOTIFLÓPI
pientes ciegas.
tienen dientes e
de fémur y con
oeste de los Est
llas, África y e
Unas 65 especie

(Nota: Las siguie
todas los ojos des
rie de grandes es
abdomen.)

BOÍDOS (BOID
etc. Vestigios d
teriores, estas ú
existentes a cad

AE). Lagartos ápodos
atas; ojos pequeños,
camas lisas, blandas;
Anniella (dos espe-

RIDAE). Dorso con 2
, otras pequeñas; *Xe-*
Guatemala; *Shinisau-*
rece un cocodrilo pe-
peces.
ERMATIDAE). Lagartos
obustos, redondeados,
ales en forma de cuen-
(osteodermos); esca-
ia carnosa, protráctil;
illos romos, surcados,
ie desembocan en una
andíbula inferior; ve-
es fatal para los ani-
e para el hombre; 2
artos venenosos. *Helo-*
truo de Gila, Arizona
Utah y Nevada, rosa-
fig. 32-22) de longitud
rrible, México y Amé-
n mucho negro.
. Varanos. Tronco y
la largos; escamas pe-
andes, puntiagudos y
a, lisa, profundamente
, sur de Asia e islas
Varanus, varano co-
de Malaca, Ceilán y
komodoensis, dragón
V. acanthurus, hasta

NOTIDAE). Cara corta,
ga; miembros cortos;
aán. Una especie. *Lan-*
ioto sin orejas, de Bor-
onado con los antepa-

ASAURIDAE). Mosasau-
dos; cinturas pélvicas
orma de paleta. Cretá-
asta 6 m de longitud
(fig. 32-15).

(Serpentes) u *Ofidios*
ies, ni aberturas audi-
de la orina; mandíbu-
nte por un ligamento;
o y cubiertos por una

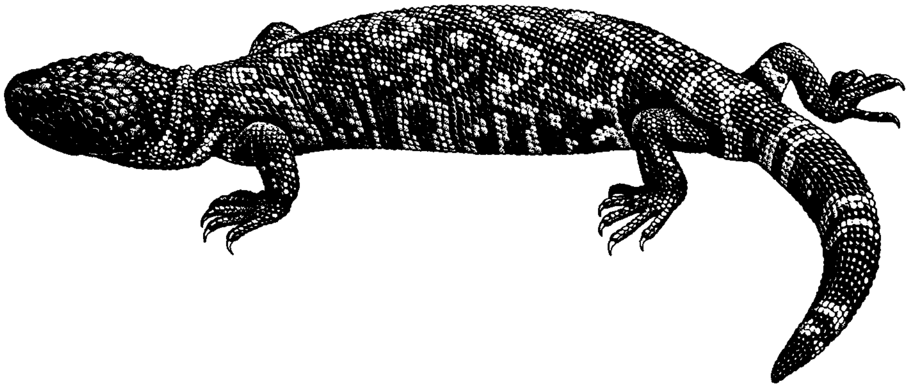


Fig. 32-22 El monstruo de Gila ***(Heloderma suspectum)*** **del sudoeste americano; hasta 48 cm de longitud.** Esta y otra especie próxima son los únicos lagartos venenosos. *(De Stebbins, Amphibians and reptiles of western North America.)*

escama transparente cada uno (speculum), sin párpados; lengua alargada, bífida y protráctil; pulmón izquierdo reducido; dientes largos, delgados y cónicos, generalmente sobre las mandíbulas y en la bóveda de la boca (huesos palatino y pterigoideo); unas 2500 especies.

TIFLÓPIDOS (TYPHLOPIDAE). Serpientes ciegas. Ojos vestigiales, debajo de escamas opacas; sólo tienen dientes en los huesos maxilares, dispuestos transversalmente, no los hay en la mandíbula inferior; escamas delgadas, imbricadas, cicloideas, en numerosas series sobre todo el cuerpo; trópicos y subtrópicos de ambos hemisferios, subterráneos. Unas 150 especies. *Typhlops. T. vermicularis,* culebra vermiforme, en el sur de los Balcanes y en algunas islas griegas, sudoeste de Asia, Cáucaso y Egipto.

LEPTOTIFLÓPIDOS (LEPTOTYPHLOPIDAE). Serpientes ciegas. Como los TIFLÓPIDOS, pero sólo tienen dientes en la mandíbula inferior; vestigios de fémur y con todos los huesos pélvicos; sudoeste de los Estados Unidos hasta el Brasil, Antillas, África y el sudeste de Asia; subterráneos. Unas 65 especies. *Leptotyphlops.*

(Nota: Las siguientes familias de serpientes poseen todas los ojos descubiertos y funcionales y una serie de grandes escamas transversas a lo largo del abdomen.)

BOÍDOS (BOIDAE). Comprende los pitones, boas, etc. Vestigios de cintura pélvica y de patas posteriores, estas últimas en forma de 2 espolones, existentes a cada lado del ano (fig. 32-11); casi en todo el mundo; en el suelo, en árboles de la jungla tropical o en lugares secos, rocosos o arenosos; comprende las mayores serpientes vivientes y también especies más pequeñas, unas 80 especies. *Python reticulatus,* pitón reticulado de la región malaya, hasta 10 m de longitud; *P. molurus,* pitón de la India, hasta 7,5 m de longitud; *Eunectes murinus,* anaconda de América del Sur, hasta 9 m de longitud; *Charina bottae,* serpiente de goma, desde el Canadá hasta la California meridional, menos de 50 cm de longitud (fig. 32-23); *Eryx jaculus,* boa jabalina, hasta 80 cm de longitud, en el sur de los Balcanes, sudeste de Rumanía, algunas islas griegas, sudoeste de Asia y norte de África.

ANÍLIDOS (ANILIIDAE) o LLÍSIDOS (LLISIDAE). Vestigios de cintura pélvica y de extremidades posteriores, éstas consisten en unos espolones situados a los lados del ano; cabeza pequeña; cráneo firme; cola corta; escamas lisas, brillantes, estrechas en la región ventral; la mayoría

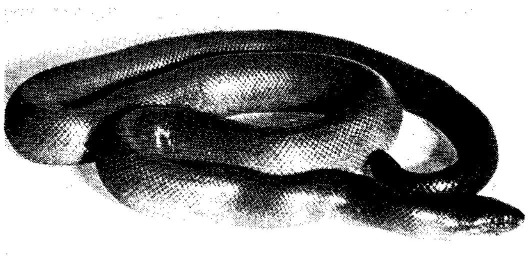


Fig. 32-23 Serpiente de goma ***(Charina bottae),*** **una pequeña boa del oeste de los Estados Unidos; hasta 76 cm de longitud.** *(Fotografía de T. I. Storer.)*

son minadoras; 11 especies. *Anilius,* serpiente coralina, nordeste de Sudamérica; *Cylindrophus,* ofidio cilíndrico rojo, sudeste de Asia.

UROPÉLTIDOS (UROPELTIDAE). Serpientes de cola de escudo. Cabeza pequeña y puntiaguda; ojos pequeños; cola corta, terminada en una cresta o disco plano; escamas lisas y brillantes; sin hueso supratemporal; sin vestigios de extremidades posteriores y de cintura pélvica; vivíparos; Sri Lanka y sur de la India. *Uropeltis.*

XENOPÉLTIDOS (XENOPELTIDAE). Hueso dentario débilmente articulado con el articular; escamas lisas, irisadas; sudeste de Asia. Una especie, *Xenopeltis unicolor.*

COLÚBRIDOS (COLUBRIDAE). Serpientes comunes. Huesos faciales móviles; escamosos débilmente articulados con el cráneo; maxilares horizontales, formando la mayor parte de la mandíbula superior; ambas mandíbulas con dientes, pero sin colmillos complejos; 6 subfamilias, unas 1500 especies. Subfamilia COLUBRINOS (COLUBRINAE) (y otras), inofensivas, dientes macizos, ninguno surcado; en su mayor parte terrestres y ovíparas; de distribución casi mundial; comprende la mayor parte de serpientes vivientes (figs. 32-24 y 32-25). *Natrix,* culebras acuáticas, y *Thamnophis,* acuáticas en grado variable, se alimentan de ranas y peces; *Coluber* y *Masticophis,* culebras corredoras, las serpientes más rápidas de los Estados Unidos; *C. constrictor,* corredora, trepa fácilmente, caza pequeños vertebrados, e incluso aves; *Pituophis,* serpiente toro y serpiente gófer, terrestres, comen muchos roedores; *Lampropeltis,* culebra de la leche, se alimenta en parte de reptiles, incluso serpientes de cascabel (fig. 32-12); *Tantilla,* tantila, del sudoeste americano, se alimenta de invertebrados terrestres. Subfamilia DASYPELTINOS (DASYPELTINAE), serpientes comedoras de huevos; *Dasypeltis* de Sudáfrica y Africa Central, espinas ventrales sobre las vértebras anteriores, empleadas para romper la cáscara de los huevos de ave. Subfamilia DIPSADINOS (DIPSADINAE), serpientes comedoras de caracoles; *Dipsas,* México a Argentina, dientes largos y delgados, se alimenta de caracoles y babosas. Subfamilia HOMALOPSINOS (HOMALOPSINAE), falsas serpientes venenosas acuáticas; *Enhydris,* sudeste de Asia a Australia, colmillos posteriores surcados, se alimentan principalmente de peces, no son peligrosas para el hombre.

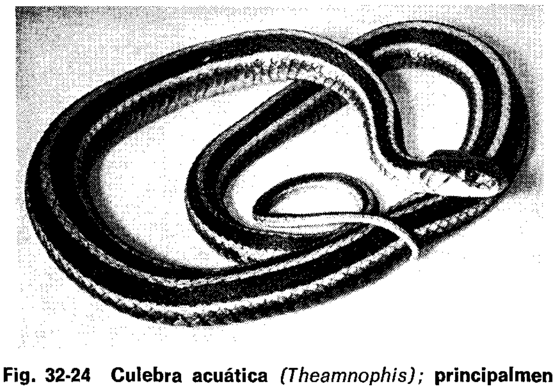


Fig. 32-24 Culebra acuática *(Theamnophis);* **principalmente entre 60 y 120 cm de longitud.** *(Fotografía de T. I. Storer.)*

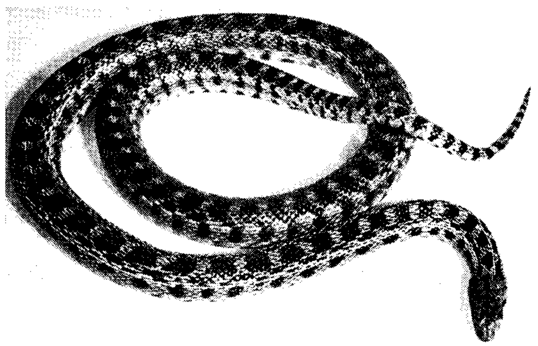


Fig. 32-25 Serpiente toro *(Pituophis melanoleucus);* **unos 240 cm de longitud.** *(Foto de T. I. Storer.)*

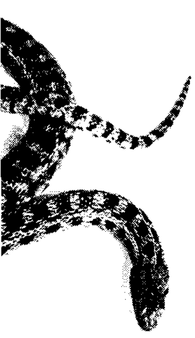
ELÁPIDOS (ELAPIDAE). Serpientes venenosas terrestres. Serpientes de coral, cobras, kraits. Un par (o más) de dientes (colmillos) cortos, rígidos y erectos, conductores de veneno, surcados o con un conducto longitudinal, sobre el maxilar en la parte anterior de la mandíbula superior (proteroglifos); cola redonda, terminada en punta, no comprimida; veneno poderoso en muchas de ellas, peligroso para el hombre; distribución mundial excepto la parte septentrional de América del Norte y Eurasia; unas 200 especies. *Naja,* cobra (fig. 32-26); *Bungarus,* krait; *Denisonia,* cabeza de cobre australiana; *Micrurus,* serpientes de coral, coloreadas con franjas de color negro, encarnado y amarillo, ataque lento y considerada inofensiva, pero el poderoso veneno causa a veces muertes humanas; *M. fulvius,* Carolina del Norte hasta los Estados del Golfo; *M. euryxanthus,* Arizona meridional y Nuevo México hacia el sur.

HIDRÓFIDOS (HYDROPHIIDAE). Serpientes marinas. Colmillos como en los ELÁPIDOS; cola comprimida, empleada para nadar; venenosas y peligrosas para el hombre; vivíparas; en los mares

---

Fig. 32-26 Cobra de la
extendido y en posición
nativa del Viejo Mundo

tropicales; unas
do de franjas; *P*
largo de la costa
México hasta la
rica, y al oeste ha
alimenta de peque
VIPÉRIDOS (VI
eréctiles en la pa
perior, uno sobre
hacia atrás cuand
maxilar corto, gru
tical; huesos faci
ralmente vivípara
milia VIPERINOS (
Mundo. Sin fosita
los ojos. Eurasia,
Vipera, víboras;
da; *Bitis,* víboras
LINOS (CROTALINA
depresión en form
mandíbula superio
ojo; algunas con
de la cola; Améri
hasta las Filipina



is melanoleucus); **unos**
torer.)

AE), serpientes come-
de Sudáfrica y Afri-
s sobre las vértebras
romper la cáscara de
lia DIPSADINOS (DIP-
doras de caracoles;
na, dientes largos y
caracoles y babosas.
(HOMALOPSINAE), fal-
acuáticas; *Enhydris,*
colmillos posteriores
cipalmente de peces,
mbre.
Serpientes venenosas
al, cobras, kraits. Un
millos) cortos, rígidos
neno, surcados o con
sobre el maxilar en
díbula superior (pro-
terminada en punta,
deroso en muchas de
nombre; distribución
eptentrional de Amé-
unas 200 especies.
Bungarus, krait; *De-*
ustraliana; *Micrurus,*
das con franjas de co-
arillo, ataque lento y
o el poderoso veneno
anas; *M. fulvius,* Ca-
Estados del Golfo;
meridional y Nuevo

DAE). Serpientes mari-
ELÁPIDOS; cola com-
lar; venenosas y peli-
víparas; en los mares

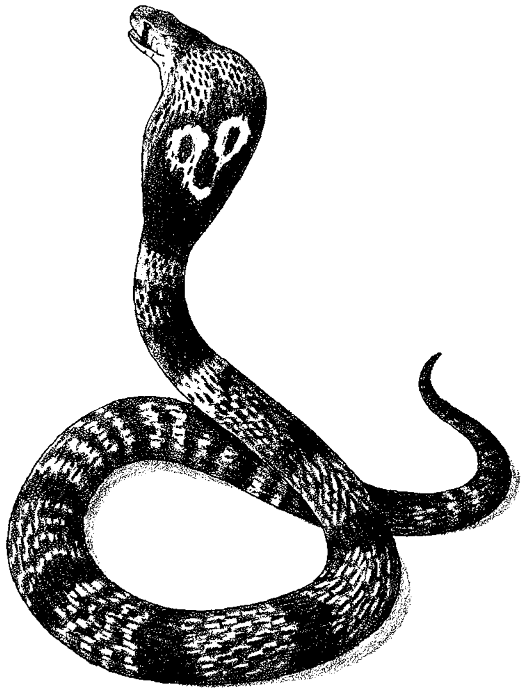


Fig. 32-26 Cobra de la India ***(Naja naja)*** **con el capuchón extendido y en posición de picar; longitud hasta unos 2 m; nativa del Viejo Mundo y muy venenosa.**

tropicales; unas 50 especies. *Hydrophis,* hidrófido de franjas; *Pelamis (Hydrus) platurus,* a lo largo de la costa del Pacífico, desde el sur de México hasta la parte septentrional de Sudamérica, y al oeste hasta la costa oriental africana, se alimenta de pequeños peces.

VIPÉRIDOS (VIPERIDAE). Un par de colmillos eréctiles en la parte frontal de la mandíbula superior, uno sobre cada hueso maxilar, plegado hacia atrás cuando no se utiliza (solenoglifos); maxilar corto, grueso y movible en el plano vertical; huesos faciales móviles; venenosas; generalmente vivíparas; unas 200 especies. Subfamilia VIPERINOS (VIPERINAE). Víboras del Viejo Mundo. Sin fositas entre las aberturas nasales y los ojos. Eurasia, África y la India meridional. *Vipera,* víboras; *Cerastes cerastes,* víbora cornuda; *Bitis,* víboras bufadoras. Subfamilia CROTALINOS (CROTALINAE). Serpientes de cascabel. Una depresión en forma de fosita a cada lado de la mandíbula superior entre la abertura nasal y del ojo; algunas con cascabel córneo en el extremo de la cola; América del Norte, Central y del Sur hasta las Filipinas, hacia el Oeste a través de Asia *(Trimeresurus)* hasta el Mar Caspio *(Agkistrodon).* Cola sin cascabel: *A. piscivorus,* mocasín acuático, Virginia e Illinois hacia el sur, en lugares pantanosos; *A. contortrix,* cabeza de cobre, Massachussetts e Illinois hasta la costa del Golfo, en terreno más seco; *Bothrops atrox,* ferde-lance, América tropical y Antillas; *Lachesis muta,* surucucú, crótalo mudo, Costa Rica hasta el Perú y Brasil. Cola con cascabel de epidermis cornificada; *Sistrurus,* crótalos enanos, y *Crotalus,* crótalos o serpientes de cascabel; unas 30 especies en el hemisferio occidental y 15 en los Estados Unidos (figs. 32-13 y 32-27); *C. horridus,* crótalo de bosque, Maine hasta Florida y hacia el oeste Iowa y Texas; *C. viridis,* crótalo verde, Great Plains hasta la costa del Pacífico; *C. atrox,* crótalo atroz, de Texas a la California sudoriental; *C. adamanteus,* crótalo diamantino, Carolina del Norte y Luisiana hasta Florida, más de 2 m de longitud; *C. cerastes,* crótalo cornudo, desiertos del sudoeste de América del Norte, se desplaza mediante ondulaciones angulares del cuerpo.

Suborden 3. Anfisbenios (Amphisbaenia) o *(Annulata).* Lagartos gusano. Huesos del cráneo sólidamente unidos; muy adaptados para minar.

ANFISBÉNIDOS (AMPHISBAENIDAE). Culebrillas ciegas, lagartos gusano. Cuerpo vermiforme; patas y cintura rudimentarias o ausentes; cola corta y roma; piel blanda, plegada en numerosos anillos; aberturas oculares y auditivas escondidas; subterráneos; América tropical, Antillas y África, unas 125 especies. *Blanus cinereus,* culebrilla ciega, Iberia, Marruecos y Argelia. *Bipes biporus,* en el sur de la Baja California, con patas ante-

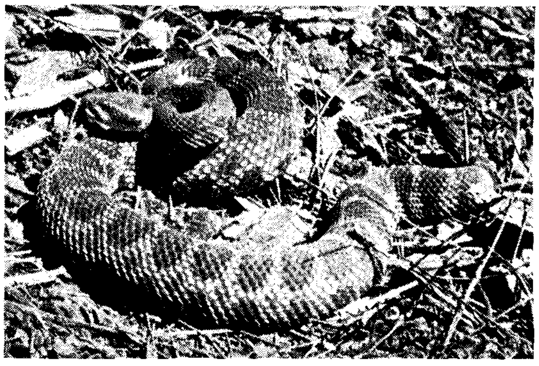


Fig. 32-27 Crótalo verde ***(Crotalus viridis),*** **en posición de picar y con el cascabel erguido. Peligrosamente venenosa.** *(Foto de T. I. Storer.)*

riores con cinco dedos cada una; *Rhineura floridiana,* en Florida, sin patas.

Subclase 6. Arcosaurios (Archosauria). Diápsidos más avanzados, muchos de ellos tendían a la locomoción bípeda; usualmente tienen un espacio anteorbitario.

Orden 12. †Tecodontos (Thecodontia). Antepasados de los dinosaurios. Dientes en alvéolos. *†Saltoposuchus,* bípedo; *†Phytosaurus,* fitosaurio, forma de cocodrilo.

Orden 13. Cocodrilos (Crocodilia). Aligatores, caimanes, gaviales y cocodrilos. Cuerpo largo; cabeza grande y larga, mandíbulas poderosas, provistas de numerosos dientes obtusamente cónicos; cuatro patas cortas que terminan en dedos provistos de uñas y con membranas interdigitales; costillas en conexión con el esternón; cola larga, pesada y comprimida; piel gruesa y coriácea, con escudos córneos, los del dorso y del abdomen rectangulares y reforzados por debajo por huesos dérmicos; abertura auditiva protegida por un repliegue de piel; lengua no protráctil; corazón con cuatro cámaras, con los ventrículos separados; sin vejiga de la orina; ovíparos; depositan los huevos en «nidos» de substancias vegetales en descomposición; Triásico a Reciente; en los trópicos del Nuevo y del Viejo Mundo y Australia, y Estados del Golfo; 23 especies.

COCODRÍLIDOS (CROCODYLIDAE). *Crocodylus acutus,* cocodrilo americano, sur de Florida y grandes Antillas hasta Ecuador y Colombia, hocico estrecho; *C. niloticus,* cocodrilo del Nilo, África y río Nilo, peligroso para el hombre, produce víctimas; *Alligator mississippiensis,* caimán americano, Carolina del Norte hasta Florida y Río Grande, en Texas (fig. 32-1); *Gavialis gangeticus,* gavial del Ganges, India y Birmania; hocico largo, delgado, muy diferenciado del resto del cráneo, longitud hasta 6,5 m; se alimenta de peces.

Orden 14. †Saurisquios (†Saurischia). Dinosaurios. El isquion y el pubis son divergentes.

Suborden 1. †Tetrópodos (Theropoda). Bípedos, carnívoros; Triásico a Cretácico. *†Ornithomimus,* semejante a un avestruz; *†Tyrannosaurus,* hasta unos 9 m de longitud.

Suborden 2. †Sauropodomorfos (Sauropodomorpha). Saurópodos. Enormes, cuadrúpedos, herbívoros; Triásico a Cretácico; *†Brontosaurus; †Diplodocus,* hasta 26,5 m de longitud.

Orden 15. †Ornitisquios (Ornithischia). Dinosaurios. Pelvis semejante a la de las aves, isquion y pubis unidos.

Suborden 1. †Ornitópodos (Ornithopoda). Dinosaurios de pico de pato. Bípedos o cuadrúpedos, en las orillas del agua; Jurásico a Cretácico. *†Camptosaurus; †Iguanodon.*

Suborden 2.† Estegosaurios (Stegosauria). Armados; Jurásico. *†Stegosaurus.*

Suborden 3. †Anquilosaurios (Ankylosauria). Armados; Cretácico. *†Euoplocephalus.*

Suborden 4. †Ceratopsios (Ceratopsia). Cornudos; Cretácico. *†Triceratops.*

Orden 16. †Pterosaurios (Pterosauria). Reptiles voladores. Extremidades anteriores con membrana alar. *†Rhamphorhynchus,* Jurásico, cola larga; *†Pteranodon,* Cretácico, sin cola.

Bibliografía

(Véanse también los trabajos de Conant, Goin et al. Oliver, Schmidt y Stebbins y la bibliografía de revistas del cap. 31.)

Bakker, R. T. Dinosaur renaissance. *Sci. Am.,* vol. 232, núm. 4, pp. 58-78. *Pruebas en favor de la homeotermia de los dinosaurios; sus descendientes son las aves.* (Véase también Hopson, J. A. 1976. Review. Hot-or cold-blooded dinosaurs? *Paleobiology,* vol. 2, núm. 3, pp. 271-275.)

Bellairs, Angus. 1970. The life of reptiles. Nueva York, Universe Books. Vol. 1, XII + 282 pp. Vol. 2, pp. 283-590.

Blair, W. F., y otros. 1968. Vertebrates of the United States. 2.ª ed. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. IX + 616 pp. *Estudio completo de los vertebrados de los Estados Unidos.*

Bogert, C. M. y **R. M.** del Campo. 1956. The Gila monster and its allies. *American Museum of Natural History Bulletin,* vol. 109, pt. 1, pp. 1-238, 20 láminas, 35 figuras.

Carr, Archie. 1952. Handbook of turtles of the United States, Canada, and Baja California. Ithaca, N.Y.,

Cornell University
37 figs. *Numerosas*
tructura, distribució
———. 1965. The nav
Am., vol. 212, núm
esta tortuga marir
puede encontrar un
———, y the editors
va York, Life Natur
chas figuras en co
Cloudsley-Thompson,
water relations of
Merrow Publishing
Colbert, E. H. 1961.
their world. Nueva
XIV + 300 pp., 100
———. 1965. The age
Norton & Company,
El mundo prehistóri
Cowles, R. B. 1965.
tion rates and evol
núm. 4, pp. 341-367.
Dawbin W. H. 1962. Th
Endeavour, vol. 21,
18 en color. *Hábito*
Ernst, C. H., y **R. W.**
United States. Lexin
ky Press. X + 347 p
Gamow, R. T., y **J. F.**
tors of snakes. *Sci.*
100. *Recepción del*
las serpientes, emp
presas de sangre c
Gans, Carl (dir.). Bio
Press, Inc. Vol. 1. A
dir.). 1969. Morphol
tition and osteology.
Gans y T. S. Parsons
Sense organs. XIII +
y T. S. Parsons (codi
endocrines. XIV + 3
y T. S. Parsons (c
and muscles. XII +
y W. R. Dawson (co
pp. 1977. Vol. 6. Carl
Morphology E: Uro
tic systems. XIII +
———. 1970. How sna
núm. 6, pp. 82-96.
moción, las serpien
vez de hacia abajo.
Grassé, P.-P. *(dir.).* 19
Reptiles: characteres
Masson et Cie. XX
Guggisberg, C. A. W.
history, folklore, and
Stackpole Books. X
Huey, R. B., y **M. Slat**

rfos (Sauropodomor-
, cuadrúpedos, herbí-
†Brontosaurus; †Di-
ongitud.

rnithischia). Dinosau-
as aves, isquion y pu-

(Ornithopoda). Dino-
pedos o cuadrúpedos,
urásico a Cretácico.
n.

(Stegosauria). Arma-
.

s (Ankylosauria). Ar-
ephalus.

(Ceratopsia). Cornu-
s.

Pterosauria). Reptiles
riores con membrana
urásico, cola larga;
ola.

Bibliografía

de Conant, Goin et al.
a bibliografía de revis-

nce. *Sci. Am.*, vol. 232,
en favor de la homeo-
sus descendientes son
Hopson, J. A. 1976.
l dinosaurs? *Paleobio-*
75.)
of reptiles. Nueva York,
+ 282 pp. Vol. 2, pp.

tebrates of the United
McGraw-Hill Book Com-
ompleto de los verte-
os.
o. 1956. The Gila mons-
n Museum of Natural
. 1, pp. 1-238, 20 lámi-

f turtles of the United
California. Ithaca, N.Y.,

Cornell University Press. XV + 542 pp., 82 láms., 37 figs. *Numerosas y detalladas descripciones, estructura, distribución y ciclo biológico.*

———. 1965. The navigation of the green turtle. *Sci. Am.*, vol. 212, núm. 5, pp. 78-86. *En su migración, esta tortuga marina recorre grandes distancias; puede encontrar una isla a 1400 millas en el mar.*

———, y the editors of *Life.* 1963. The reptiles. Nueva York, Life Nature Library, Tire, Inc. 192 pp. *Muchas figuras en color. Popular.*

Cloudsley-Thompson, J. L. 1971. The temperature and water relations of reptiles. Watford, Inglaterra, Merrow Publishing Co. Ltd. VI + 159 pp.

Colbert, E. H. 1961. Dinosaurs: their discovery and their world. Nueva York, E. P. Dutton & Co., Inc. XIV + 300 pp., 100 láms., 150 figs.

———. 1965. The age of reptiles. Nueva York, W. W. Norton & Company, Inc. 228 pp., 20 láms., 67 figs. *El mundo prehistórico de los reptiles.*

Cowles, R. B. 1965. Hyperthermia, aspermia, mutation rates and evolution. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 40, núm. 4, pp. 341-367.

Dawbin W. H. 1962. The tuatara in its natural habitat. *Endeavour*, vol. 21, Núm. 81, pp. 16-24, 20 figs. incl. 18 en color. *Hábitos en el ambiente natural.*

Ernst, C. H., y **R. W. Barbour.** 1972. Turtless of the United States. Lexington, The University of Kentucky Press. X + 347 pp.

Gamow, R. T., y **J. F. Harris.** 1973. The infrared receptors of snakes. *Sci. Am.*, vol. 228, núm. 5, pp. 94-100. *Recepción del calor por las fosas labiales de las serpientes, empleadas en la detección de las presas de sangre caliente.*

Gans, Carl (dir.). Biology of the Reptilia. Academic Press, Inc. Vol. 1. A. Bellairs y T. S. Parsons (codir.). 1969. Morphology A: Origin of reptiles, dentition and osteology. XV + 373 pp. 1970. Vol. 2, Carl Gans y T. S. Parsons (codir.). 1970. Morphology B: Sense organs. XIII + 374 pp. 1970. Vol. 3. Carl Gans y T. S. Parsons (codir.). 1970. Morphology C: Blood, endocrines. XIV + 385 pp. 1973. Vol. 4. Carl Gans y T. S. Parsons (codirs.). Morphology D: Bones and muscles. XII + 539 pp. 1976. Vol. 5. Carl Gans y W. R. Dawson (codirs.). Physiology A. XV + 556 pp. 1977. Vol. 6. Carl Gans y T. S. Parsons (codirs.). Morphology E: Urogenital, digestive and lymphatic systems. XIII + 505 pp.

———. 1970. How snakes move. *Sci. Am.*, vol. 222, núm. 6, pp. 82-96. *En su principal modo de locomoción, las serpientes presionan lateralmente en vez de hacia abajo.*

Grassé, P.-P. (dir.). 1970. Traité de zoologie. Vol. 14. Reptiles: characteres géneraux et anatomie. París, Masson et Cie. XXIV + 680 pp., ilus.

Guggisberg, C. A. W. 1972. Crocodiles: Their natural history, folklore, and conservation. Harrisburg, Pa., Stackpole Books. X + 195 pp.

Huey, R. B., y **M. Slatkin.** 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 51, núm. 3, pp. 363-384.

Klauber, L. M. 1972. Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind. Berkeley, California, University of California Press. 2 vols., XXX + 1533 pp.

Mertens, Robert. 1960. The world of amphibians and reptiles. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. 207 pp., 80 láms. (blanco y negro), 16 láms. (color). *Popular.*

Milstead, W. W. 1967. Lizard ecology: A symposium. University of Missouri at Kansas City, Junio 13-15, 1965. Columbia, University of Missouri Press. IX + 300 pp.

Minton, S. A., Jr., y **M. Minton.** 1969. Venomous reptiles. Nueva York. Charles Scribner's Sons. 274 pp. *Las serpientes venenosas y su papel en la cultura humana.*

Oliver, J. A. 1958. Snakes in fact and fiction. New York, The Macmillan Co. XV + 199 pp., ilus.

Ostrom, J. H. 1978. Startling finds prompt a new look at dinosaurs. *National Geographic Magazine*, vol. 154, núm. 2, pp. 152-185.

Parker, H. W. 1965. Natural history of snakes. Londres, British Museum of Natural History, V + 95 pp., 6 láms., 18 figs. *Breve guía de la biología.*

Pooley, A. C., y **C. Gans.** 1976. The Nile crocodile. *Sci. Am.*, vol. 234, núm. 4, pp. 114-124. *Este gran carnívoro se cuida de sus crías.*

Pope, C. H. 1937. Snakes alive and how they live. Nueva York, The Viking Press, Inc. XII + 238 páginas, ilustraciones.

———.1939. Turtles of the United States and Canada. Nueva York, Alfred A. Knopf, Inc. XVIII + 343 pp., 99 ilus.

———. 1955. The reptile world. A natural history of the snakes, lizards, turtles, and crocodilians. Nueva York, Alfred A. Knopf, Inc. XXV + 325 + XIII pp., 212 figs. (fotos).

Porter, K. 1972. Herpetology. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XI + 524 pp. *Texto de introducción.*

Scdmidt, K. P., y **R. F. Inger.** 1957. Living reptiles of the world. Garden City, N.Y., Hanover House, Doubleday & Co., Inc. 287 pp. *Exposición popular y bien ilustrada de las familias reptilianas.*

Smith, H. M. 1946. Handbook of lizards [of the United States and Canada]. Ithaca, N. Y., Comstock Publishing Associates. XXI + 557 pp., 135 láms., 136 figs., 41 mapas.

Van Riper, W. 1953. How a rattlesnake strikes. *Sci. Am.*, vol. 189, núm. 4, pp. 100-102.

Wright, A. H., y **A. A. Wright.** 1957; 1962. Handbook of snakes of the United States and Canada. Ithaca, N.Y., Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press. Vols. I and II, XVIII + 1133 pp., 305 figs., 68 mapas. Vol. III, Bibliography. Ann Arbor, Mich., J. W. Edwards, Publisher, Incorporated. 179 pp. *Unos 3500 títulos.*

33

Clase Aves

Las aves son los animales mejor conocidos y que se reconocen más fácilmente, pues son comunes, activos durante el día y se las ve fácilmente. Son únicos en el hecho de poseer plumas que recubren y aíslan sus cuerpos, lo cual hace posible la regulación de la temperatura del cuerpo y facilita el vuelo (fig. 33-1); ningún otro animal posee plumas. La capacidad de volar permite a las aves ocupar numerosos ambientes vedados a otros animales. El color y los cantos de las aves son agradables al ojo y al oído del hombre, y muchas especies tienen importancia económica debido a sus regímenes alimenticios. Algunas se cazan por deporte y algunas especies domesticadas contribuyen al alimento del hombre. Los antiguos nombres clásicos de las aves (*Gr. ornis,* Lat. *aves*) se han perpetuado en el nombre de la clase y en el término **ornitología,** que es el estudio de las aves.

33-1 Características

1 Cuerpo cubierto de plumas.

2 Dos pares de extremidades; par anterior modificado en forma de alas para el vuelo; par posterior adaptado para posarse, andar o nadar (con lóbulos o membranas interdigitales); los pies suelen tener cuatro dedos; las cañas y los dedos están cubiertos por piel cornificada.

3 Esqueleto delicado, fuerte, completamente osificado; con numerosos huesos soldados, que proporcionan rigidez; la boca consiste en un pico saliente con una cubierta córnea; las aves vivientes carecen de dientes; cráneo con un cóndilo occipital; cuello en general largo y flexible; pelvis soldada a numerosas vértebras pero abierta ventralmente; esternón ensanchado, de ordinario con una quilla media; cola con pocas vértebras, comprimidas las posteriores.

4 Corazón con cuatro cámaras (dos aurículas, y dos ventrículos separados); sólo persiste el arco aórtico derecho (sistémico); glóbulos rojos nucleados, ovales y biconvexos.

5 Respiración por pulmones compactos adheridos a costillas y en comunicación con sacos aéreos de paredes finas, que se extienden entre los órganos internos y en partes del esqueleto; siringe en la base de la tráquea.

6 Doce pares de nervios craneales.

7 Excreción por riñones metanéfricos; el ácido úrico es el principal desecho nitrogenado; orina semisólida; sin vejiga de la orina (excepto los ñandúes y avestruces); sistema porta renal.

Fig. 33-1
miento de
aerodinámi
vuelo. El
son delgad

8 Temperatura del
(homeotermos).

9 Fecundación inte
sólo el ovario y
con yema grande
cárea dura y de
incubación; seg
membranas embr
vitelino y alantoi
tro del huevo; a
tan y cuidan los

33-2 Evolución

Las aves parecen
gados, de cola larg
animales probablem
yándose en sus mi
tremidades anterio
sarrollar las alas.
utilizan la cola de
tener el equilibrio.
predecesores de las
para la dirección y

Los factores selec
mas no son claros.
mas móviles y seme
tes que la homeote

as y los dedos es-
la.
npletamente osifi-
oldados, que pro-
nsiste en un pico
a; las aves vivien-
ɔ con un cóndilo
go y flexible; pel-
bras pero abierta
chado, de ordina-
a con pocas vérte-
es.
(dos aurículas, y
lo persiste el arco
glóbulos rojos nu-

mpactos adheridos
con sacos aéreos
nden entre los ór-
esqueleto; siringe

les.
néfricos; el ácido
nitrogenado; orina
orina (excepto los
a porta renal.

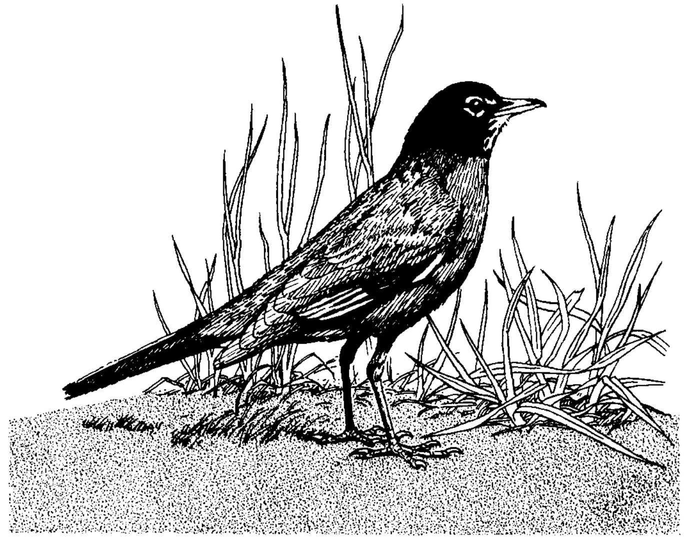


Fig. 33-1 Clase Aves. El robín americano *(Turdus migratorius),* **ave representativa.** El revestimiento de plumas aísla al cuerpo de la pérdida de calor y forma una superficie externa lisa y aerodinámica; las grandes plumas de las alas y de la cola forman extensas superficies para el vuelo. El pico es óseo, posee una cubierta córnea lisa y sirve de boca y de manos. Las patas son delgadas y, como los pies, también poseen una cubierta córnea.

8 Temperatura del cuerpo esencialmente constante (homeotermos).

9 Fecundación interna; las hembras suelen tener sólo el ovario y el oviducto izquierdos. Huevos con yema grande, cubiertos por una cáscara calcárea dura y depositados externamente para su incubación; segmentación meroblástica; con membranas embrionarias (amnios, corion, saco vitelino y alantoides) durante el desarrollo, dentro del huevo; a los recién nacidos los alimentan y cuidan los padres.

33-2 Evolución

Las aves parecen haber derivado de reptiles delgados, de cola larga y bípedos (pár. 33-25). Estos animales probablemente corrían con rapidez apoyándose en sus miembros posteriores, con las extremidades anteriores levantadas, libres para desarrollar las alas. Los lagartos bípedos modernos utilizan la cola de contrapeso para virar y mantener el equilibrio. Por consiguiente, la cola de los predecesores de las aves pudo estar preadaptada para la dirección y el vuelo.

Los factores selectivos en la evolución de las plumas no son claros. Una teoría mantiene que escamas móviles y semejantes a plumas aparecieron antes que la homeotermia y no estaban relacionadas, en principio, con el vuelo. Formaban una capa aislante que prolongaba la actividad poiquiloterma en los lugares cálidos, haciendo más lentos los ritmos de calentamiento y enfriamiento. Más tarde se empleó en retrasar la pérdida del calor generado internamente por el cuerpo. Alternativamente, en un ambiente supuestamente más frío, pudieron haber desarrollado junto con la homeotermia un mecanismo para conservar el calor corporal.

El planear debió preceder al vuelo, y los predecesores de las aves podrían haber planeado al principio desde alturas (pendientes, vegetación) o cuando corrían a gran velocidad. Las ventajas selectivas proporcionadas por la mayor velocidad y por la penetración en el nicho aéreo, poco ocupado, parecen haber determinado el curso de la evolución de las aves. Las demandas de la gran actividad y energía del vuelo hacían necesaria la homeotermia, que se desarrolló independientemente de la de los mamíferos y los elevó al nivel más alto de los vertebrados. Esto permitió la expansión de las aves a áreas de extremos térmicos, y el vuelo posibilitó el uso temporal de zonas en donde las condiciones eran más favorables. Muchas especies pudieron ocupar áreas polares y de alta montaña y los desiertos cálidos.

Las aves heredaron de los reptiles diversas características que contribuyeron a su éxito como voladores por la reducción del peso. Los huevos se desarrollan fuera del cuerpo y los desechos nitrogenados de la orina son excretados sin el problema de una abundante orina acuosa. Las posteriores reducciones del peso se consiguieron por la pérdida de la vejiga de la orina y por el aligeramiento del peso del esqueleto.

Los cambios viscerales relacionados con la homeotermia comprenden un corazón de cuatro cámaras, la separación completa de la circulación arterial y venosa y la mejora de la respiración. Los sacos aéreos internos, que se abren al exterior a través del conducto respiratorio, contribuyen a la respiración y a disipar el calor generado por el elevado metabolismo.

El vuelo requiere un cuerpo compacto, rígido y aerodinámico, que las aves consiguieron tras la fusión, pérdida y reforzamiento de los huesos. En el esqueleto de las aves tuvieron lugar numerosos cambios para hacer menos pesada la masa corporal. Las patas están situadas bajo el cuerpo y pueden retraerse entre las plumas del vientre.

Todo animal volador necesita una gran agudeza visual y una acomodación rápida, y la vista es un sentido fundamental en las aves. La gran movilidad y la necesidad de comunicarse a grandes distancias promovieron la mejora de la voz (poco desarrollada en los reptiles) y el oído. La quimiorrecepción, importante en los vertebrados inferiores, decayó, incluido el órgano de Jacobson.

El cuidado de los huevos y las crías por parte de los progenitores está por lo general mucho más avanzado que en los animales poiquilotermos, pero no existen aves vivíparas.

33-3 Tamaño

Entre las mayores aves se halla el avestruz de África, que tiene una altura de más de 2 m y pesa hasta 136 kg, y los grandes cóndores americanos, con una envergadura que llega a 3 m; entre las menores está el pájaro mosca Helena, de Cuba, de 5 cm de longitud y un peso de unos 3 gramos; ninguna ave, ni viva ni fósil, se aproxima al tamaño de los mayores peces o mamíferos.

Estructura de una ave: la gallina doméstica

33-4 Rasgos externos

El pollo tiene la **cabeza** diferenciada, un **cuello** largo y flexible y el **cuerpo** o tronco robusto y fusiforme. Las dos extremidades anteriores, o **alas,** se insertan en la parte superior del dorso y están provistas de largas plumas remeras (rémiges); las alas se pliegan en forma de Z durante el reposo y se extienden en el vuelo. En cada extremidad **posterior** los dos segmentos superiores son musculosos, mientras que la **caña** inferior es alargada y contiene tendones, pero pocos músculos, y está revestida de escamas córneas, lo mismo que los cuatro **dedos,** que terminan en **uñas** córneas. La **cola** es corta y posee un grupo de plumas largas (timoneras o rectrices) en forma de abanico.

La boca se prolonga en un **pico** cubierto por una epidermis córnea. Hay dos **aberturas nasales** alargadas en la mandíbula superior. Los **ojos** son grandes y laterales, con un **párpado** superior y otro inferior; debajo de ellos hay una **membrana nictitante,** que puede cubrir el globo ocular independientemente de los párpados, transversales desde el ángulo externo. Debajo y detrás de cada ojo se halla la **abertura auditiva,** escondida debajo de plumas especiales. La **cresta,** carnosa y media, y las **barbas** laterales, así como los espolones de las patas, constituyen una peculiaridad del pollo, el faisán y otras pocas aves. Debajo de la base de la cola está el **ano.**

33-5 Cubierta del cuerpo

La **piel** es blanda y flexible, y está laxamente adherida a los músculos que cubre. Carece de glándulas si se exceptúa la **glándula del aceite,** sobre la base de la cola, que secreta una substancia oleosa que tiene por función untar las plumas e impedir que el pico sea quebradizo. Las **plumas** crecen a partir de folículos en la piel.

33-6 Plumas

Estas características estructuras epidérmicas proporcionan una cubierta de poco peso, flexible pero resistente, con numerosos espacios llenos de aire que contribuyen al aislamiento; protegen a la piel del desgaste, y las plumas delgadas, planas e imbricadas de las alas y de la cola, forman superficies para sostener al ave durante el vuelo.

El crecimiento de las plumas se inicia, como el de la escama de un reptil, como una **papila dérmica** local que sobresale de la epidermis (fig. 33-2). La base de este **primordio de la pluma** está hundida en una depresión circular, el futuro **folículo,**

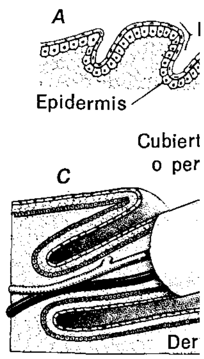


Fig. 33-2 Desarrollo d
fases, vistas en seccio

que mantendrá la
las epidérmicas má
vierten en una cu
dentro de la cual
micas en costillas
situación media, f
otras formarán las
central (papila dér
sanguíneos y es c
cuando termina el
una estructura con
mento que da el
epidérmicas durant
pero no después.
miento, la cubierta
tonces la pluma se
definitiva.

1 **Plumas coberter**
neral del cuerpo
del mismo, junto
alas y de la cola
les. Cada una
lámina plana sos
cual en su base
implanta en el f
mina está constit
ralelas, estrechas,
a los lados del r
mal de las barbas
billas paralelas,
tos o **barbicelas** q
a las series de bá
chas plumas cob

s anteriores, o **alas,**
or del dorso y están
meras (rémiges); las
Z durante el reposo
En cada extremidad
superiores son mus-
inferior es alargada
cos músculos, y está
, lo mismo que los
n **uñas** córneas. La
po de plumas largas
ma de abanico.
ico cubierto por una
erturas nasales alar-
r. Los **ojos** son gran-
lo superior y otro in-
a **membrana nictitan-**
ocular independiente-
versales desde el án-
de cada ojo se halla
la debajo de plumas
y media, y las **barbas**
es de las patas, cons-
ollo, el faisán y otras
se de la cola está el

está laxamente adhe-
. Carece de glándulas
aceite, sobre la base
substancia oleosa que
lumas e impedir que
lumas crecen a partir

s epidérmicas propor-
peso, flexible pero
pacios llenos de aire
o; protegen a la piel
gadas, planas e imbri-
la, forman superficies
el vuelo.
as se inicia, como el
omo una **papila dér-**
epidermis (fig. 33-2).
la pluma está hun-
ar, el futuro **folículo,**

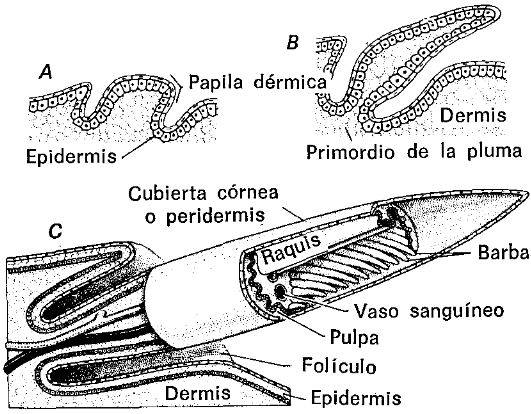


Fig. 33-2 Desarrollo de una pluma cobertera. *A, B.* Primeras fases, vistas en sección. *C.* Estereograma de la última fase.

que mantendrá la pluma sujeta a la piel. Las células epidérmicas más externas del primordio se convierten en una cubierta córnea lisa *(peridermo),* dentro de la cual se ordenan otras capas epidérmicas en costillas paralelas; la mayor, que está en situación media, formará el futuro raquis, y las otras formarán las barbas. La blanda pulpa dérmica central (papila dérmica originaria) contiene vasos sanguíneos y es completamente nutricia; se seca cuando termina el crecimiento. La pluma es, pues, una estructura completamente epidérmica. El pigmento que da el color se deposita en las células epidérmicas durante el crecimiento en el folículo, pero no después. Cuando ha terminado el crecimiento, la cubierta revienta, y es eliminada, y entonces la pluma se despliega y adquiere su forma definitiva.

1 **Plumas coberteras.** Forman el revestimiento general del cuerpo y determinan la forma del perfil del mismo, junto con las grandes plumas de las alas y de la cola; en un pollo existen varios miles. Cada una de ellas está formada por una **lámina** plana sostenida por el **raquis,** central, el cual en su base tiene el **cálamo,** hueco, que se implanta en el folículo. Cada mitad de dicha lámina está constituida por numerosas **barbas** paralelas, estrechas, muy próximas, que se insertan a los lados del raquis. En el lado distal y proximal de las barbas hay numerosas **bárbulas** o **barbillas** paralelas, provistas de diminutos **ganchitos** o **barbicelas** que sirven para mantener unidas a las series de bárbulas opuestas (fig. 33-3). Muchas plumas coberteras tienen un raquis y una lámina secundarios, insertos en el punto de unión entre el raquis principal y el cálamo. Los músculos lisos y estriados y las fibras elásticas de la piel permiten al ave levantar las plumas y separarlas del cuerpo para aumentar el valor aislante de la cubierta de plumas en tiempo frío. Cuando la lámina de una pluma se parte debido a un golpe, las barbas separadas se vuelven a juntar cuando el ave limpia y compone las plumas.

2 **Plumón.** Los pollos jóvenes y muchas otras aves están cubiertos al nacer por un pulmón blando que proporciona un aislamiento excelente. El plumón posee un cálamo corto, un raquis reducido y barbas largas y flexibles con bárbulas cortas y

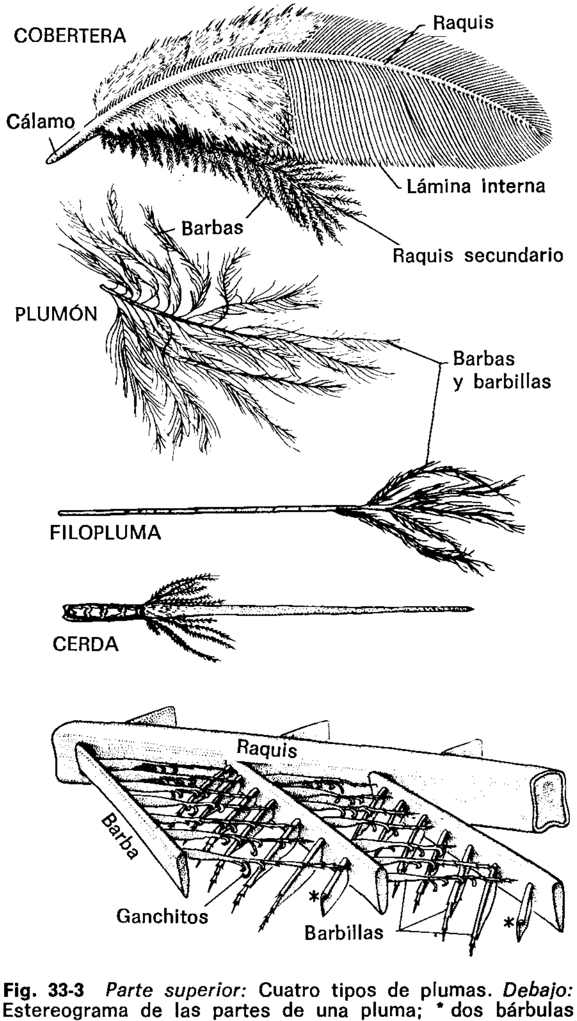


Fig. 33-3 *Parte superior:* Cuatro tipos de plumas. *Debajo:* Estereograma de las partes de una pluma; * dos bárbulas proximales cortadas para mostrar el borde curvo en el cual se deslizan los pequeños ganchos para que la pluma sea flexible.

sin ganchos. Debajo de las plumas coberteras de los patos, de otras aves acuáticas y algunas terrestres existe también plumón.

3 **Filoplumas.** Esparcidas por toda la superficie del cuerpo existen diminutos raquis filiformes con unas pocas barbas y bárbulas en sus ápices, como puede verse en una gallina desplumada. Crecen en grupos cerca de los folículos de algunas plumas coberteras, donde puede que tengan una función sensorial, controlando los movimientos de las plumas.
4 **Cerdas.** Son plumas filiformes modificadas con un cálamo corto y un raquis delgado y pocas barbas o ninguna en la base; se encuentran en las aberturas nasales, en donde eliminan el polvo por filtración y alrededor de la boca de los papamoscas y chotacabras, en donde sirven de trampa táctil para los insectos.
5 **Plumón pulvígeno** (ausente en la gallina). Las barbas de los ápices de estas plumas semejantes al plumón se desintegran a medida que van creciendo y forman un polvo fino que impermeabiliza las plumas; dicho polvo se extiende cuando las aves mullen su plumaje o al limpiarlo. Este tipo de plumas se encuentra en las garzas, avetoros, aguiluchos, loros, etc.

La variada coloración de las plumas resulta de los pigmentos (melaninas y lipocromos) depositados durante el crecimiento y de las características estructurales que provocan la reflexión y refracción de ciertas longitudes de ondas **(colores estructurales).** Las melaninas producen los colores negro, pardo, amarillento y rojizo, en tanto que los lipocromos (carotenoides y porfirinas) producen los colores rojo, violeta, amarillo, naranja, verde y pardo. Los colores iridiscentes y la mayoría de los azules son colores estructurales. Las diminutas partículas (de menos de 6 µm) de las plumas provocan un efecto dispersor de la luz (efecto Tyndall) semejante al que resulta de las partículas suspendidas en el cielo o en el océano. Los colores iridiscentes, como en las plumas del cuello de ciertas aves de corral y de los pájaros moscas, y en las películas de aceite y en las burbujas de jabón, son el resultado de fenómenos de interferencia. Los colores observados dependen de la película y del ángulo de visión. Algunas longitudes de ondas reflejadas se refuerzan (las observadas), otras se amortiguan. Las láminas y las burbujas de aire existentes en las plumas son las responsables de los colores iridiscentes de las aves. Un fondo de melanina realza el color estructural al absorber otras longitudes de onda. Las plumas de los arrendajos parecen oscuras cuando se ven con luz transmitida o cuando su estructura ha sido dañada por golpes. Algunos colores verdes se originan del pigmento amarillo combinado con azul estructural. Una vez se han desarrollado, las plumas sólo cambian de color por desgaste, empalidecimiento u otro tipo de decoloración.

A excepción de las avestruces, pingüinos y unas pocas aves completamente cubiertas de plumas, las plumas sólo crecen en ciertas áreas de la piel *(pterilos),* entre los cuales hay espacios desnudos *(apterios),* como puede verse separando las plumas de un ave (fig. 33-4). El conjunto de plumas de un ave en un momento dado se denomina el **plumaje,** y el proceso mediante el cual se reemplazan las plumas es la la **muda.** La muda es ordenada y gradual, de manera que no queden desnudas partes del cuerpo; las plumas grandes de las alas y de la cola se mudan en pares simétricos, para que no se dificulte el vuelo. Los patos mudan todas las alas remeras a un mismo tiempo y no pueden volar hasta que han crecido las nuevas alas.

33-7 Esqueleto

El esqueleto de las aves (fig. 33-5) es delicado comparado con el de la mayor parte de reptiles y mamíferos, y muchos de los huesos poseen cavidades aéreas para disminuir el peso y puntales oblicuos óseos que lo refuerzan. Está modificado en relación con el vuelo, la locomoción bípeda y la puesta de huevos grandes con cáscara dura. Los huesos del

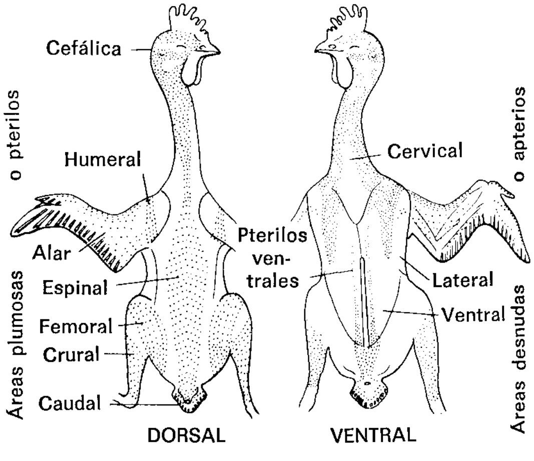


Fig. 33-4 Áreas plumosas del pollo. *(Según Nitzsch.)*

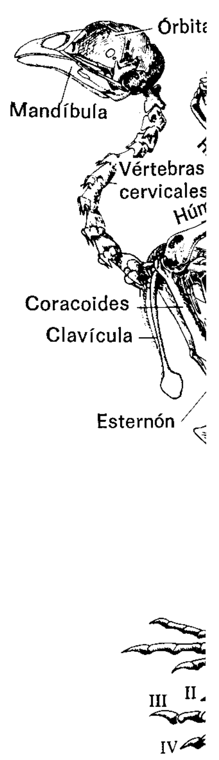


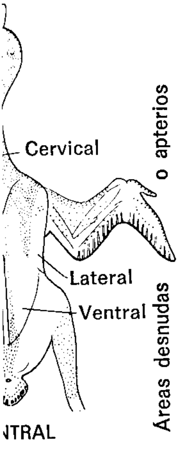
Fig. 33-5 Esqueleto del
berger y Baum.)

cráneo están separ
pero en los adultos
una articulación n
tas aves, un ligero
perior. La **caja cra**
tas alojan los ojos
(premaxilar + maxi
y forman el **pico**
se articulan con u
los escamosos, y el
mediante un solo **c**

El cuello contie
vicales, con superfi
de montar, que pe
beza al comer y en
del tronco están e
otras; las del tóra
con las costillas y e
el **sinsacro** con el c
sacro contribuye a
pacta del cuerpo d
dinámica, control d
sión al cuerpo de la

scuras cuando se
su estructura ha
colores verdes se
nbinado con azul
rollado, las plu-
sgaste, empalide-
ón.
oingüinos y unas
rtas de plumas,
áreas de la piel
pacios desnudos
ando las plumas
o de plumas de
se denomina el
el cual se reem-
La muda es or-
no queden des-
as grandes de las
es simétricos, pa-
Los patos mudan
mo tiempo y no
ecido las nuevas

es delicado com-
de reptiles y ma-
poseen cavidades
puntales oblicuos
ficado en relación
la y la puesta de
. Los huesos del



egún Nitzsch.)

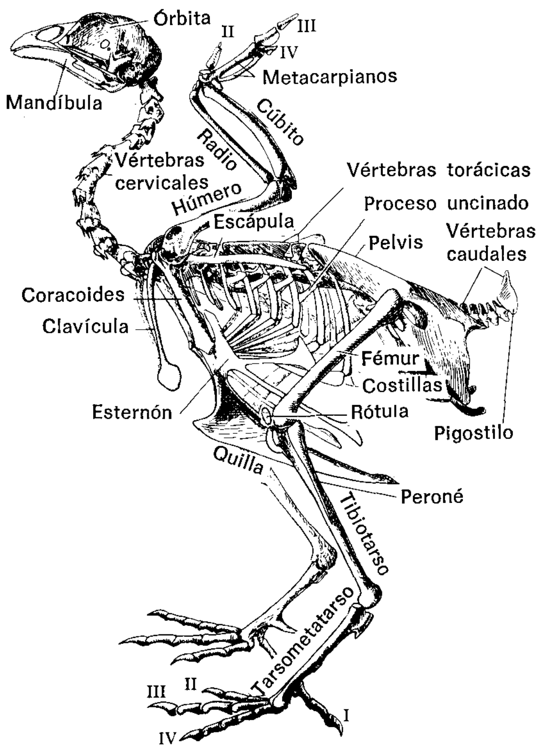


Fig. 33-5 Esqueleto del pollo doméstico. *(Adaptado de Ellenberger y Baum.)*

cráneo están separados en los individuos jóvenes, pero en los adultos están soldados, a excepción de una articulación nasofrontal que permite, en ciertas aves, un ligero movimiento de la mandíbula superior. La **caja craneana** es redondeada, las **órbitas** alojan los ojos y son grandes, y las **mandíbulas** (premaxilar + maxilar y mandíbulas) son salientes y forman el **pico** óseo. Las mandíbulas inferiores se articulan con un **cuadrado** móvil que se une a los escamosos, y el cráneo con la primera vértebra mediante un solo **cóndilo occipital.**

El cuello contiene unas dieciséis **vértebras cervicales,** con superficies articulares en forma de silla de montar, que permite los movimientos de la cabeza al comer y en otras actividades. Las **vértebras del tronco** están estrechamente adaptadas unas a otras; las del tórax están articuladas lateralmente con las costillas y el resto está soldado para formar el **sinsacro** con el cual se articula la pelvis. El sinsacro contribuye a la formación de la masa compacta del cuerpo del ave, importante para su aerodinámica, control de las alas y de la cola y transmisión al cuerpo de la fuerza impulsora procedente de las patas. No existe una región lumbar bien diferenciada. Las cuatro **vértebras caudales** libres y el **pigostilo** terminal, comprimido (= cinco o seis vértebras soldadas), contribuyen al movimiento de las plumas de la cola.

El **tórax óseo** protege los órganos internos y suministra un soporte rígido para el mecanismo del vuelo, aunque puede contraerse y dilatarse ligeramente para la respiración. Está formado por: 1) las **vértebras,** dorsalmente; 2) las **costillas** planas, lateralmente, y 3) el **esternón,** ventralmente, con una **quilla** media en cuyo borde inferior se insertan los músculos pectorales para el vuelo. Las costillas torácicas poseen una parte vertebral y otra esternal diferenciadas, articulándose entre sí casi en ángulo recto; la segunda costilla cervical y las cuatro o cinco primeras torácicas llevan, posteriormente, un **proceso uncinado** plano que se imbrica con la costilla inmediatamente posterior; su misión es reforzar el tórax.

La **cintura escapular** está formada, a cada lado, por: 1) la **escápula,** en forma de espada, dispuesta paralelamente a las vértebras y sobre las costillas; 2) el **coracoides,** que es un robusto puntal situado entre la escápula y el esternón y que sirve de refuerzo ante los potentes movimientos descendentes de las alas, y 3) la **clavícula,** que cuelga verticalmente de la escápula; las dos clavículas están soldadas y sus extremos ventrales terminan en una **fúrcula** de forma de V. Los tres huesos coinciden dorsalmente en cada lado y forman un conducto circular, una polea para el tendón del pectoral que eleva el ala.

Las extremidades anteriores se articulan en la superficie dorsal; el **húmero** se articula en la fosa glenoidea del coracoides. El «antebrazo» contiene el **radio** y el **cúbito,** como en los demás vertebrados terrestres. Los restantes huesos de las alas están muy modificados para suministrar un soporte para las plumas rameras. Sólo se diferencian dos **carpianos** y tres **dedos** (II, III, IV); los demás huesos carpianos están soldados a los tres metacarpianos y forman el **carpometacarpo.** En la «mano», el dedo anterior o segundo lleva el álula (fig. 33-6), el siguiente o tercero es el más largo y consta de dos segmentos, y el más interno o cuarto sólo posee uno. Las plumas remeras más externas o **primarias** están insertas en los dedos III y IV y el carpometacarpo; las **secundarias** en el cúbito, y las **terciarias** en el húmero. Los cálamos de las plumas remeras no se doblan durante el vuelo gracias a expansiones de tejido conjuntivo existentes en la piel

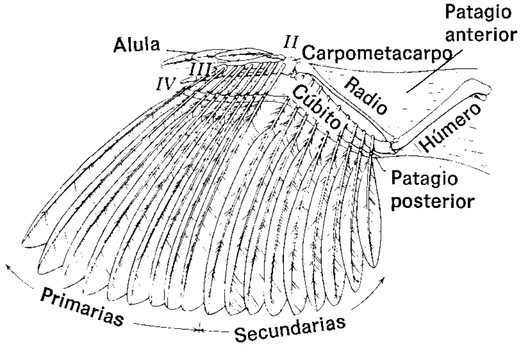


Fig. 33-6 Ala izquierda extendida de un chingolo piquiblanco vista dorsalmente, disecada para que se vea cómo están insertadas las plumas, las primarias de la «mano» y las secundarias del «antebrazo», en los huesos y también en el patagio membranoso. II-IV, dedos.

(*patagio posterior,* fig. 33-6). La articulación del codo ayuda a impedir que se tuerza el ala durante el vuelo.

La **cintura pélvica** es una silla de montar, ancha y delgada, unida firmemente al sinsacro, y ampliamente abierta ventralmente, que permite el paso fácil de los grandes huevos en la hembra. Cada mitad está formada por un gran **ilion** situado delante, el **isquion** detrás, y, en posición ventral, el **pubis** alargado; en el punto de unión de los tres existe una cavidad, el **acetábulo,** que recibe la cabeza del fémur.

Cada pata está formada por: 1) el **fémur;** 2) el **tibiotarso** largo y de cabeza triangular, paralelamente al cual está el **peroné,** largo y a menudo incompleto; 3) el **tarsometatarso** o *caña;* 4) un hueso de la rodilla, o **rótula,** sostenido por ligamentos que lo mantienen delante de la articulación femoral tibiotarsal, y 5) los cuatro **dedos,** tres delante y uno detrás, cada uno formado por varios huesos. De entre los tarsianos, existentes en otros vertebrados, en las aves la hilera proximal está soldada a la tibia, y la serie distal al metatarso; este último está formado por tres metatarsianos soldados, que sólo se distinguen en los extremos del hueso.

33-8 Sistema muscular

En el cuerpo de la mayor parte de los vertebrados inferiores predominan los músculos segmentarios sobre los no segmentarios, pero en las aves y en los mamíferos ocurre lo contrario, pues los músculos de las extremidades son mayores para permitir una actividad más rápida. El movimiento de las alas durante el vuelo se debe principalmente a los grandes músculos pectorales del pecho, la «carne blanca» de los pollos y pavos, que constituye una gran parte de la musculatura de un ave (fig. 33-7*B*). En cada lado de la quilla esternal se inserta el **pectoral mayor,** que va hasta la cabeza del húmero, en cuya superficie ventrolateral se inserta; su contracción mueve el ala abajo y eleva el cuerpo del ave durante el vuelo. En otros vertebrados terrestres la extremidad anterior se levanta por músculos situados en la parte dorsal del cuerpo, pero en las aves este movimiento se realiza también gracias a un músculo ventral, el **pectoral menor** o **supracoracoideo.** Éste se origina en la quilla (en posición interna o media respecto al pectoral mayor) y se adelgaza y constituye un fuerte tendón que pasa dorsalmente para insertarse en la superficie dorsoposterior del húmero. Puesto que estos dos músculos son pares y están dispuestos simétricamente, ambos ejercen igual fuerza, pero en sentido opuesto, sobre la delgada quilla del esternón.

Los músculos del fémur y del tibiotarso son los que se emplean principalmente para correr y posarse. Las cañas y los pies contienen pocos músculos, probablemente como resultado de una adaptación que contribuye a la aerodinámica del ave e impide la pérdida de calor en estas partes desprovis-

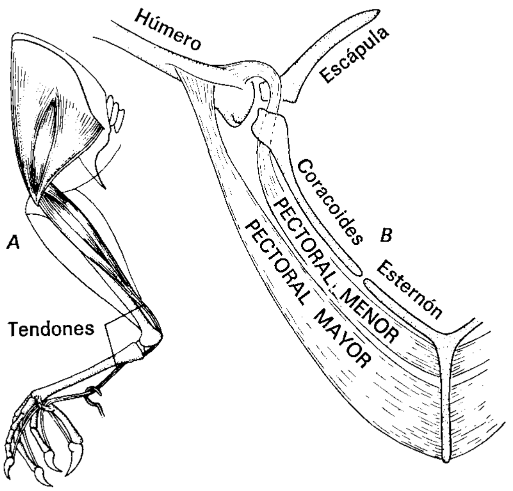


Fig. 33-7 *A.* Mecanismo de las aves para posarse. Partiendo de los músculos del muslo y de la pierna, los tendones pasan por detrás del «talón» (articulación tarsal) y de la caña; luego pasan por dentro de un ligamento anular, debajo del pie, para insertarse por separado en los dedos. Cuando un ave se posa para descansar o dormir, este dispositivo flexiona los dedos y mantiene al ave firmemente sobre su soporte. *(Adaptado de Wolcott.) B.* Diagrama de los músculos pectorales (mayor y menor) que mueven las alas del ave durante el vuelo.

---

tas de plumas. l
deben a los ten
de los segmentos
dones se mueven
dos, y su acción
de los tendones (

33-9 Sistema di

La **lengua** es pe
bierta córnea. La
con pliegues pala
ge y luego un l

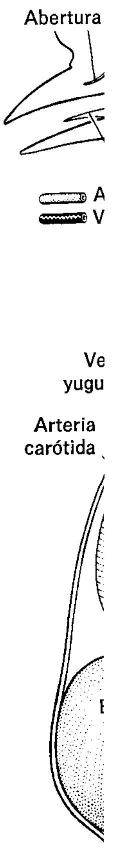
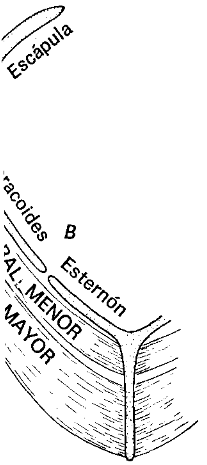


Fig. 33

rincipalmente a los
el pecho, la «carne
que constituye una
un ave (fig. 33-7*B*).
ternal se inserta el
cabeza del húmero,
se inserta; su con-
eleva el cuerpo del
vertebrados terres-
levanta por múscu-
del cuerpo, pero en
liza también gracias
ral menor o **supra-**
la quilla (en posi-
l pectoral mayor) y
rte tendón que pasa
la superficie dorso-
ie estos dos múscu-
tos simétricamente,
o en sentido opues-
esternón.
el tibiotarso son los
para correr y po-
ienen pocos múscu-
ado de una adapta-
ámica del ave e im-
as partes desprovis-


Escápula
racoides
B
Esternón
RAL MENOR
MAYOR

para posarse. Partien-
a pierna, los tendones
lación tarsal) y de la
gamento anular, deba-
lo en los dedos. Cuan-
ormir, este dispositivo
firmemente sobre su
agrama de los múscu-
mueven las alas del

tas de plumas. Los movimientos de los dedos se deben a los tendones conectados a los músculos de los segmentos superiores de las patas. Los tendones se mueven por espacios lubricados por líquidos, y su acción sobre los dedos se realiza por asas de los tendones (fig. 33-7*A*).

33-9 Sistema digestivo

La **lengua** es pequeña y puntiaguda, con una cubierta córnea. La **cavidad bucal** posee una bóveda con pliegues palatinos largos, sigue una corta **faringe** y luego un largo **esófago** tubular y muscular que se extiende hasta la base del cuello, donde se dilata en un ancho **buche** de paredes blandas en el que se almacena y humedece el alimento. El estómago comprende un **proventrículo** anterior, blando, con gruesas paredes que secretan los jugos gástricos, y el **ventrículo** o **molleja,** de forma de disco, con paredes densamente musculadas, tapizadas interiormente por una secreción epitelial endurecida. Aquí el alimento es machacado por la acción de las paredes musculares, ayudada por pedacitos de piedras u otras partículas duras ingeridas con este objeto: éstas son, funcionalmente, los «dientes». El **intestino** es alargado, con numerosas asas, y conduce a un **recto** más ancho; en la

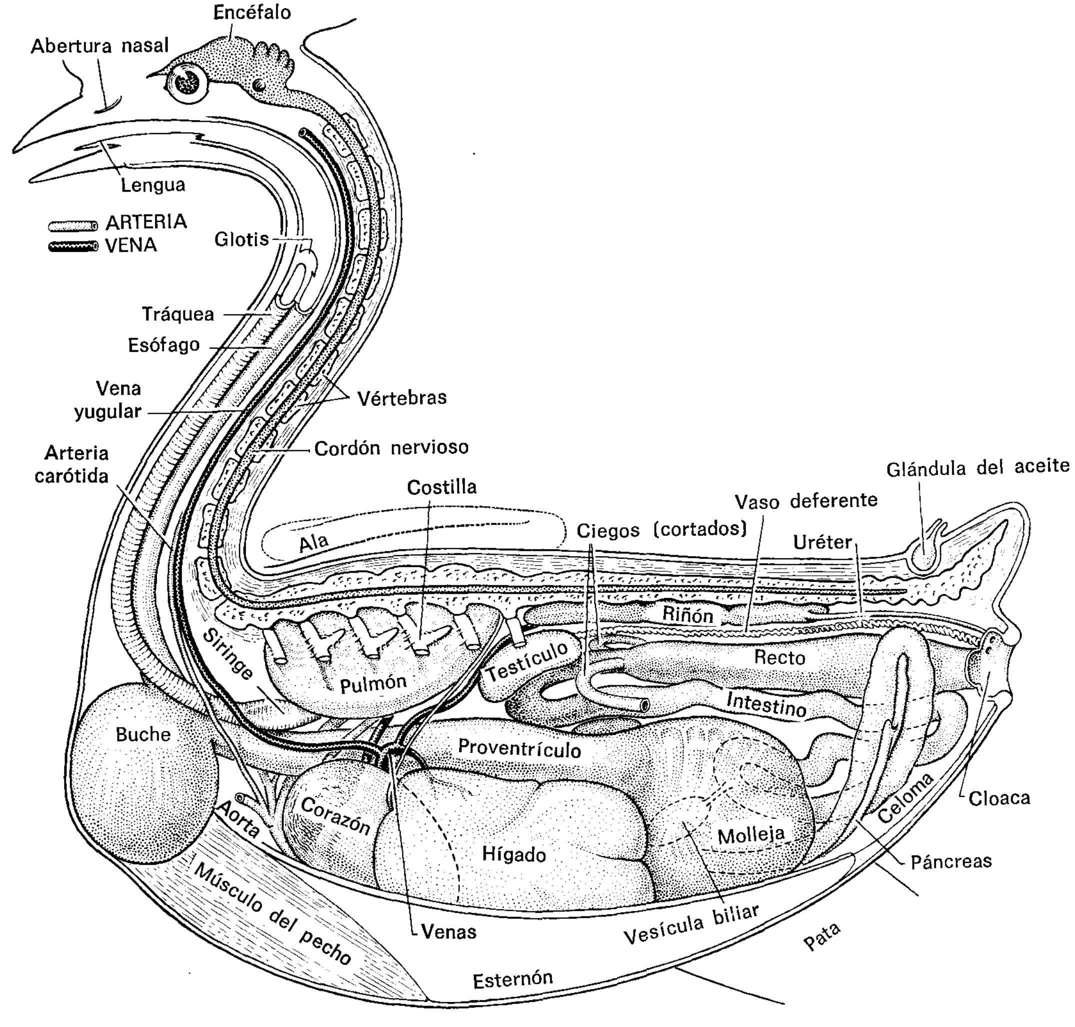

Encéfalo
Abertura nasal
Lengua
ARTERIA
VENA
Glotis
Tráquea
Esófago
Vena yugular
Vértebras
Arteria carótida
Cordón nervioso
Costilla
Ala
Glándula del aceite
Vaso deferente
Ciegos (cortados)
Uréter
Riñón
Recto
Testículo
Siringe
Pulmón
Intestino
Buche
Proventrículo
Corazón
Aorta
Molleja
Cloaca
Celoma
Hígado
Páncreas
Músculo del pecho
Venas
Vesícula biliar
Pata
Esternón

Fig. 33-8 El pollo doméstico, organización interna. Se han eliminado los dos ciegos.

unión de ambos hay dos **ciegos** alargados, en los que tiene lugar la descomposición bacteriana de los alimentos fibrosos. Luego está la **cloaca,** dilatada, que constituye la salida común de los residuos no digeridos y de los materiales procedentes del aparato excretor y de los órganos reproductores, y que termina en una abertura externa, el **ano.** En los jóvenes, las paredes de la cloaca poseen dorsalmente una pequeña evaginación, la bolsa de Fabricio, **un órgano linfático** que forma anticuerpos que los protegen de las infecciones. Este órgano es útil para determinar la edad. El **hígado** es grande y rojizo, bilobulado, y posee una vesícula biliar y dos conductos biliares. El **páncreas** suele tener tres conductos; todos los conductos descargan en el asa anterior del intestino (fig. 33-8).

33-10 Sistema circulatorio

El **corazón** de las aves tiene dos aurículas de paredes delgadas y dos ventrículos de paredes gruesas, y la sangre venosa y la arterial están completamente separadas. Ello constituye, indudablemente, un factor importante para el desarrollo de la regulación de la temperatura del cuerpo. El seno venoso está incluido en la aurícula derecha. La sangre de las dos venas cavas anteriores y de una cava posterior entra en la aurícula derecha, pasa al ventrículo derecho y de éste a la arteria pulmonar, que la conduce a los capilares de los pulmones para la oxigenación. Por la vena pulmonar vuelve toda a la aurícula izquierda, luego al ventrículo izquierdo y de aquí sale por el **arco aórtico derecho** único. Este último emite las dos arterias innominadas, formada cada una por tres ramas grandes: la carótida que va a la cabeza y el cuello, la braquial al ala y la pectoral a los músculos del pecho que mueven las alas. El arco continúa posteriormente, formando la **aorta dorsal,** que sirve a los órganos internos y al resto del cuerpo. El sistema venoso conserva algunos rasgos reptilianos. Dos cavas anteriores recogen la sangre de la parte anterior, y la única cava posterior es corta y está formada por dos grandes venas ilíacas que reciben la sangre de las extremidades posteriores y del cuerpo. Existe un **sistema porta hepático** como en los demás vertebrados, pero el sistema porta renal está reducido. Una adaptación especial es la conexión transversa entre las venas yugulares, debajo de la cabeza, que impide el paro de la circulación si se comprime una vena por los movimientos de la cabeza o del cuello. El **bazo** es pequeño y redondeado y está situado cerca del estómago. Detrás del saco pericárdico, que contiene el corazón, un delicado **septo oblicuo** separa el corazón y los pulmones de las demás vísceras.

33-11 Sistema respiratorio (figs. 33-9 y 33-10)

Las **aberturas nasales externas,** comunican con las **aberturas nasales internas,** o **coanas,** que se hallan en la parte superior de la cavidad bucal. En el suelo de la faringe está la **glotis,** que consiste en una hendidura, la cual se continúa con la **tráquea,** flexible pero reforzada por cartílagos de forma anular, parcialmente calcificados. La tráquea desciende por el cuello hasta la **siringe,** dentro de la cual están los músculos vocales. Desde la siringe un corto **bronquio** conduce a cada **pulmón.**

Los pulmones de las aves son tal vez más eficientes que los demás vertebrados debido a que el aire inspirado pasa a su través en vez de entrar y salir en un flujo inverso. La inversión del flujo de aire da como resultado una mezcla considerable del aire recién entrado con el aire residual (fig. 33-10). Existen numerosos conductos pequeños interconectados *(capilares aéreos)* que desembocan en otros mayores, los **parabronquios.** El intercambio de gases tiene lugar en las paredes de los capilares aéreos. Los parabronquios comunican con los bronquios y con los sacos aéreos, que se extienden entre los órganos de la cavidad del cuerpo. El aire es inspirado por movimientos de los músculos abdominales y costales (el esternón se desplaza hacia abajo y las costillas se arquean lateralmente), y es espirado por la contracción del tórax. No se comprende con

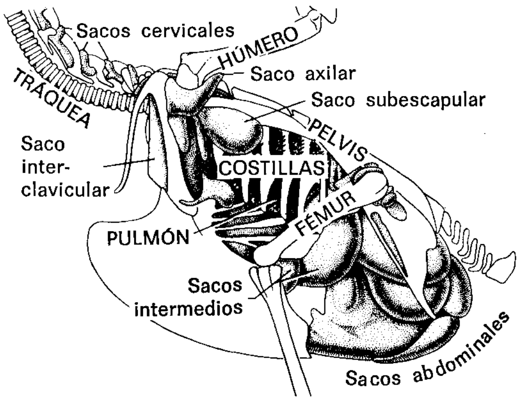


Fig. 33-9 Sistema respiratorio del palomo. Los sacos aéreos están punteados y los huesos no; se indican las adherencias de los pulmones a las costillas. *(Según Muller, 1910.)*

Fig. 33-1
el condu
ración; 2

precisión el traye
pulmón de las av
intervenir las sig
un poco de aire e
yor parte, pasa d
los sacos aéreos p
penetra y se extie
ción siguiente, cu
de aire y llena l
ya había de la
pulmones, entonce
res. Luego, con l
anteriores es expe
terior al tiempo
pasa de los pulm
esta forma se ma
de una sola direc
dirección es opue
monar, con lo qu

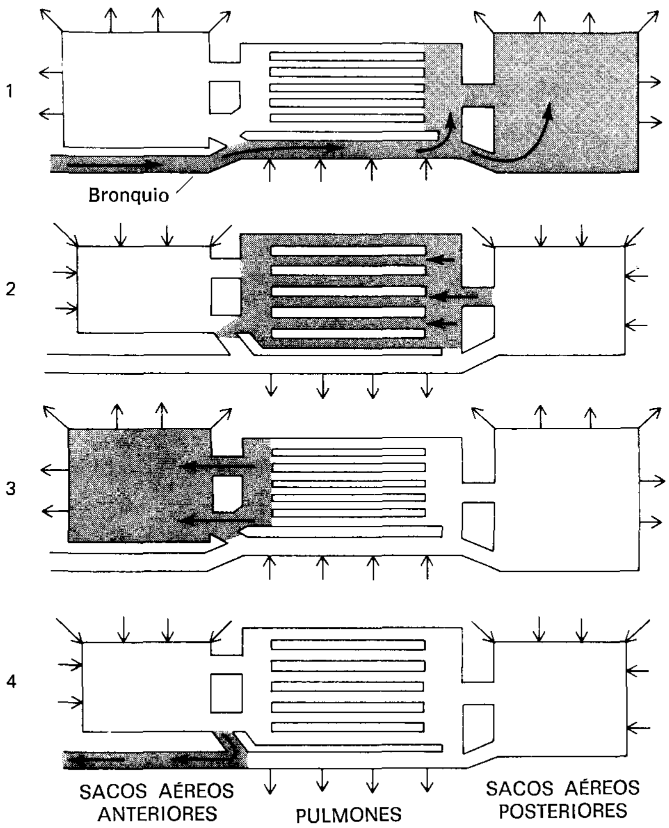


Fig. 33-10 Movimiento del aire a través de los pulmones de un ave. El aire (sombreado) pasa por el conducto respiratorio en el transcurso de dos ciclos de inspiración y espiración; 1 y 3, inspiración; 2 y 4, espiración (véase pár. 33-11). (*Según Welty, 1975, redibujado Schmidt-Nielsen,* 1971.)

precisión el trayecto del flujo de aire dentro del pulmón de las aves, pero, en el proceso, parecen intervenir las siguientes fases: En la inspiración un poco de aire entra en el bronquio y, en su mayor parte, pasa de largo del pulmón y penetra en los sacos aéreos posteriores. En la espiración el aire penetra y se extiende por el pulmón. En la inspiración siguiente, cuando vuelve a entrar otro poco de aire y llena los sacos posteriores, el aire que ya había de la primera inspiración pasa de los pulmones, entonces contraídos, a los sacos anteriores. Luego, con la espiración, el aire de los sacos anteriores es expelido hacia los bronquios y al exterior al tiempo que la segunda porción de aire pasa de los pulmones a los sacos anteriores. De esta forma se mantiene un flujo de aire continuo, de una sola dirección, a través del pulmón. Esta dirección es opuesta a la del flujo sanguíneo pulmonar, con lo que se crea un efecto de contracorriente (véase pár. 30-9). Esto explica la eficacia de las aves para la extracción de oxígeno y su capacidad de volar a grandes alturas.

El canto y las notas de reclamo de las aves son producidos por el aire que es forzado a través de las membranas existentes en las paredes de la siringe, que vibran y pueden variar de tensión para dar notas de diferente tono (fig. 33-15).

33-12 Sistema excretor

Los **riñones,** pares, son estructuras de color pardo oscuro y trilobuladas, sostenidas dorsalmente debajo de la pelvis. De cada uno de ellos parte un tubo alargado, el **uréter,** que se extiende posteriormente por la pared dorsal de la cloaca. La orina de las aves contiene principalmente corpúsculos esféricos diminutos (2 a 10 μm) de sales de urato y

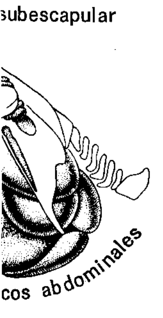
---

árdico, que con-
) oblicuo separa
demás vísceras.

33-9 y 33-10)

nunican con las
ıs, que se hallan
ɔucal. En el sue-
consiste en una
la **tráquea,** flexi-
le forma anular,
ɜa desciende por
le la cual están
iringe un corto

vez más eficien-
do a que el aire
le entrar y salir
lel flujo de aire
iderable del aire
fig. 33-10). Exis-
interconectados
en otros mayo-
bio de gases tie-
:apilares aéreos.
ı los bronquios
ienden entre los
El aire es ins-
culos abdomina-
za hacia abajo y
ɜ), y es espirado
comprende con



no. Los sacos aé-
ɔ; se indican las
as. (*Según Muller,*

ácido úrico. Se presentan formando una substancia blancuzca asociada con las heces.

33-13 Sistema nervioso y órganos de los sentidos

El **encéfalo** de las aves es proporcionalmente mayor que el de los reptiles, y es corto y ancho. Los lóbulos olfatorios son pequeños (el olfato está poco desarrollado en la mayoría de las aves), los hemisferios cerebrales son grandes y lisos y los lóbulos ópticos del mesencéfalo están notablemente desarrollados (buena vista). La superficie del cerebelo está aumentada por numerosos pliegues superficiales (muchas actividades de coordinación). El **cordón nervioso** y los **nervios espinales,** pares, son, esencialmente, como en los demás vertebrados. El plexo torácico o braquial, que inerva a los principales músculos del vuelo, está especialmente desarrollado.

Los ojos son relativamente mayores que en otros vertebrados y el sentido de la **vista** es extraordinariamente agudo. Las aves poseen más fotorreceptores por unidad de retina que los demás vertebrados; en la región de la fóvea de algunos gavilanes hay *ocho veces más que en la del hombre.* La visión del color de las especies diurnas es aguda; la retina contiene numerosos conos provistos de gotas de aceite para la agudeza de la imagen (pár. 9-6). Los ojos de las aves nocturnas (búhos y chotacabras) son grandes y poseen numerosos bastones. La acomodación o ajuste del foco a la distancia de los objetos es muy rápida, lo cual es necesario en los veloces cambios de distancia de los objetos durante el vuelo y en otras actividades. En la visión de cerca, el cristalino está redondeado, en la mayoría de las aves debido a la compresión del cristalino por parte de los músculos ciliares que se encuentran entre el anillo esclerótico y el cristalino. El anillo esclerótico está formado por un grupo de huesos pequeños y semejantes a guijarros que refuerzan y dan rigidez a la parte frontal del globo ocular que rodea la córnea.

Las aves, al igual que los reptiles, poseen un cuerpo vascular, el **pecten,** que se proyecta desde la parte posterior del ojo hasta el humor vítreo. En ambos grupos, la retina carece de vasos sanguíneos, por lo que se cree que el pecten suministra oxígeno y alimento al ojo y elimina los desechos.

Los bruscos movimientos que realizan hacia atrás y hacia adelante con la cabeza las aves de corral, las fochas y otras aves les proporcionan breves intervalos de fijación óptica sobre el medio que las rodea, útiles para estimar la distancia y para detectar los objetos en movimiento.

El sentido del **oído** está muy desarrollado. El corto **conducto auditivo externo** va desde el ángulo posterolateral de la cabeza hasta la **membrana timpánica** o tímpano. Desde aquí un hueso, la **columella auris,** transmite las ondas sonoras por la cavidad del oído medio hasta la membrana oval del oído interno, como en los reptiles y anfibios. Desde el **oído medio** de cada lado, la **trompa de Eustaquio** conduce a la faringe; ambas trompas tienen una abertura común en la parte posterior del paladar. La **cóclea** del oído interno es un tubo corto y ciego, mayor que en los reptiles pero menos desarrollado que en los mamíferos. Sin embargo, las aves tienen unas 10 veces más células ciliadas por unidad de longitud coclear que los mamíferos. Su tasa de frecuencia es de unos 40 a 29 000 Hz. Captan mucho mejor que el hombre, como sonidos separados, notas que se reciben en secuencias rápidas. *Steatornis* emplea unas rápidas vibraciones vocales (ecolocación similar a la de los murciélagos) para evitar los obstáculos en las cuevas.

Los sentidos del gusto y del olfato están en general poco desarrollados en las aves. Son excepciones el kiwi, una especie primitiva nocturna que se alimenta de lombrices de tierra, y el buitre *Cathartes aura,* del cual se sabe que utiliza el olfato para localizar la carroña. Los albatros, pardelas y paíños tienen lóbulos olfatorios relativamente grandes. Diversas aves poseen papilas gustativas en la lengua y partes de la cavidad bucal. Los receptores táctiles de la lengua y/o el pico de los picos, patos y otras especies contribuyen a la detección del alimento que no ven. No obstante, el reconocimiento del alimento suele depender fundamentalmente de la vista.

33-14 Glándulas endocrinas

La pituitaria, el tiroides, los islotes pancreáticos y las cápsulas suprarrenales son iguales a las de los demás vertebrados en cuanto a estructura y función. Las secreciones endocrinas de las **gónadas** regulan las características sexuales secundarias, en especial las de plumaje; en los pollos y pavos, las crestas y las barbas difieren en los dos sexos. La castración de la gallina produce una hembra con cresta pequeña, espolones y plumaje semejante al

del macho. Una
implantado se pa
un macho origin
como las hembra
las barbas y pérd
pacidad para ca
ovario en un cap
plumaje femenino

33-15 Sistema r

En el macho, los
cos, están adheri
De cada testícul
contorneado, que
te al uréter; en n
vesícula seminal
en la cloaca, sob
ra urinaria. En l
dices de las Pan
medio, como e
está presente en
después del nac
determinar el sex
de cría los testíc
maño. Los espe
tículos se almac
son transferidos
hembra cuando
acoplamiento.

El sistema re
sólo se desarroll
está cerca del ri
des está el anch
ducto; el conduc
ca. En las aves q
diminutos huevo
ño, pero en la es
tan mucho de ta
cibe una cantida
ser puesto. Los
en el ovario, ha
cogidos por acti
tran en el oviduc
cendiendo por l
paredes y las b
paredes internas
fecundación se
oviducto; el alb
glándulas de la p
cáscara y la cás

del macho. Una gallina castrada con un testículo implantado se parece a un gallo. La castración de un macho origina un **capón,** con algunas plumas como las hembras, poco desarrollo de la cresta y las barbas y pérdida de la belicosidad y de la capacidad para cantar. A la implantación de un ovario en un capón suele seguir la adquisición de plumaje femenino.

33-15 Sistema reproductor (fig. 33-11)

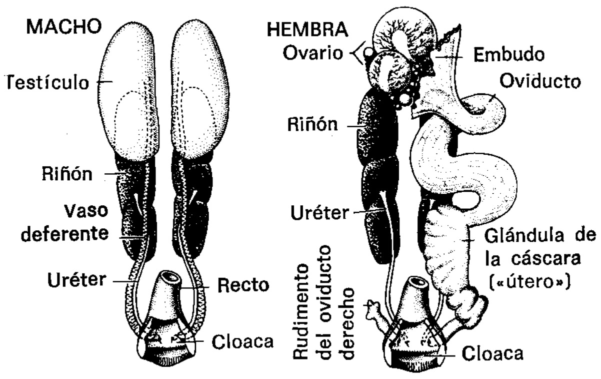


Fig. 33-11 Sistemas urogenitales del pollo doméstico, vistos ventralmente. Cloaca abierta para mostrar la salida de los conductos.

En el macho, los dos **testículos,** ovales y blancuzcos, están adheridos al extremo anterior del riñón. De cada testículo parte un **vaso deferente,** muy contorneado, que se dirige hacia atrás paralelamente al uréter; en muchas aves se dilata y forma una **vesícula seminal** inmediatamente antes de entrar en la cloaca, sobre una papila próxima a la abertura urinaria. En la cloaca de los patos, gansos, perdices de las Pampas y avestruces existe un **pene** medio, como en el caimán; en el pollo sólo está presente en forma vestigial durante unos días después del nacimiento, sirviendo entonces para determinar el sexo de los polluelos. En la estación de cría los testículos aumentan notablemente de tamaño. Los espermatozoides formados en los testículos se almacenan en el conducto deferente y son transferidos de la cloaca del macho a la de la hembra cuando entran en contacto en el acto del acoplamiento.

El sistema reproductor **femenino** de ordinario sólo se desarrolla en el lado izquierdo. El **ovario** está cerca del riñón izquierdo y en sus proximidades está el ancho embudo o **infundíbulo** del **oviducto;** el conducto se dirige hacia atrás, a la cloaca. En las aves que no ponen es pequeño, contiene diminutos huevos y el conducto también es pequeño, pero en la estación de la puesta ambos aumentan mucho de tamaño. Cada uno de los huevos recibe una cantidad considerable de vitelo antes de ser puesto. Los óvulos maduros salen del folículo, en el ovario, hacia la cavidad abdominal, son recogidos por activos movimientos del embudo y entran en el oviducto; allí se mueven lentamente, descendiendo por la acción de los músculos de las paredes y las bandas de cilios existentes en las paredes internas del conducto. Es probable que la fecundación se verifique en la parte superior del oviducto; el albumen (clara de huevo) procede de glándulas de la parte media; y las membranas de la cáscara y la cáscara son secretadas por glándulas de la parte posterior («útero»), después de lo cual el huevo está a punto de ser puesto. Suele existir un ovario derecho rudimentario, que puede aumentar de tamaño si se extirpa el izquierdo.

Estructura de otras aves

33-16 Caracteres adaptativos

Debido a las especiales necesidades del vuelo, las aves, como grupo, son más homogéneas que las demás clases de vertebrados. La forma externa suele ser fusiforme, por lo que ofrece el mínimo de resistencia al aire durante el vuelo o al agua al bucear.

La **coloración** es a menudo variada y llamativa. Unas pocas aves tienen un color uniforme, como los cuervos y algunos mirlos negros o los airones blancos, pero la mayor parte de las especies poseen manchas, listas o franjas. El colorido se asemeja a menudo al del ambiente y esta **coloración protectora** hace al ave menos visible; a ello contribuye también el **contrasombreado,** que consiste en que las partes superiores, que reciben más luz, son más oscuras que la superficie inferior. Las aves de las regiones áridas tienden a tener colores pálidos y las de los lugares húmedos son más oscuras (regla de Gloger). A menudo los machos son más brillantes que las hembras y poseen dibujos distintos. El coloreado plumaje de los machos sirve para la identificación, las manifestaciones de amenaza, en defensa del territorio, estimula el comportamiento sexual de la hembra y puede desviar el ataque de los nidos y las crías. En algunas especies ambos sexos adquieren un **plumaje nupcial** en la muda primaveral o prenupcial, y vuelven a adquirir coloraciones más apagadas para el invierno en la muda postnupcial, a fines de verano.

El **pico** sirve simultáneamente de boca y de manos; lo emplean para obtener y coger el alimento, para arreglarse las plumas, para recoger y arreglar los materiales del nido y para otros fines, incluso la defensa (fig. 33-12). La cubierta córnea crece continuamente para reemplazar la pérdida por el uso. La forma del pico suele indicar las costumbres alimenticias de un ave: en las especies que buscan en las grietas y capturan insectos es largo y fino; es más robusto, pero también alargado, en los picos carpinteros, que excavan en la madera; ancho y delicado en las golondrinas y en los papamoscas, que capturan insectos vivos durante el vuelo; robusto y cónico en los gorriones y pinzones, que comen semillas; de bordes cortantes en los halcones, lechuzas y loros, que comen carne, y con los bordes aserrados en los patos, que filtran pequeñas partículas alimenticias del agua. En la mayor parte de las aves la **lengua** no es extensible; pero en los picos puede proyectarse fuera del pico para capturar insectos de la madera y en los pájaros mosca consiste en un sifón extensible para obtener néctar de las flores. Los dos largos huesos hioideos, que sirven de soporte a la lengua de estas aves, se extienden formando vainas musculares sobre la parte posterior y superior de la cabeza y, en algunos picos, terminan en la cavidad nasal.

Las **alas** (fig. 33-14) son superficies de sustentación que permiten el vuelo y la estabilidad en el aire, y varios movimientos de inclinación contribuyen a modificar el vuelo. Los pingüinos, las alcas y otras aves acuáticas emplean las alas para «volar» debajo del agua. El avestruz, el kiwi y otras pocas aves tienen las alas degeneradas y no pueden volar. La **cola** sirve de timón en el vuelo, de contrapeso cuando el ave está posada y, en muchas especies, para desplegarla los machos durante el cortejo. Los picos, los agateadores y otras aves que buscan el alimento en superficies verticales, poseen las plumas de la cola con los raquis endurecidos, lo cual contribuye a sostener el cuerpo cuando están en actividad. Los **pies** les sirven a las aves para correr o trepar, para sostener el cuerpo en reposo, para arreglar los materiales del nido y, en algunas especies, para coger el alimento o para atacar y defenderse (fig. 33-13).

En algunas aves el **buche** sirve para transportar alimento para sus pequeños, a los cuales alimentan por regurgitación o haciendo entrar su cabeza dentro del gaznate de los padres. En los palomos adultos, cuando crían a sus pequeños, el revestimiento epitelial se desprende en forma de «leche de palomo» empleada para alimentar a los pequeños en el nido. La leche es muy semejante a la de los mamíferos en su composición, formación y control hormonal (prolactina). En algunas aves carnívoras, como el martín pescador, no existe buche y el estómago es un saco de paredes delgadas y distensible.

Durante la estación de cría, los machos de algunas aves paserinas tienen la porción inferior de los vasos deferentes hinchada (glomérulos seminales), determinando una protrusión de la cloaca, con lo que se conoce el sexo de las aves.

Historia natural

33-17 Distribución

Las aves ocupan todos los continentes, los mares y la mayoría de las islas, penetran en el Ártico

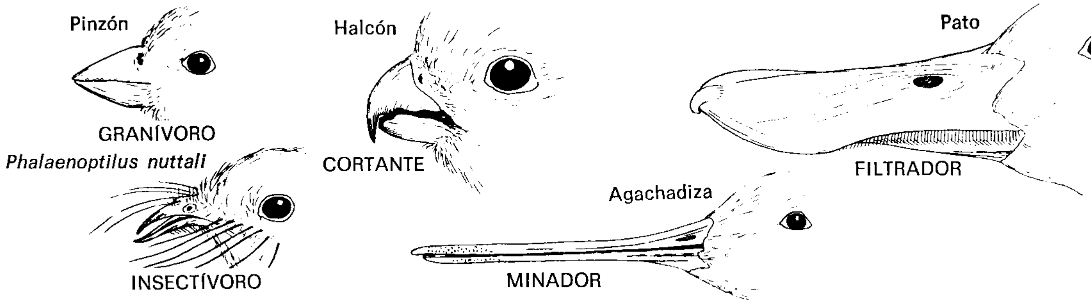


Fig. 33-12 Algunos tipos de picos de ave.

PARA AN
SOBRE TER
CUBIER
DE AG
Correlim

Fig. 33-

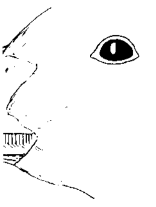
hasta los 80° N
el nivel del mar
vegetación arbór
encima de los 6
sar de su capacid
de la distribució
cie se halla en un
un ambiente part
viven en alta ma
dan; las gaviotas
lo largo de las c
las playas y en l
les; los patos se
aguas dulces y s
rriones viven en l
aves vive en los
aves corredoras
aves utilizan los
los agateadores b
y en las ramas g
llos y otros en el
las ramas de los
insectos, como lo
para sus presas m
cejos capturan en
mentan y alguno
cazan. Los moch
dades para anidar
ave estrictamente
insectos y las de
las codornices, pa
tribuyen por pare
taciones se agru
marinas, palomos
bandadas.

wi y otras pocas
/ no pueden vo-
vuelo, de contra-
, en muchas es-
s durante el cor-
otras aves que
erticales, poseen
uis endurecidos,
erpo cuando es-
a las aves para
ıerpo en reposo,
lo y, en algunas
para atacar y

para transportar
cuales alimentan
su cabeza den-
os palomos adul-
el revestimiento
«leche de palo-
s pequeños en el
la de los mamí-
n y control hor-
s carnívoras, co-
buche y el estó-
las y distensible.
machos de algu-
n inferior de los
ulos seminales),
a cloaca, con lo

istoria natural

entes, los mares
ın en el Ártico



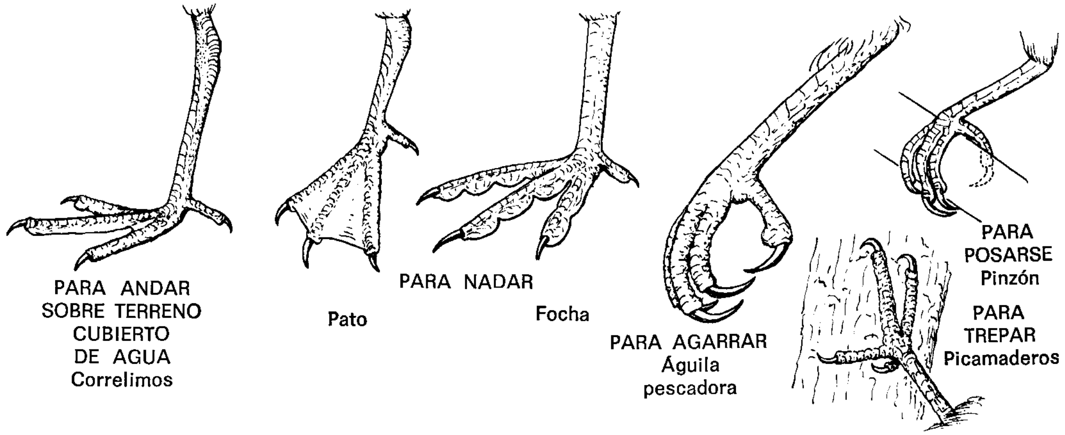


Fig. 33-13 Algunos tipos de pies de ave.

hasta los 80° N y en el Antártico y se hallan desde el nivel del mar hasta más arriba de la línea de la vegetación arbórea en las montañas, incluso por encima de los 6000 m en el monte Everest. A pesar de su capacidad para el vuelo siguen las reglas de la distribución de los animales, pues cada especie se halla en un área geográfica determinada y en un ambiente particular. Los albatros y los petreles viven en alta mar excepto en la época en que anidan; las gaviotas, las alcas y los araos se hallan a lo largo de las costas; las aves costeras habitan en las playas y en las orillas de las aguas continentales; los patos se hallan en los pantanos y en las aguas dulces y saladas; las alondras y ciertos gorriones viven en las praderas; una gran variedad de aves vive en los matorrales, y las avestruces y otras aves corredoras prefieren áreas abiertas. Muchas aves utilizan los árboles: los picos, los trepadores y los agateadores buscan el alimento en los troncos y en las ramas grandes; los muscicápidos, herrerillos y otros en el follaje, y los papamoscas emplean las ramas de los árboles para vigilar el paso de insectos, como lo hacen los halcones y las lechuzas para sus presas mayores. Las golondrinas y los vencejos capturan en el aire los insectos de que se alimentan y algunos halcones se remontan cuando cazan. Los mochuelos, picos y otros emplean cavidades para anidar y dormir, pero no existe ningún ave estrictamente subterránea. Las aves que comen insectos y las de presa suelen vivir y cazar solas; las codornices, patos, petirrojos y los juncos se distribuyen por parejas para anidar, pero en otras estaciones se agrupan en bandadas; algunas aves marinas, palomos y mirlos siempre se hallan en bandadas.

En las regiones polares hay pocas especies, pero el número de individuos es muy elevado. En los países templados pueden hallarse de 150 a 2000 clases de aves en una sola localidad, en las distintas estaciones. En las regiones tropicales suele haber más especies. A veces, las aves se hallan en bandadas numerosas, tales como las de patos, que llegan a estar constituidas por 100 000 individuos, y las nubes de mirlos de los campos de arroz; la paloma de paso, actualmente extinguida, antes había llegado a «oscurecer el firmamento», con numerosos individuos, en el este de los Estados Unidos.

33-18 Vuelo

La forma fusiforme y aerodinámica del cuerpo da por resultado una mínima resistencia al aire en el avance, y la forma de las alas y el modo de moverlas producen una propulsión con un gasto de energía limitado. El ala es una superficie de sustentación con el borde de ataque más grueso y el borde de salida más delgado, la superficie superior ligeramente convexa y la inferior cóncava (fig. 33-14). Esta forma corta el aire con eficacia en el movimiento de avance y deja atrás un mínimo de turbulencia de aire. El aire que pasa por encima de la superficie superior, curvada, se mueve más rápidamente que el que pasa por debajo y ejerce menos presión sobre la superficie del ala. La presión, relativamente mayor, sobre la parte inferior del ala, en combinación con la presión ligeramente negativa o el vacío parcial sobre la parte superior, da como resultado una fuerza de sustentación. Si se

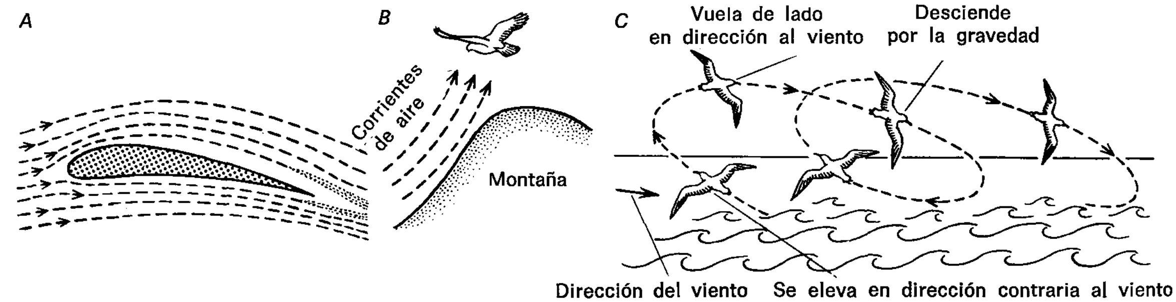

A
B
C
Corrientes de aire
Montaña
Vuela de lado en dirección al viento
Desciende por la gravedad
Dirección del viento
Se eleva en dirección contraria al viento

Fig. 33-14 Vuelo de las aves. *A*. Corriente de aire sobre el ala. *B*. Vuelo de remonte sobre una corriente de aire ascendente. *C*. Vuelo de remonte dinámico en el viento sobre el océano (albatros o rabihorcado).

aumenta la inclinación del borde anterior (ángulo de ataque), también aumenta la fuerza de sustentación, pero si dicha inclinación es demasiado grande no pasa aire por encima y hay turbulencia por detrás; se pierde el efecto de sustentación y se pierde la velocidad por completo. La turbulencia es causada a menor velocidad, por la tendencia del aire de la parte inferior del ala a arremolinarse hacia arriba, en la región de menos presión situada sobre el ala. A poca velocidad, como cuando se aterriza o se despega, hacia el final del planeo o durante un vuelo dificultoso, las aves pueden aumentar el ángulo de ataque. En muchas especies se evita pérdida de velocidad y se aumenta la fuerza de sustentación mediante la elevación del **álula** (fig. 33-6). El álula actúa como la ranura del ala de un avión. Dirige una corriente de aire que se mueve con rapidez sobre la parte superior del ala, contribuyendo a impedir la turbulencia. La turbulencia tiene tendencia a ser mayor hacia el ápice de las alas, y su efecto es reducido por el desplegamiento de las primarias, creándose de este modo una serie de ranuras, o por la separación de las regiones turbulentas mediante el alargamiento del ala, como en las aves de alas largas que realizan vuelos de remonte.

A diferencia del ala de un avión, que está fija, el ala de un ave no sólo está articulada de forma que es posible un movimiento hacia arriba y hacia abajo, sino que además puede alterar su contorno por la acción muscular, cambiando así su superficie. Las remeras pueden desplegarse, girar o alargarse. La forma del ala está relacionada con el tipo de vuelo; es corta y ancha en las aves que habitan entre los matorrales pero larga y a menudo estrecha en las que vuelan o planean a pleno aire. En el primer caso tienen una **relación entre dimensiones** baja (relación existente entre la longitud del ala y la anchura), en el segundo caso, la relación es alta.

El planeo es el tipo de vuelo más sencillo y se realiza con las alas extendidas e inmóviles, tal como hacen los patos que bajan al agua y las codornices y otras aves que se posan en tierra. No necesita propulsión por parte del ave. Ésta hace uso del impulso anterior generado durante el vuelo y/o de la fuerza de la gravedad, para vencer la resistencia del aire a su avance.

El vuelo de remonte, con las alas extendidas y con ligeros ajustes en la línea externa o en la posición del ala, es común en las gaviotas, algunos halcones y otras aves, las cuales se valen de las corrientes de aire. Las aves mantienen o aumentan su altitud sin batir las alas. El aire caliente que sube del suelo calentado por el sol produce corrientes térmicas ascendentes en las que las aves vuelan describiendo círculos para mantener así su posición. Los vientos desviados hacia arriba por las cimas de las montañas permiten igualmente el vuelo de remonte. En las corrientes de viento normales, horizontales, el ave puede permanecer estacionaria o moverse hacia adelante, o también puede planear con el viento, volviéndose ocasionalmente para poder alcanzar mayor altura.

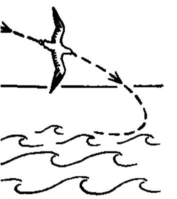
Los albatros y otras aves que realizan vuelos de remonte se sirven del gradiente de velocidad del viento cerca de la superficie del océano. Debido a la presión en la superficie, el aire se desplaza allí con más lentitud que más arriba. Las aves planean hacia abajo con el viento y penetran en el aire que se mueve más lentamente. Cuando logran el impulso, se inclinan y viran en el viento y se elevan con la mayor velocidad del aire (a medida que penetran en las capas de aire que se desplazan con más rapidez) hasta cerca de su altitud ori-

ginaria, y el pro
(fig. 33-14).
Cuando vuelan
pliegan totalmen
hacia adelante (a
y luego se pliega
to de recuperació
mayor parte de
«mano» y sus pl
hacia abajo. El b
se curva hacia ar
ala, como la pal
individualmente,
bles, hacen otro
peración, las pri
ciendo la resistenc
Hay una gran
aves de diferente
cie americana de
alas parcialmente
hasta el del colib
o hacia atrás y ce
50 batidos por seg

33-19 Actividad

La mayoría de la
las estaciones, de
liente» (sólo se
americano *Phala*
diurnas están en
el ocaso y los mc
mentan de noche.
nudo de noche, c
bajo las plumas d
liente y el ave res
ticas pueden dor
una pata para evi
Los búhos tien
den caer en silen
visión nocturna y
munes atacan con
curidad, pero tien
mido el disco faci
tra al parecer las
por el sonido de l
nir el tamaño asi
aberturas auditiva
Las aves tienen
po, que de ordina
La temperatura di
40 y 42° C, varia

de
vedad



contraria al viento

obre una
no (alba-

segundo caso, la

más sencillo y se
inmóviles, tal co-
agua y las codor-
en tierra. No nece-
. Ésta hace uso del
te el vuelo y/o de
encer la resistencia

alas extendidas y
xterna o en la po-
gaviotas, algunos
es se valen de las
antienen o aumen-
s. El aire caliente
por el sol produ-
tes en las que las
los para mantener
sviados hacia arri-
ias permiten igual-
las corrientes de
el ave puede per-
se hacia adelante,
el viento, volvién-
er alcanzar mayor

ue realizan vuelos
iente de velocidad
del océano. Debido
el aire se desplaza
rriba. Las aves pla-
y penetran en el
nte. Cuando logran
en el viento y se
del aire (a medida
aire que se despla-
a de su altitud ori-

---

ginaria, y el proceso entonces vuelve a repetirse (fig. 33-14).

Cuando vuelan batiendo las alas, éstas se despliegan totalmente y se inclinan hacia abajo y hacia adelante (acción del músculo pectoral mayor) y luego se pliegan parcialmente para el movimiento de recuperación hacia arriba y *hacia atrás.* La mayor parte de la propulsión se consigue con la «mano» y sus plumas primarias, en el movimiento hacia abajo. El borde posterior flexible de las alas se curva hacia arriba, proporcionando la arfada del ala, como la pala de una hélice. Las primarias, individualmente, con sus bordes posteriores flexibles, hacen otro tanto. En el movimiento de recuperación, las primarias tienden a separarse, reduciendo la resistencia del aire.

Hay una gran variedad en los vuelos de las aves de diferentes especies, desde el de una especie americana de halcón, que se zambulle con las alas parcialmente plegadas para atacar a su presa, hasta el del colibrí, que puede volar hacia adelante o hacia atrás y cernerse con una frecuencia de 30 a 50 batidos por segundo.

33-19 Actividad

La mayoría de las aves están en actividad en todas las estaciones, debido a que son de «sangre caliente» (sólo se sabe que inverna el chotacabras americano *Phalaenoptilus nuttali*). Las especies diurnas están en actividad desde la aurora hasta el ocaso y los mochuelos y los chotacabras se alimentan de noche. Las aves diurnas duermen a menudo de noche, con la cabeza dirigida hacia atrás bajo las plumas del ala. Esto mantiene al pico caliente y el ave respira aire caliente. Las aves acuáticas pueden dormir de día, flotando y moviendo una pata para evitar que las arrastre la corriente.

Los búhos tienen plumas aterciopeladas y pueden caer en silencio sobre sus presas. Tienen una visión nocturna y un oído agudos. Las lechuzas comunes atacan con exactitud en la más completa oscuridad, pero tienen dificultades si se les ha suprimido el disco facial acorazonado. El disco concentra al parecer las ondas sonoras. En la localización por el sonido de los búhos también parece intervenir el tamaño asimétrico y la localización de las aberturas auditivas en muchas especies.

Las aves tienen regulada la temperatura del cuerpo, que de ordinario es superior a la del ambiente. La temperatura diurna de los adultos oscila entre 40 y 42° C, variando según las especies. Es mayor de la que se observa en los demás vertebrados, a excepción de algunos lagartos, y está en relación con la elevada tasa metabólica y la vida activa de las aves, impuestas por las demandas del vuelo. El enfriamiento por evaporación mediante el jadeo contribuye a impedir un exceso de acaloramiento. Las gallinas y los paserinos tienen una temperatura diurna de unos 41 a 42° C, pero de noche desciende a unos 40°; en algunos vencejos y pájaros mosca baja notablemente de noche. Los reyezuelos jóvenes y otras aves son «reptilianas» al nacer, pues tienen la temperatura del ambiente, pero en pocos días adquieren la regulación de la temperatura. Por otra parte, los jóvenes megápodos son totalmente homeotermos al nacer.

La capacidad de vuelo les da mayor oportunidad de buscar alimento y de escapar de los enemigos, y hace posible las grandes emigraciones. La codorniz tiene un vuelo corto y directo, otras pueden permanecer volando durante períodos más largos y las golondrinas, vencejos, gaviotas y algunos halcones están en el aire gran parte del día. La rapidez del vuelo varía entre 32 y 80 kilómetros por hora. Los falcónidos buceadores pueden sobrepasar los 200 km por hora.

33-20 Voz

La mayor parte de las aves pueden emitir gritos de reclamo y cantos. Los reclamos son sonidos breves en general, relativamente simples y estereotipados que influyen en el comportamiento diario de conservación: alimentación, interacción entre los progenitores y las crías, desplazamientos (migraciones), evitación del peligro y formación de bandadas. Los cantos tienden a ser más complejos que los reclamos, son emitidos en su mayor parte por los machos, están muy influidos por los cambios endocrinos del ciclo reproductor y están relacionados con la reproducción, incluidos el establecimiento en un territorio y su defensa, la atracción de la hembra, el mantenimiento del vínculo entre la pareja y la sincronización de los ciclos reproductores del macho y la hembra. Normalmente el canto es susceptible de modificarse por la impresión (párrafo 9-10) en las primeras fases. Algunas especies sólo tienen una nota de reclamo invariable, pero la mayor parte de las aves canoras (Orden PASERIFORMES, Suborden PÁSERES) tienen cantos definidos. Las cornejas y los arrendajos emplean varias notas para comunicar distintas ideas a otros individuos de su especie, y, en algunos casos, la información se transmite de generación en generación, como las tradiciones humanas. Los loros, minás, urracas y sinsontes tienen capacidad de imitación. Algunas notas se emplean durante todo el año, otras, durante la época de cría, y unas pocas, sólo durante la migración.

El tono y el volumen del canto está relacionado a menudo con la distancia de la comunicación y con lo abierto del hábitat. La vegetación densa impide en gran parte la transmisión de sonidos agudos. En un estudio realizado con aves tropicales africanas, Chapuis observó que las especies de estos hábitats tendían a tener voces graves y con menos notas armónicas que las de los ambientes más abiertos.

El modelo del canto dentro de una especie puede variar geográficamente, por lo que se pueden hallar diferentes **dialectos** en las distintas partes del área de distribución. La impresión del dialecto y del hábitat reduce probablemente la mezcla de poblaciones. Por lo que se sabe, tan sólo el hombre y las aves transmiten sus dialectos.

La siringe (ausente en el avestruz y los buitres) presenta una complejidad variada. En la forma más simple, puede ser una cámara de resonancia agrandada sin músculos ni membranas especiales situada en la base de la tráquea (patos macho) o puede contener una delgada membrana, tensada entre los extremos abiertos de los anillos traqueales, que vibra ante el paso del aire expulsado. En la forma más compleja (gaviota argéntea, fig. 33-15), la membrana timpánica interna y delgada está tensada entre los extremos abiertos de los anillos bronquiales superiores de la siringe y forma una «ventana» en la pared, en la base de cada bronquio. La presión aumenta en el saco aéreo interclavicular que rodea a la siringe, y el saco presiona las «ventanas» haciendo que se arqueen hacia dentro. El aire de los pulmones hace vibrar las membranas timpánicas al pasar a través de las constricciones que se han producido. Los músculos de las paredes externas de la siringe cambian la tensión de las membranas y, en algunas especies (ciertos paserinos con músculos siríngeos complejos), pueden estirarlas en casi todas las direcciones. Las dos mitades de la siringe pueden actuar independientemente, con lo que dos notas o frases pueden producirse simultáneamente. La capacidad notable que poseen algunas aves para sostener la voz es debida a la resonancia en los sacos aéreos.

El canto de las aves se analiza con el sonógrafo que traza un gráfico, sobre un papel (sonograma), de la frecuencia en relación con el tiempo. Mucha información contenida en el canto de las aves no es distinguible por el oído humano, pero es el medio por el que los individuos de una especie se reconocen entre sí. Parece ser que la discriminación de la frecuencia es más o menos la misma en el hombre y en las aves, pero la del tiempo es mucho menor en el hombre. Sonidos que a nosotros nos parecen un simple zumbido pueden ser para *un pájaro una serie de notas bien distintas.*

Registros todavía más fieles del canto de las aves pueden obtenerse con el osciloscopio, que proporciona información

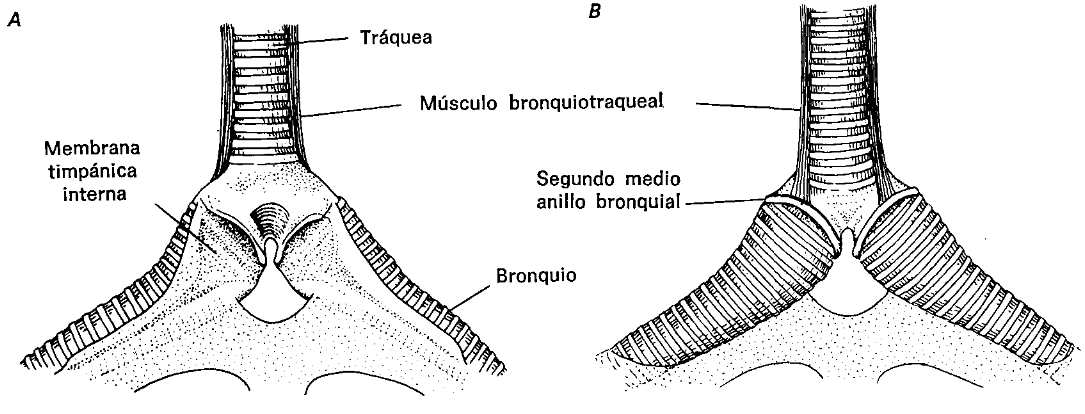


Fig. 33-15 Siringe de la gaviota argéntea. *A*. Vista dorsal en que se ven las membranas timpánicas internas que constituyen la fuente del sonido. *B*. Vista ventral que muestra la inserción de los músculos bronquiotraqueales en los segundos medios anillos bronquiales, movibles, los cuales modifican la tensión en las membranas timpánicas. *(Según Rüppell.)*

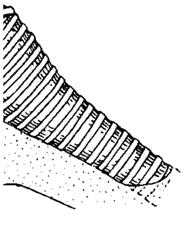
---

ciona informació
nes de amplitud
ciones pueden te
cuencia o el tono

33-21 Migracion

Algunas aves sor
especies **emigran,**
te de una región
ción. Las zonas
especies están bi
de las aves, pon
la pata, se sabe
lugares que habí
yoría de las mig
norte y hacia el s
emigran hacia la
las regiones nórdi
hay facilidades p
los meses cálido
para pasar el in
lugar un movir
acusado y en se
estaciones están i
graciones altitudi
sas en verano, vol
ello ocurre en las
mas montañosos
Sierra Nevada, e
La mayor par
fijas ya establecic
más o menos seg
pareciendo regula
dario» (fig. 33-16
vuelan cerca del
de altura, pero
individuos pueder
kilómetros por hc
lantados por otros
te de migración»
muchas especies
La migración,
clo anual de las
sistema neuroend
migración, se ac
grasa, que no exi
como combustibl
vuelos. También,
se vuelven noctur
ésta aparece una

e los anillos bron-
forma una «ven-
:ada bronquio. La
eo interclavicular
presiona las «ven-
hacia dentro. El
r las membranas
las constricciones
los de las paredes
la tensión de las
es (ciertos paseri-
lejos), pueden es-
nes. Las dos mi-
ar independiente-
rases pueden pro-
cidad notable que
: la voz es debida
os.
con el sonógrafo
apel (sonograma),
el tiempo. Mucha
to de las aves no
no, pero es el me-
una especie se re-
la discriminación
s la misma en el
del tiempo es mu-
os que a nosotros
pueden ser para
n distintas.
canto de las aves
opio, que propor-



npánicas
ı de los
; cuales

ciona información detallada sobre las modulaciones de amplitud. En algunas aves tales modulaciones pueden tener mayor importancia que la frecuencia o el tono en el que las frases son emitidas.

33-21 Migraciones

Algunas aves son siempre residentes, pero muchas especies **emigran,** es decir, se trasladan regularmente de una región a otra con los cambios de estación. Las zonas de verano y de invierno de las especies están bien definidas. Gracias al marcaje de las aves, poniéndoles una banda numerada en la pata, se sabe que muchas de ellas vuelven a los lugares que habían ocupado previamente. La mayoría de las migraciones son en dirección hacia el norte y hacia el sur, es decir, **latitudinales;** las aves emigran hacia las grandes masas continentales de las regiones nórdicas templadas y subárticas, donde hay facilidades para alimentarse y anidar durante los meses cálidos, y luego se retiran hacia el sur para pasar el invierno. En el hemisferio sur tiene lugar un movimiento semejante, aunque menos acusado y en sentido contrario, debido a que las estaciones están invertidas. Otras aves realizan **migraciones altitudinales** hacia las regiones montañosas en verano, volviendo a las llanuras en invierno; ello ocurre en las Montañas Rocosas y en los sistemas montañosos de la Sierra de las Cascadas y Sierra Nevada, en el oeste de Norteamérica.

La mayor parte de las especies emplean rutas fijas ya establecidas para las migraciones y viajan más o menos según un plan, apareciendo y desapareciendo regularmente, «de acuerdo con el calendario» (fig. 33-16). Cuando emigran, algunas aves, vuelan cerca del suelo y otras hasta 900 a 1500 m de altura, pero raramente más altas. Aunque los individuos pueden volar a una velocidad de 50 a 80 kilómetros por hora, se paran para comer, son adelantados por otros y luego siguen; por ello el «frente de migración» progresa bastante lentamente, en muchas especies unos 40 km diarios.

La migración, la cría y la muda son fases del ciclo anual de las aves, todas ellas reguladas por el sistema neuroendocrino. Normalmente, antes de la migración, se acumulan rápidamente reservas de grasa, que no existían anteriormente, para utilizar como combustible de reserva durante los largos vuelos. También, muchas aves estrictamente diurnas se vuelven nocturnas durante la migración. Antes de ésta aparece una sensación de desasosiego *(Zugunruhe)* y las aves empiezan a desplazarse en dirección a su meta migratoria. Aunque el *Zugunruhe* parece ser innato, su puesto en marcha está influida por estímulos ambientales, que actúan a través del sistema neuroendocrino de las aves. En las especies de las zonas templadas, el estímulo más importante es el cambio en la duración del día, pero las condiciones atmosféricas pueden influir también en el tiempo de partida. Experimentos realizados con el chingolo gorgiblanco han demostrado que la corticosterona de las cápsulas suprarrenales y la prolactina de la pituitaria interactúan para ocasionar el engorde, el crecimiento de las gónadas y la sensación de desasosiego asociada con el comienzo de la migración, y que la regulación de la fluctuación diaria en la sangre de estas dos hormonas es crítica para el inicio de los cambios premigratorios. El reloj interno implicado puede ser la glándula pineal. Se ha demostrado que, en las aves, esta glándula ejerce un control sobre la actividad locomotora diaria (circadiana) (pár. 8-13). Es responsable de la estimulación fotoperiódica (cambios de luz diarios) y tal vez actúa sobre el hipotálamo o la pituitaria, promoviendo la liberación de corticosterona y prolactina.

Durante la migración, algunas aves se guían por rasgos característicos del terreno —costas, ríos, cordilleras— pero otras pasan por encima de mares y tierras donde existen pocos rasgos orientadores. Muchas aves aprenden rápidamente y recuerdan los rasgos topográficos. Además, en algunas aves jóvenes que emigran independientemente de sus progenitores, el reconocimiento de los principales rasgos característicos del terreno puede ser innato. La impresión durante el comienzo del desarrollo capacita a algunas aves para reconocer la región donde nacieron a su vuelta. En muchas especies, la migración durante el día está guiada por la posición del sol (azimuth) y, durante la noche, por el eje estelar de rotación. La cubierta densa de nubes o la niebla puede interferir con la orientación. La utilización de las indicaciones astronómicas requiere un sentido del tiempo (reloj interno), que está bien desarrollado en las aves. No obstante, el pontífice índigo obtiene la información direccional de modelos estelares y no necesita el reloj interno. Los escribanos jóvenes desarrollan en primer lugar un eje de referencia norte-sur basado en la rotación celeste. Luego aprenden el modelo de las estrellas alrededor del polo celeste septentrional. Después, pueden orientarse basándose sólo en los modelos estelares, y la rotación celeste se convierte

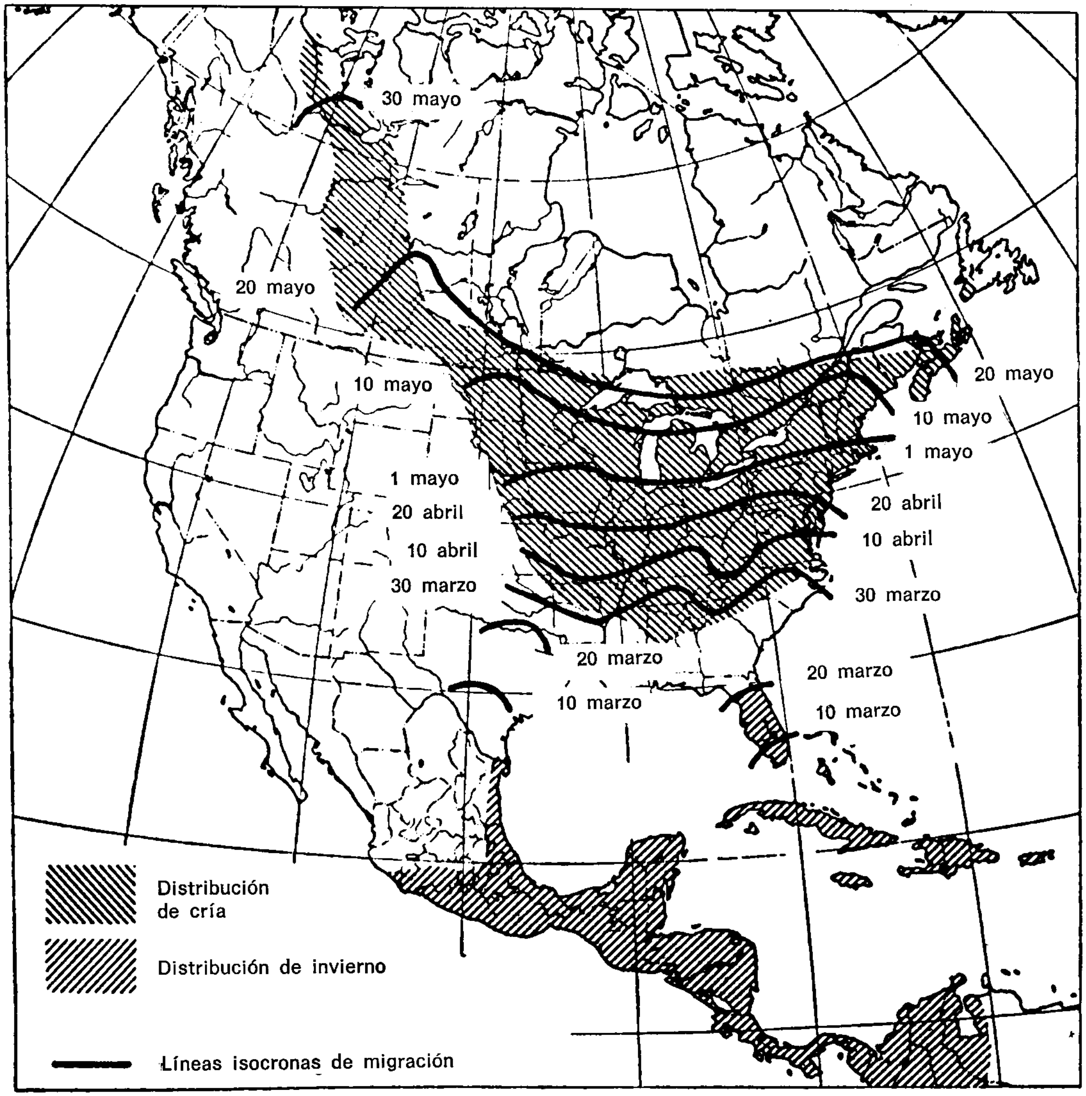

30 mayo
20 mayo
10 mayo
1 mayo
20 abril
10 abril
30 marzo
20 mayo
10 mayo
1 mayo
20 abril
10 abril
30 marzo
20 marzo
10 marzo
20 marzo
10 marzo
▧ Distribución de cría
▨ Distribución de invierno
▬ Líneas isocronas de migración

Fig. 33-16 Distribución de verano (de cría) y de invierno de *Mniotilta varia,* **una especie emigrante.** El avance durante la primavera se indica por líneas isocronas que unen los puntos de llegada en ciertas fechas. *(De U.S. Fish and Wildlife Service.)*

en una indicación superflua. En algunas especies, la sensibilidad al campo magnético terrestre contribuye a la orientación, como ha sido demostrado por las distorsiones provocadas mediante el uso de campos magnéticos artificiales. Queda aún mucho por aprender acerca del mecanismo de navegación del reloj interno de las aves e, indudablemente, se encontrarán diferencias entre las especies, por haber sido impreso en el sistema nervioso a través de incontables generaciones.

33-22 Alimento

La temperatura de las aves, alta y regulada, su gran actividad y su ligero peso tienen por consecuencia que requieran gran cantidad de alimento de elevado valor energético. Los niveles de azúcar sanguíneo de las aves duplican a los de los mamíferos. Puesto que sólo tienen una reserva limitada de grasa, las aves no pueden sobrevivir gran tiempo sin alimento. La codorniz y el lagópodo se alimentan

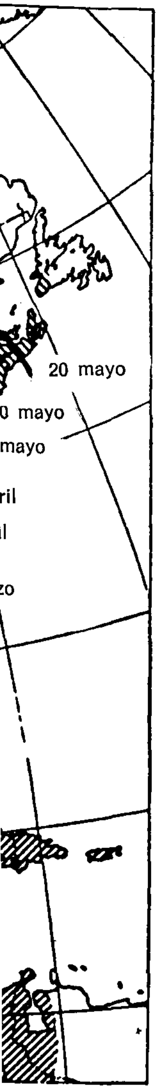
---

en gran parte de l
pecies emplean ma
semillas o frutos, y
sanos, artrópodos,
queños papamosca
son exclusivament
alimento básico de
canos, charranes
comen ranas; los
pientes; algunas e
especialmente de c
jos constituyen la
chuelos y halcones
carroña (animales
halcones también

Las crías que e
comer más de su
numerosas especie
de un cuarto a la
estómago puede l
los pequeños de a
de sus padres vari

Los diminutos
nean durante gra
de metabolismo e
ces el del ratón).
blema alimentánd
tar (que es una
azúcar), juntamen
brevivir durante l
al atardecer, lueg
y después entran
las horas de oscu

Fig. 33-
huevos
Derech
a otros



cie emi-
ıntos de

regulada, su gran
por consecuencia
ılimento de eleva-
de azúcar sanguí-
le los mamíferos.
a limitada de gra-
r gran tiempo sin
odo se alimentan

---

en gran parte de hojas, pero la mayoría de las especies emplean materiales más concentrados, como semillas o frutos, y varios animales tales como gusanos, artrópodos, moluscos y vertebrados. Los pequeños papamoscas, los mosquiteros y los vireos son exclusivamente insectívoros; el pescado es el alimento básico de los colimbos, cormoranes, pelícanos, charranes y martín-pescadores; las garzas comen ranas; los halcones capturan lagartos y serpientes; algunas especies de halcones se alimentan especialmente de otras aves, y los roedores y conejos constituyen la dieta habitual de muchos mochuelos y halcones. Los buitres sólo se alimentan de carroña (animales muertos), y los cuervos y algunos halcones también emplean este alimento.

Las crías que están todavía en el nido pueden comer más de su peso en un día y los adultos de numerosas especies pequeñas comen, diariamente, de un cuarto a la mitad de su peso. El buche y el estómago puede llenarse dos veces o más al día; los pequeños de algunas especies reciben alimento de sus padres varios centenares de veces al día.

Los diminutos pájaros mosca, que vuelan y planean durante gran parte del día, tienen un ritmo de metabolismo enormemente elevado (cuatro veces el del ratón). Estos pájaros solucionan su problema alimentándose con gran frecuencia de néctar (que es una solución en su mayor parte de azúcar), juntamente con algunos insectos. Para sobrevivir durante la noche se alimentan activamente al atardecer, luego duermen durante poco tiempo y después entran en un estado de sopor, durante las horas de oscuridad, en el cual su metabolismo baja hasta un 10 o 5 por ciento del que tienen durante el día.

La mayoría de las especies no migradoras se ajustan a la regla de Bergmann (pár. 13-17). El tamaño medio de su cuerpo es mayor a latitudes más altas. Esto es un reflejo de la homeotermia y de la alta tasa metabólica de las aves.

Los requerimientos de agua difieren mucho. Muchas especies sólo pueden vivir donde puedan disponer fácilmente de agua para beber. Diversos pinzones necesitan del 20 al 60 por ciento del peso de su cuerpo en agua diariamente; otros necesitan menos, la codorniz de California necesita sólo el 5 por ciento. *Poephila castanotis,* un pequeño tejedor australiano, ha sobrevivido durante año y medio alimentándose de semillas secas. Las aves marinas (gaviotas, paíños) poseen unas glándulas especiales para excretar sal y así eliminan el exceso de sales ingeridas al beber agua del mar (pár. 7-17).

33-23 Reproducción

La fecundación es siempre interna y todas las aves ponen huevos con yemas grandes y cáscaras calcáreas, que deben **incubarse** para que se desarrollen los embriones (fig. 33-17). En todas las aves, excepto los MEGÁPODOS de Australia (pág. 813) uno o ambos progenitores se sientan sobre los huevos para suministrarles el calor necesario. Las crías de los pollos, codornices, patos y aves costeras son **precoces,** es decir, están completamente formados y cubiertos de plumón y son capaces de correr en

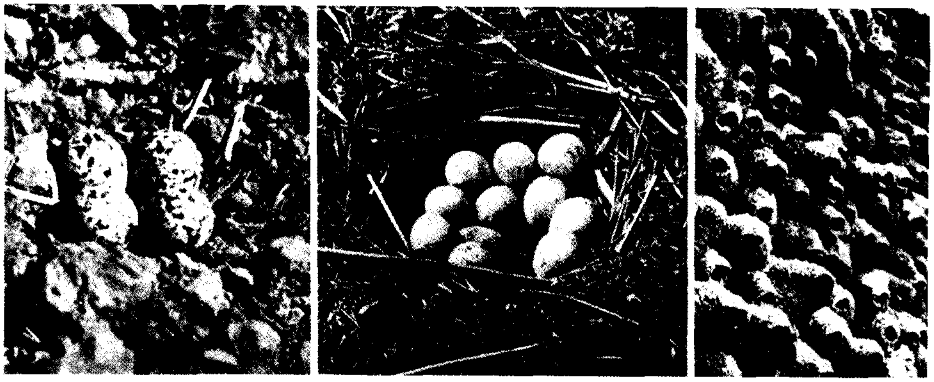


Fig. 33-17 Algunos tipos de nidos de aves. *Izquierda:* Chorlitejo culirrojo *(Charadrius vociferus),* huevos puestos en el suelo. *Centro:* Codorniz de California, huevos en la depresión tapizada. *Derecha:* Golondrina de acantilado, nidos formados por bolas de barro y colocados unos junto a otros en una densa colonia sobre una roca. *(Fotografías de T. I. Storer.)*

seguida después de nacer, mientras que los pequeños de las aves cantoras, los picos, los palomos y otras son ciegos, desnudos e incapaces de valerse por sí mismos cuando nacen, por lo que deben ser alimentados y cuidados en el nido; se denominan **altriciales** (fig. 33-18). El revestimiento y los bordes de la boca están a menudo coloreados, lo cual proporciona un blanco a los adultos cuando los jóvenes abren la boca para pedir alimento. Los polluelos de las especies precoces y de algunas altriciales, aprenden rápidamente a responder a la imagen visual y a los sonidos del progenitor. En algunas especies, la respuesta a estos sonidos puede comenzar incluso antes de nacer. Este rápido aprendizaje, denominado **impresión** o **grabación** (párrafo 9-10), es particularmente importante en las especies precoces para asegurar el que el joven siga y responda a sus progenitores. La impresión posterior establece el reconocimiento sexual.

Cada especie tiene su estación de reproducción típica, de ordinario unas pocas semanas en primavera o verano: las lechuzas cornudas en febrero o marzo; los jilgueros en julio, etc. Las actividades reproductoras siguen a un incremento del tamaño y función de las gónadas y están regidas por las glándulas endocrinas. El aumento de tamaño de las gónadas depende de la pituitaria, y ésta, a su vez, está influida indirectamente por la luz, puesto que la exposición experimental de las aves en invierno a una «longitud del día» aumentada, incluso con una lámpara eléctrica de 40 vatios, determina el aumento de tamaño de las gónadas e influye en el canto, el comportamiento de la época de cría e incluso determina la producción de huevos antes de la estación normal de reproducción. Las granjas avícolas emplean luz eléctrica en los ponedores, durante el invierno, para aumentar la producción de huevos, pero las gallinas viven menos.

La estación de cría se inicia, en muchas especies, con la emisión de cantos característicos y a intervalos frecuentes por parte de los machos; muchos de ellos realizan **exhibiciones de cortejo** en presencia de hembras. La visión, los sonidos y los contactos que intervienen en el cortejo refuerzan el vínculo de la pareja y promueven la disposición sexual. Los machos de muchas especies terrestres ocupan y defienden un **territorio** (pár. 12-8) apropiado para las necesidades de una pareja durante el período necesario para criar una nidada. No se tolera la presencia de otros machos de la misma especie, ni la de enemigos depredadores. Cuando una hembra se une a un macho establecido en un territorio, la pareja procede a la construcción del nido, se aparea, pone los huevos, los incuba y cuida de la progenie. En algunas especies los dos sexos participan por igual, mientras que en otras la mayor parte del trabajo corre a cargo de un sexo. Las aves acuáticas coloniales (cormoranes, gaviotas y otras) que viven en los acantilados rocosos costeros, defienden el territorio de nidificación puesto que los lugares apropiados son escasos. La cría suele dejar a los padres con escaso plumaje, que se renueva en la muda postnupcial.

Algunas aves acuáticas y unas pocas terrestres ponen en las rocas desnudas o en el suelo, pero la mayor parte de especies construyen un **nido** para alojar los huevos y para proteger a los pequeños (fig. 33-17). Puede consistir en una simple depresión en el suelo o en la grava (chorlitejo culirrojo); en pequeños pedazos de plantas (gaviotas); en una armazón laxa de ramitas (palomos) o en una formación en forma de copa tejida con hierbas u otras materias vegetales (muchas aves cantoras). La mayoría de martín-pescadores y algunas golondrinas excavan un nido en forma de galería en la orilla de un río; el pico excava un nido en forma de calabaza en la cavidad de un árbol, y algunas golondrinas construyen un nido de barro. Otras aves emplean cavidades naturales o artificiales, incluso las cajas para nidos construidas por el hombre.

El promedio de **huevos** que pone una hembra en una nidada es menor en las especies que anidan en sitios seguros y mayor en las que anidan en el suelo. En general, las especies de las zonas templadas tienen puestas mucho mayores que las de las especies tropicales. El palomo americano de cola listada y otras aves sólo ponen un huevo, otros palomos ponen dos, los halcones grandes dos o tres, la mayor parte de las aves terrestres pequeñas de tres a cinco, y la codorniz de California pone un promedio de catorce. Algunas aves son **ponedoras determinadas** y hacen puestas de tamaño fijo (palomos, muchos paserinos), y otras son **ponedoras indeterminadas,** capaces de poner huevos suplementarios para compensar las pérdidas (algunos picos, patos y galliformes). Las **cáscaras** son blancas en las lechuzas y picos, azules en el robín americano y del color del suelo, con manchas más oscuras o listas, en muchas especies. Las aves costeras y otras que anidan en lugares desnudos tienen huevos con una **coloración protectora** muy parecida a la del ambiente que les rodea. La forma ordinaria, ovoidea, permite a los huevos estar juntos y cubiertos

por los padres du
pequeñas aves ter
14 días, en la galli
sanes de 21 a 26
halcones mayores
a 60 días. Las crí
queñas requieren
para poder aband

Todas las aves
requieren **cuidado**
ministro de alimen
tección contra el f
tra el calor perjud
dividuos jóvenes
ción de los adulto
de abandonar el
man el núcleo de
aves gregarias co
las formas solitari
sectívoras, los in
son expulsados po
independiente.

33-24 Relaciones

Algunos pueblos
alimento y adorn
las codornices, las
pequeños pinzone
como aves de caza
cantoras se vend
neos. Los primero
Norteamérica em
mento y posterior
dades se vendier
salvajes, gansos,
tas aves costeras,
no pueden resisti
alca *Pinguinus im*
teamericano *Ecto*
ron y muchas ot
ducidas. Actualm
codornices son pe
cazadores en los
tricciones legales
número de piezas
lidad se están des
a aumentar el nú
caza. Las plumas
distintivas han sid
po como adorno.

Los insecticidas

establecido en un
construcción del
, los incuba y cui-
species los dos se-
s que en otras la
cargo de un sexo.
ormoranes, gavio-
cantilados rocosos
nidificación pues-
n escasos. La cría
so plumaje, que se

s pocas terrestres
n el suelo, pero la
yen un **nido** para
er a los pequeños
una simple depre-
orlitejo culirrojo);
(gaviotas); en una
os) o en una for-
on hierbas u otras
cantoras). La ma-
gunas golondrinas
ería en la orilla de
en forma de cala-
, y algunas golon-
barro. Otras aves
artificiales, incluso
por el hombre.
pone una hembra
especies que ani-
las que anidan en
de las zonas tem-
ayores que las de
o americano de co-
n un huevo, otros
es grandes dos o
terrestres pequeñas
California pone un
ves son **ponedoras**
tamaño fijo (palo-
son **ponedoras in-**
huevos suplemen-
das (algunos picos,
as son blancas en
robín americano y
más oscuras o lis-
es costeras y otras
tienen huevos con
parecida a la del
na ordinaria, ovoi-
juntos y cubiertos

por los padres durante la incubación. En muchas pequeñas aves terrestres la **incubación** dura unos 14 días, en la gallina doméstica 21 días, en los faisanes de 21 a 26 días, en muchos patos y en los halcones mayores 28 días, y en el avestruz de 42 a 60 días. Las crías de las especies altriciales pequeñas requieren una semana, aproximadamente, para poder abandonar el nido.

Todas las aves jóvenes (excepto los megápodos) requieren **cuidados después de nacer,** a saber: suministro de alimento, protección e incubación (protección contra el frío o la humedad o amparo contra el calor perjudicial del sol) (fig. 33-18). Los individuos jóvenes reciben los cuidados y la protección de los adultos durante algún tiempo después de abandonar el nido. Los grupos familiares forman el núcleo de las bandadas de invierno en las aves gregarias como las codornices o mirlos; en las formas solitarias, como los halcones y las insectívoras, los individuos jóvenes se esparcen o son expulsados por los padres, llevando todos vida independiente.

33-24 Relaciones con el hombre

Algunos pueblos emplean las aves salvajes como alimento y adorno. Desde hace siglos, los patos, las codornices, las garzas y otras aves, incluso los pequeños pinzones, han sido estimados en Europa como aves de caza, y actualmente las pequeñas aves cantoras se venden en algunos países mediterráneos. Los primeros blancos que se establecieron en Norteamérica empleaban aves de caza como alimento y posteriormente en los mercados de las ciudades se vendieron grandes cantidades de patos salvajes, gansos, gallos de monte, palomos y ciertas aves costeras, pero las poblaciones salvajes no pueden resistir estas continuas matanzas. El alca *Pinguinus impennis* y el palomo salvaje norteamericano *Ectopistes migratorius* se extinguieron y muchas otras especies quedaron muy reducidas. Actualmente los patos, los gansos y las codornices son perseguidos por varios millones de cazadores en los Estados Unidos, pero existen restricciones legales en lo que se refiere a la estación, número de piezas y método de caza. En la actualidad se están desarrollando métodos encaminados a aumentar el número de estas aves, regulando la caza. Las plumas de las aves, de colores o formas distintivas han sido empleadas durante mucho tiempo como adorno.

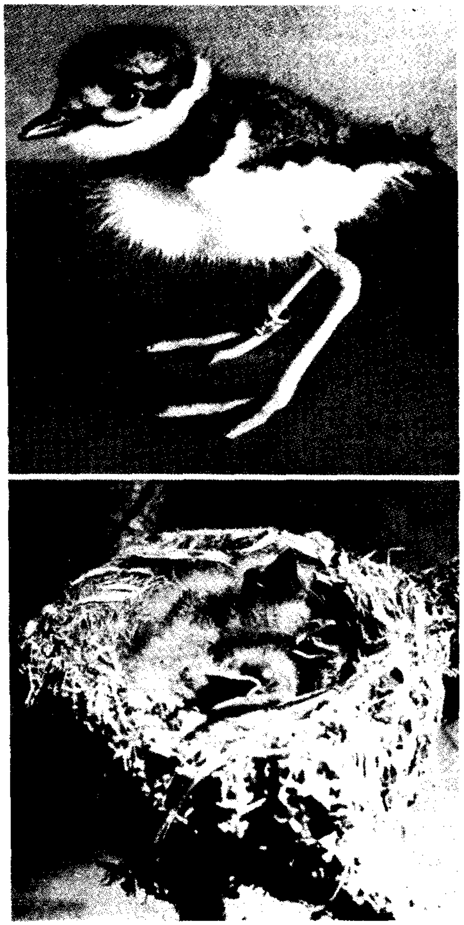


Fig. 33-18 Aves jóvenes. *Arriba:* Individuo joven precoz del chorlitejo culirrojo *(Charadrius vociferus)*, nacido con una cubierta completa de plumón, ojos abiertos y capaz de andar inmediatamente. *Debajo:* Individuo joven altricial de «pewee» de bosque, todavía en el nido algunos días después del nacimiento; el plumón ha crecido, las plumas sólo están saliendo, los ojos están todavía cerrados y los individuos tienen que ser alimentados por los padres. El chorlitejo presenta un diente del huevo blanco sobre el pico; la pata lleva un anillo para identificación. *(Fotografías de T. I. Storer.)*

Los insecticidas a base de hidrocarburo clorado constituyen actualmente una seria amenaza para la vida de las aves, particularmente para aquellas que se encuentran en la cúspide de las cadenas de alimentación (véanse párs. 12-6, 12-7 y 36-8).

Muchas aves pequeñas consumen insectos perjudiciales y semillas de malas hierbas, por lo que constituyen uno de los factores que contribuyen a la reducción de estas plagas. La mayor parte de los halcones y lechuzas se alimentan de roedores, que son perjudiciales a las cosechas; algunos de ellos destruyen gallinas, aves de caza y cantoras, pero sus efectos beneficiosos sobrepasan el daño que causan. Ciertas aves dañan a veces las plantas cultivadas porque se comen las semillas recién sembradas o las plantas jóvenes, las semillas maduras, los frutos y las bayas, o pueden ser los agentes de la dispersión de malas hierbas. Los monocultivos favorecen el desarrollo explosivo de las plagas, incluidas las de ciertas aves tales como los estorninos.

Unas pocas aves son conductoras de enfermedades que pueden ser transmitidas al hombre (encefalitis, ornitosis); el hombre puede ser atacado también por una enfermedad pulmonar fúngica (histoplasmosis) en los lugares donde duermen y se albergan las aves. El hongo es transportado por el polvo de las heces de las aves.

El estudio de las aves con anteojos de campaña o con la cámara fotográfica constituye una sana diversión al aire libre para muchas personas y existen numerosas organizaciones dedicadas a ello. La American Ornithologists Union y la National Audubon Society son las mayores en Norteamérica.

Durante siglos el hombre ha mantenido aves salvajes en jaulas o pajareras. Hasta hace poco este comercio dependía de la captura de aves salvajes adultas o jóvenes, pero actualmente los avicultores crían numerosas especies en cautividad, con lo que ha disminuido la destrucción de las poblaciones salvajes.

La mayor contribución económica de las aves al bienestar del hombre se debe a las aves productores de guano de las islas cercanas a la costa (cormoranes y otras), cuyas heces se recogen como fertilizante, y también a las aves domésticas: gallinas, pavos, patos y gansos, que suministran alimento, huevos y plumas para diversos usos. Otras aves se han domesticado por razones de estética.

33-25 Aves fósiles

Los restos fósiles de las aves son más escasos que los de otros vertebrados terrestres debido a que su esqueleto es delicado, siendo más difícil que se conserve. Las aves derivan de los reptiles, probablemente de los tecodontos bípedos primitivos, que también son los antepasados de los dinosaurios, o de los mismos dinosaurios.

Los restos de aves más antiguos son los de las pizarras del Jurásico superior de las proximidades de Solnhofen, en Baviera, Alemania, que contienen huellas de †*Archaeopteryx* (fig. 33-19). El tamaño es el de un palomo grande con cabeza pequeña, mandíbulas alargadas, con dientes pero sin cubierta córnea, alas con grandes plumas remeras y 3 dedos provistos de uñas; la cola tenía 21 vértebras con un par de plumas laterales en cada segmento. El cuerpo y los muslos estaban cubiertos de plumas y había un collar de plumas en la base del cuello, que era desnudo, igual que la cabeza. Tal vez sólo pudieran planear.

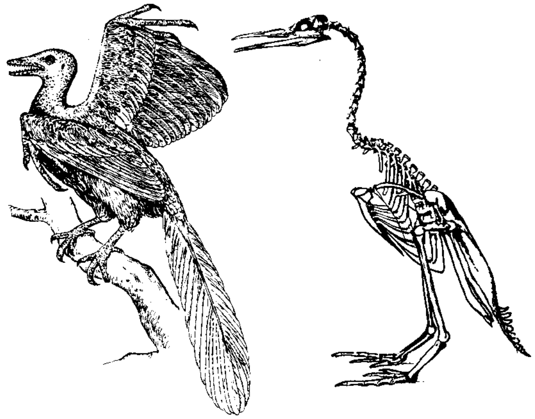


Fig. 33-19 Aves fósiles. *Izquierda:* Reconstrucción del «ave lagarto» del Jurásico *(† Achaeopteryx). Derecha:* Esqueleto de ave con dientes del Cretácico. *(† Hesperornis). (Según Marsh.)*

En el Cretácico vivieron aves con dientes en Kansas y en Montana; †*Hesperornis,* de aproximadamente 1,5 m de longitud, era acuático y no podía volar. †*Ichthyornis* era un ave semejante a un charrán y estaba provisto de dientes. A partir del Terciario (Eoceno) las aves carecen de dientes y se hacen progresivamente modernas en estructura y aspecto. †*Diatryma,* ave terrestre del Eoceno de Wyoming, tenía unos 2 m de altura y un pico enorme, pero sólo rudimentos de alas. Un ave gigante del Mioceno de California *(†Osteodontornis),* que poseía dientes óseos, tenía una envergadura total estimada en 4,5 m. El pájaro más antiguo conocido del orden Paseriformes procede del Eoceno. Se encuentran restos de aves en el Pleistoceno de California, Florida y en otros lugares. Los pozos de asfalto del Rancho La Brea en Los Ángeles, California, han suministrado unas 130 especies, entre ellas †*Teratornis merriami,* un cóndor gigante mayor que cualquiera de los existentes en la actualidad. Un gran miembro de este género hallado en Nevada tiene una envergadura de 5 m o más. Se han hallado unas 1700 especies de aves fósiles, de las cuales 900 aproximadamente están extinguidas.

Clase Aves (Ave

Cuerpo cubierto
res convertidas en
ra el vuelo; extr
posarse o nadar,
más; boca prolo
aves vivientes);
pelvis soldada a
sinsacro, abierto
cámaras; pulmo
siringe en la bas
orina; temperatu
Jurásico Superior

Subclase 1. †**Ar**
ancestrales o ave
con dientes impl
plumas, 3 dedos,
de 13 vértebras
sin pigostilo; Ju
chaeopteryx litho
mo, 4 ejemplares

Subclase 2. Neor
ras. Metacarpian
más largo; 13 o
dinario con pigos
Cretácico a Recie

Superorden A.
Aves con dientes

Orden 1. †*Hes*
mes). Clavícula
ala constituida s
bas mandíbulas
†*Hesperornis,* in
la natación, hast

Orden 2. †*Icti*
Clavículas fusio
bien desarrollada
cico superior †*Ic*

Superorden B. N
cas (sin dientes).

Orden 1. Tina
ces de las pamp

nstrucción del «ave
Derecha: Esqueleto
esperornis). (Según

cabeza pequeña,
pero sin cubier-
s remeras y 3 de-
nía 21 vértebras
n cada segmento.
biertos de plumas
a base del cuello,
eza. Tal vez sólo

con dientes en
nis, de aproxima-
acuático y no po-
e semejante a un
ntes. A partir del
cen de dientes y
nas en estructura
e del Eoceno de
a y un pico enor-
. Un ave gigante
odontornis), que
nvergadura total
antiguo conocido
el Eoceno. Se en-
istoceno de Cali-
Los pozos de as-
Ángeles, Califor-
especies, entre
ndor gigante ma-
tes en la actuali-
énero hallado en
5 m o más. Se
e aves fósiles, de
stán extinguidas.

Clasificación

Clase Aves (Aves).

Cuerpo cubierto de plumas; extremidades anteriores convertidas en alas, de ordinario adaptadas para el vuelo; extremidades posteriores para andar, posarse o nadar, generalmente con 4 dedos, nunca más; boca prolongada en pico, sin diente (en las aves vivientes); cráneo con un cóndilo occipital; pelvis soldada a numerosas vértebras, formando un sinsacro, abierto ventralmente; corazón con cuatro cámaras; pulmones compactos, con sacos aéreos; siringe en la base de la tráquea; sin vejiga de la orina; temperatura del cuerpo regulada; ovíparas; Jurásico Superior a Reciente; 8700 especies.

Subclase 1. †Arqueornites (Archaeornithes). Aves ancestrales o aves «lagarto». Las dos mandíbulas con dientes implantados en alvéolos; las alas con plumas, 3 dedos, todos con una uña; cola con más de 13 vértebras y con pares de plumas laterales; sin pigostilo; Jurásico superior. Una especie, *†Archaeopteryx lithographica,* del tamaño de un palomo, 4 ejemplares (fig. 33-19).

Subclase 2. Neornites (Neornithes). Aves verdaderas. Metacarpianos soldados, el segundo dedo es el más largo; 13 o menos vértebras caudales, de ordinario con pigostilo; esternón con quilla o plano; Cretácico a Reciente.

Superorden A. †Odontognatas (Odontognathae). Aves con dientes del Nuevo Mundo.

Orden 1. †Hesperornitiformes (Hesperornithiformes). Clavícula no fusionada; esternón sin quilla; ala constituida sólo por un húmero vestigial; ambas mandíbulas con dientes; Cretácico superior. *†Hesperornis,* incapaz de volar, especializado para la natación, hasta cerca de 1,5 m de longitud.

Orden 2. †Ictiornitiformes (Ichthyornithiformes). Clavículas fusionadas; esternón con quilla; alas bien desarrolladas; mandíbulas con dientes. Cretácico superior *†Ichthyornis,* semejante a un charrán.

Superorden B. Neognatas (Neognathae). Aves típicas (sin dientes).

Orden 1. Tinamiformes (Tinamiformes). Perdices de las pampas. Alas cortas, redondeadas, funcionales, pero vuelo débil; esternón con quilla; cola muy corta, pigostilo reducido; cáscara de los huevos muy lustrosa; desde el sur de México hasta Sudamérica meridional. *Tinamus, Rhynchotus,* tamaño medio, vuelo directo pero generalmente corren; se cazan. 60 cm.

Orden 2. Reiformes (Rheiformes). Ñandúes. Sin vuelo; terrestres; alas reducidas; coracoides y escápula pequeños; esternón sin quilla; tres dedos dirigidos hacia adelante en cada pie; cabeza y cuello parcialmente cubiertos de plumas; las plumas carecen de raquis secundario; Mioceno a Reciente; América del Sur. *Rhea,* ñandú, hasta 2,22 m de altura, en terrenos abiertos.

Orden 3. Estrucioniformes (Struthioniformes). Avestruces. No vuelan; terrestres; alas reducidas; coracoides y escápula pequeños, generalmente fusionados; esternón sin quilla; con sínfisis púbica (único caso en las aves); pigostilo muy pequeño; sólo dos dedos (tercero y cuarto) en cada pata; cabeza, cuello y patas con plumas muy esparcidas; plumas sin raquis secundario; Mioceno a Reciente; África y Arabia. *Struthio camelus,* avestruz, la mayor ave viviente, de 2,2 m de altura y un peso de 35 kg o más; habita en las áreas áridas, en manadas de tres a veinte; omnívoros; al anidar, cada macho defiente a cuatro o cinco hembras que ponen hasta treinta huevos en un nido, el macho suele incubar de noche, las hembras de día; jóvenes precoces; antes las mujeres empleaban las plumas de los adultos como adorno, arrancadas de aves vivas en granjas de África.

Orden 4. Casuariformes (Casuariiformes). Casuarios emúes. No vuelan; terrestres; alas reducidas; coracoides y escápula pequeños; esternón sin quilla; 3 dedos dirigidos hacia adelante en cada pie; alas pequeñas; cuello y cuerpo densamente plumosos; plumas con raquis secundario casi igual al raquis; jóvenes precoces; Plioceno a Reciente; Australia, Nueva Guinea: *Dromaeus,* emú, hasta 1,5 m de altura, en regiones de bosques poco densos. Nueva Guinea e islas próximas; *Casuarius,* casuario, más de 1,5 m de altura, piel desnuda en la cabeza y el cuello, un casco en forma de yelmo en la cabeza, en los bosques, nocturnos.

Orden 5. †Epiornitiformes (Aepyornithiformes). Aves elefante. No vuelan; terrestres; esternón corto, ancho, sin quilla; alas vestigiales; 4 dedos; Reciente, pero extinguidas hace varios siglos; Madagascar. †*Aepyornis,* 9 especies, unos 3 m de altura; huevos de 24 por 33 cm, son los mayores huevos conocidos.

Orden 6. Dinornitiformes (Dinornithiformes). Moas y kiwis.

Suborden A. †Dinornites (Dinornithes). Moas. No vuelan; terrestres, esternón reducido y sin quilla; coracoides, escápula y huesos del ala reducidos o ausentes; extremidades posteriores macizas, con 3 o 4 dedos; plumas con raquis secundario grande; Reciente, pero extinguidas hace varios siglos; Nueva Zelanda; más de 3 m de altura y unos 450 kg de peso; huevos de hasta 14 por 19 cm. †*Dinornis,* 8 especies; †*Anomalopteryx,* 20 especies.

Suborden B. Aptérigues (Apteryges). Kiwis. No vuelan; terrestres; pico largo y delgado, con las aberturas nasales en el extremo; alas degeneradas húmero vestigial, sólo un dedo, sin plumas remeras); esternón sin quilla; 4 dedos, plumaje del cuerpo velloso, parecido a pelo, sin raquis secundario; Nueva Zelanda. *Apteryx,* kiwi (figura 33-20), varias especies, en su mayor parte de menos de 60 cm de longitud; nocturnas; omnívoras; anidan en madrigueras, uno o dos huevos de hasta 8 por 13 cm.

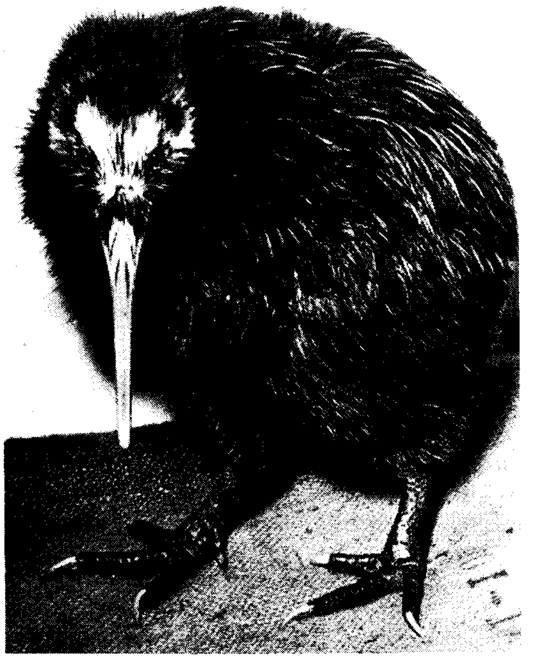


Fig. 33-20 Kiwi (*Apteryx,* orden DINORNITIFORMES), alas vestigiales, plumaje semejante a pelo; nativo de Nueva Zelanda. *(Foto de San Diego Zoological Society.)*

Orden 7. Podicipediformes (Podicipediformes). Somormujos y zampullines. La cola es un penacho de plumas parecidas a plumón; las patas muy atrás en el cuerpo; rótula grande; tarso comprimido; pies lobulados; en aguas dulces tranquilas, algunos en bahías o en costas oceánicas; adaptados a bucear, «como un disparo»; se alimentan de pequeños animales acuáticos y algunas de materias vegetales. *Podiceps auritus,* zampullín cuellirrojo; *Podilymbus podiceps,* zampullín piconegro.

Orden 8. Esfenisciformes (Sphenisciformes). Pájaros bobos. Sin alas; miembros anteriores («alas») en forma de pala, huesos muy comprimidos; tarsometatarso incompletamente fusionado; 4 dedos (el primero pequeño), todos dirigidos hacia adelante y hacia fuera, pies con membrana interdigital; plumas pequeñas, parecidas a escamas, que cubren densamente todo el cuerpo (sin apterios); gruesa capa de grasa debajo de la piel; se mantiene erguido sobre los tarsos; son hábiles buceadores y nadan mediante movimientos de los miembros anteriores; anidan en colonias en islas rocosas o en el hielo; océanos antárticos hacia el norte hasta las Galápagos; gregarios; 17 especies (fig. 33-21). *Aptenodytes forsteri,* pájaro bobo emperador, habita en las costas de la Antártida; hasta 1,22 m de altura; otras especies son más pequeñas.

Orden 9. Procelariformes (Procellariiformes). Albatros, petreles, fulmares y pardelas. Orificios nasales tubulares; cubierta córnea del pico compuesta por varias piezas; cráneo con grandes glándulas nasales; dedo posterior rudimentario o ausente (petreles buceadores); plumaje compacto de textura «aceitosa»; alas largas, estrechas; los recién nacidos con plumón; sólo marinos, suelen anidar en islas.

DIOMEDEIDOS (DIOMEDEIDAE). Albatros. Generalmente grandes y en los mares antárticos, a menudo siguen a los barcos en el mar. *Diomedea exulans,* albatros viajero, envergadura de las alas de más de 3 metros.

PROCELÁRIDOS (PROCELLARIIDAE). Aves de alta mar del tamaño de gaviotas. *Puffinus,* pardelas.

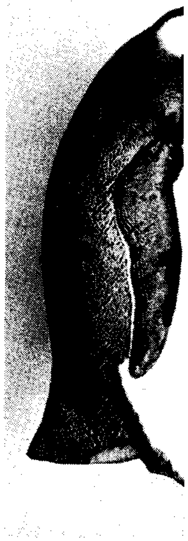


Fig. 33-21 Pájaros bo
alas en forma de pal
volar; propio del hen
Zoological Park.)

HIDROBÁTIDOS (HY
ños, pequeños, anid

Orden 10. Pelic
cluye los pelícanos,
dedos incluidos en
nasales vestigiales
llo (excepto en los
mentan de peces;
mente; desnudos c
PELICÁNIDOS (PE
pesado, pico de 45
hynchos, pelícano
tinentales del oest
para sacar los pece
cano pardo, a lo l
del Golfo y de Cali
vulgar, y *P. crispu*
sudoriental.
FALACROCORÁCIDO
moranes. *Phalacroc*
mente de distribuci
Norteamérica y Eu
marinos, islas, algu
árboles; cuerpo al
pescan buceando;
coger peces (con un

teryx, kiwi (figura
ıayor parte de me-
ɔcturnas; omnívo-
uno o dos huevos

Podicipediformes).
ola es un penacho
as patas muy atrás
arso comprimido;
s tranquilas, algu-
ıicas; adaptados a
alimentan de pe-
gunas de materias
npullín cuellirrojo;
piconegro.

ienisciformes). Pá-
anteriores («alas»)
ɔmprimidos; tarso-
ınado; 4 dedos (el
los hacia adelante
a interdigital; plu-
amas, que cubren
apterios); gruesa
se mantiene ergui-
buceadores y na-
miembros anterio-
ıs rocosas o en el
el norte hasta las
es (fig. 33-21). *Ap-*
emperador, habita
asta 1,22 m de al-
ueñas.

cellariiformes). Al-
lelas. Orificios na-
del pico compuesta
grandes glándulas
ario o ausente (pe-
npacto de textura
as; los recién na-
, suelen anidar en

Albatros. General-
ntárticos, a menu-
ar. *Diomedea exu-*
ıra de las alas de

ıE). Aves de alta
Puffinus, pardelas.

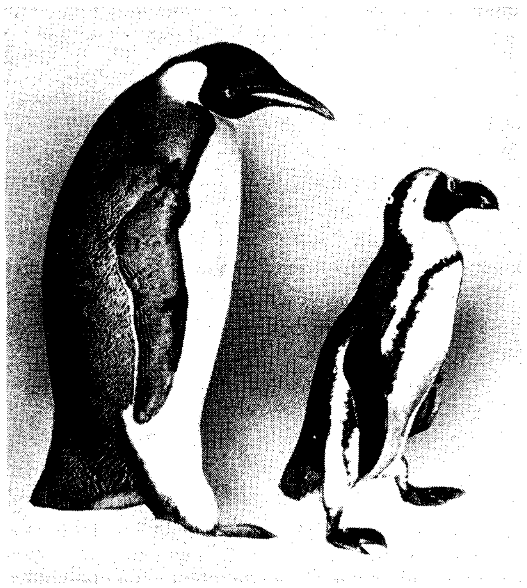


Fig. 33-21 Pájaros bobos (orden ESFENISCIFORMES). Las alas en forma de paletas sirven para nadar, pero no para volar; propio del hemisferio sur. *(Fotografía de National Zoological Park.)*

HIDROBÁTIDOS (HYDROBATIDAE). *Oceanodroma,* paíños, pequeños, anidan en grietas o galerías.

Orden 10. Pelicaniformes (Pelecaniformes). Incluye los pelícanos, cormoranes y alcatraces. Los 4 dedos incluidos en la membrana del pie; orificios nasales vestigiales o ausentes; una bolsa en el cuello (excepto en los tropicales); acuáticos; se alimentan de peces; de ordinario anidan colonialmente; desnudos cuando nacen.

PELICÁNIDOS (PELECANIDAE). Pelícanos. Cuerpo pesado, pico de 45 cm de largo. *Pelecanus erythrorhynchos,* pelícano blanco, en las aguas dulces continentales del oeste americano; utilizan la bolsa para sacar los peces del agua; *P. occidentalis,* pelícano pardo, a lo largo de la costa de los estados del Golfo y de California; *P. onocrotalus,* pelícano vulgar, y *P. crispus,* pelícano ceñudo, de Europa sudoriental.

FALACROCORÁCIDOS (PHALACROCORACIDAE). Cormoranes. *Phalacrocorax,* muchas especies, prácticamente de distribución mundial, en ambas costas de Norteamérica y Europa, anida en los acantilados marinos, islas, algunas aguas continentales y en los árboles; cuerpo alargado con una bolsa pequeña, pescan buceando; los orientales los emplean para coger peces (con un anillo en el cuello).

SÚLIDOS (SULIDAE). Alcatraces y piqueros. *Sula,* aves tropicales; *Morus bassanus.* alcatraz.

FREGÁTIDOS (FREGATIDAE). *Fregata,* rabihorcados. Depredadores veloces de los mares tropicales.

Orden 11. Anseriformes (Anseriformes). Patos, gansos y cisnes. Pico ensanchado, con una epidermis blanda cornificada que contiene numerosas terminaciones nerviosas dentro de fositas sensitivas, con una «uña» o caperuza más dura en el extremo; bordes del pico con numerosas arrugas transversales córneas (láminas); lengua carnosa; patas cortas; pies con membranas interdigitales; la cola de ordinario corta, formada por muchas plumas; nidos tapizados con plumón; huevos lisos, sin manchas; los jóvenes tienen plumón y son precoces al nacer; de distribución mundial; más de 200 especies; muy apreciados para la caza y como alimento; muchos se crían en cautividad (fig. 33-22).

ANÍMIDOS (ANHIMIDAE). En América del Sur, pico largo y delgado, pies sin membranas interdigitales. *Anhima (Palamedea),* chajá.

ANÁTIDOS (ANATIDAE). Patos nadadores (no bucean para comer): *Anas platyrhynchos,* ánade real; *Anas acuta,* ánade rabudo; cercetas, patos cuchara, etc. Patos buceadores (más a menudo en aguas saladas): *Aythya valisineria, A. americana* porrones, negrones, eiders. Gansos (cuello más largo): *Branta canadensis,* barnacla canadiense, con varias subespecies; *Chen hyperborea,* ánsar nival; *Anser albifrons,* ánsar careto grande. Cisnes (cuello muy largo): *Olor columbianus,* cisne silbón, inverna en los Estados Unidos y en algunos lugares de Europa.

Orden 12. Ciconiformes (Ciconiiformes). Garzas, cigüeñas, ibis y flamencos. Aves zancudas de cuello y patas largas, con plumas de adorno (garzas),

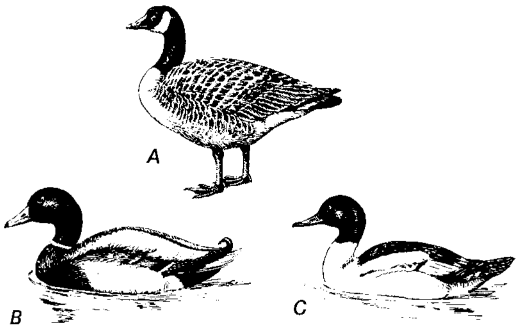


Fig. 33-22 Orden ANSERIFORMES, *A.* Barnacla canadiense *(Branta canadensis) B.* Ánade real *(Anas platyrhynchos). C.* Serreta grande *(Mergus merganser).*

áreas desnudas en la cabeza (cigüeñas) o pico muy curvo en la parte media (flamencos); membrana interdigital pequeña o sin ella (excepto en los flamencos); recién nacidos desnudos (excepto los flamencos); principalmente tropicales y subtropicales, de ordinario cerca del agua; se alimentan principalmente de peces y de otros animales acuáticos; muchos anidan en los árboles, en colonias.

ARDEIDOS (ARDEIDAE). Garzas y Avetoros. *Ardea herodias*, gran garza azul (fig. 33-23); *Butorides virescens*, garza verde; *Nycticorax*, martinete; *Casmerodius albus*, garceta americana y *Egretta thula*, garceta nival, ambas con plumaje blanco puro y con plumas nupciales en el dorso (aigrettes) en la estación de cría.

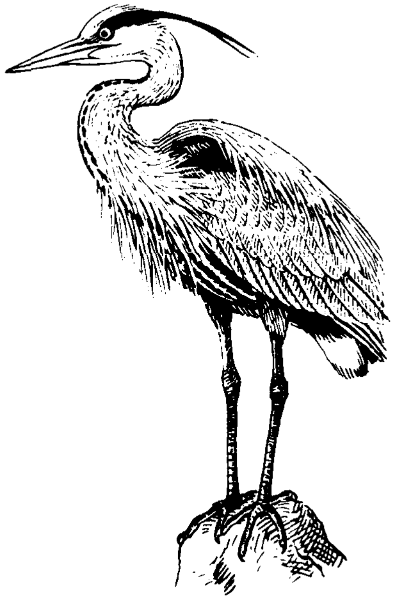


Fig. 33-23 Orden CICONIFORMES. Gran garza azul *(Ardea herodias)*; **altura de aproximadamente 1,20 m.**

FENICOPTÉRIDOS (PHOENICOPTERIDAE). *Phoenicopterus ruber*, flamenco, Brasil a Florida Keys, en áreas muy restringidas de Europa, mandíbulas curvadas, que forman una caja con los bordes aserrados, comen con la cabeza invertida filtrando pequeños animales del agua; anidan en densas colonias, ponen los huevos sobre montículos cilíndricos de barro. A veces agrupados en un orden aparte.

Orden 13. Falconiformes (Falconiformes). Buitres, milanos, halcones, gavilanes y águilas (figura 33-24). Pico robusto, con el extremo ganchudo, con piel blanda desnuda (cera) en la base; mandíbulas de bordes cortantes; patas usualmente adaptadas para agarrar, con uñas curvas y cortantes; depredadores, activos durante el día; vuelo potente, en algunos rápido; se alimentan de vertebrados y animales menores. Devoradores de carroñas: *Cathartes aura*, ratonero americano, con la cabeza roja y desnuda; *Coragyps atratus*, buitre negro, principalmente en el sudeste de los EE.UU., por el sur hasta Argentina, cabeza negra; *Gymnogyps californianus*, cóndor de California, cabeza amarilla, envergadura de 2,7 m, local en el sur de California. Cazadores de aves: *Accipiter cooperi*, gavilán de Cooper; *Accipiter gentilis*, azor. Tipos de alas anchas que se alimentan principalmente de roedores: *Buteo jamaicensis*, ratonero de cola roja; *Aquila chrysaetos*, águila real. Devoradores de pescado.

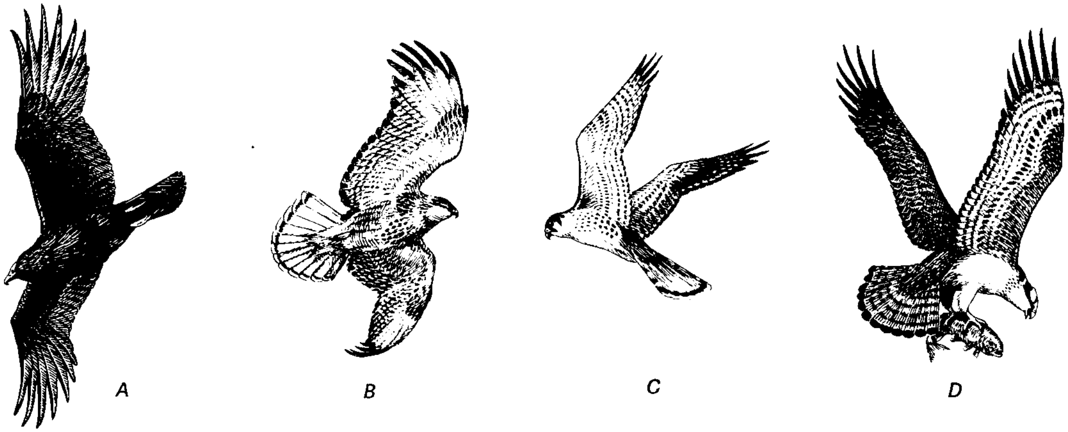


Fig. 33-24 Orden FALCONIFORMES. *A.* Ratonero americano, envergadura hasta 2 m. *B.* Ratonero de cola roja, envergadura de 1,20 a 1,30 m. *C.* Gavilán, longitud de 22 a 30 cm. *D.* Águila pescadora, envergadura hasta 2 m.

Haliaeetus leucoc
de los Estados U
estrechas, princip
abierto: *Falco pe*
en cetrería; *F. s*
dental en Europa
sectos.

Orden 14. Galli
gallos de monte,
pavos. Pico corto
pies generalmente
los recién nacidos
aves de tierras a
rias especies dor
y habitan en el s
también anidan;
materias vegetales

OPISTOCÓMIDOS
mus hoazin, hoaz
rica del Sur, que
los individuos jóv
meros dedos del
trepar, hasta qu
mas del ala.

MEGAPÓDIDOS (
tralia e islas del
el suelo y/o entre
ces, pueden volar
ocellata, sur de
donde deposita lo
ción o el añadid
con la ayuda de
mi, costa oriental

FAISÁNIDOS (PH
y faisanes. *Bonas*
hojas anchas; *De*
gopus, perdices ni
en invierno se vu
llo de monte; *C*
artemisias del oes
perdiz europea o
las regiones de p
dos Unidos y Ca
de Virginia; *Lop*
forniana, de la co
introducidos en
cus, faisán vulgar;
nario de la India;
domésticas. *Melea*
de Norteamérica h
doméstico.

martinete; *Cas-*
y *Egretta thula,*
blanco puro y
(aigrettes) en la

ɔAE). *Phoenicop-*
lorida Keys, en
mandíbulas cur-
s bordes aserra-
filtrando peque-
densas colonias,
s cilíndricos de
len aparte.

oniformes). Bui-
y águilas (figu-
remo ganchudo,
la base; mandí-
sualmente adap-
vas y cortantes;
ía; vuelo poten-
n de vertebrados
de carroñas: *Ca-*
on la cabeza roja
re negro, princi-
.UU., por el sur
mnogyps califor-
eza amarilla, en-
ur de California.
peri, gavilán de
Tipos de alas an-
nte de roedores:
ola roja; *Aquila*
ores de pescado.

D

atonero
pesca-

Haliaeetus leucocephalus, águila calva, el emblema de los Estados Unidos. Cazadores rápidos de alas estrechas, principalmente de otras aves y en campo abierto: *Falco peregrinus,* halcón común, empleado en cetrería; *F. sparverius,* cernícalo yanqui, accidental en Europa se alimenta principalmente de insectos.

Orden 14. Galliformes (Galliformes). Incluye los gallos de monte, las codornices, los faisanes y los pavos. Pico corto; plumas con raquis secundario; pies generalmente adaptados a escarbar y a correr; los recién nacidos cubiertos de plumón y precoces; aves de tierras altas apreciadas para la caza, varias especies domesticadas, muchas son gregarias y habitan en el suelo, en grandes números, donde también anidan; se alimentan principalmente de materias vegetales (fig. 33-25).

Opistocómidos (Opisthocomidae). *Opisthocomus hoazin,* hoazin, una especie peculiar de América del Sur, que vive en los árboles y come hojas; los individuos jóvenes poseen uñas en los dos primeros dedos del ala, que son utilizadas para trepar, hasta que se han desarrollado las plumas del ala.

Megapódidos (Megapodidae). Megápodos, Australia e islas del Pacífico; entierran los huevos en el suelo y/o entre restos vegetales; jóvenes precoces, pueden volar pronto después de nacer; *Leipoa ocellata,* sur de Australia, temperatura del lugar donde deposita los huevos regulada por la eliminación o el añadido de una cubierta de materiales con la ayuda de sus anchas patas; *Alectura lathami,* costa oriental de Australia.

Faisánidos (Phasianidae). Perdices, codornices y faisanes. *Bonasa umbellus,* en los bosques de hojas anchas; *Dendragapus,* en las coníferas; *Lagopus,* perdices nivales, en el norte hasta el ártico, en invierno se vuelven blancas; *Tympanuchus,* gallo de monte; *Centrocercus urophasianus,* en las artemisias del oeste de los EE.UU. *Perdix perdix,* perdiz europea o húngara, introducida con éxito en las regiones de praderas del noroeste de los Estados Unidos y Canadá; *Colinus virginianus,* colín de Virginia; *Lophortyx californicus,* codorniz californiana, de la costa del Pacífico. Propios de Asia, introducidos en muchas partes: *Phasianus colchicus,* faisán vulgar; *Pavo cristatus,* pavo real, originario de la India; *Gallus,* gallo salvaje y gallinas domésticas. *Meleagris gallopavo,* pavo salvaje, este de Norteamérica hasta la meseta mexicana, también doméstico.

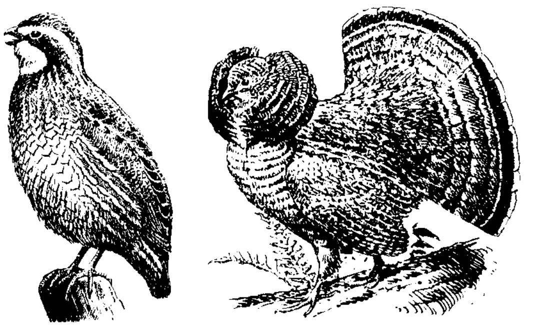


Fig. 33-25 Orden GALLIFORMES. Dos importantes aves de caza norteamericanas de tierras altas. Colín de Virginia *(Colinus virginianus),* hasta 25 cm de longitud. Gallo de monte *(Bonasa umbellus),* de 40 a 48 cm de longitud. *(De Pennsylvania Game News.)*

Orden 15. Gruiformes (Gruiformes). Incluye las grullas, rascones y fochas. Plumas con raquis secundario; de tamaño grande y muy voladoras, en los pantanos abiertos o en las praderas (grullas) o de tamaño mediano o pequeño, de vuelo débil (a veces no vuelan) y habitantes tímidos de los pantanos (rascones); jóvenes precoces.

Rálidos (Rallidae). Incluye los rascones y las fochas. Tamaño de un pollo o menor, cuello y patas medianas. *Rallus,* rascones, cuerpo comprimido, viven en los pantanos, se deslizan rápidamente entre la vegetación; *Fulica americana,* focha americana, con los pies lobulados, común en los estanques, donde nada y bucea, en gran parte de Norteamérica, accidental en Europa; *Gallinula,* polla de agua, dedos alargados, empleados para andar sobre los cojinetes de lirios, en los estanques.

Gruidos (Gruidae). Grullas. Algunos tienen la piel desnuda alrededor de la cabeza; patas y cuello largos; todos los continentes, excepto América del Sur. *Grus canadensis,* grulla canadiense, alta, de color gris, anida en la zona templada de América del Norte, a menudo forma bandadas en los pantanos, en invierno; accidental en Europa.

†Diatrímidos (Diatrymidae). Grandes, no vuelan, alas atrofiadas; pico enorme; 4 dedos en cada pata. Eoceno del oeste de los Estados Unidos y Europa. †*Diatryma.*

Orden 16. Caradriformes (Charadriiformes). Incluye las limícolas, las gaviotas y las alcas. Los dedos suelen poseer membranas interdigitales por lo menos en la base; plumaje denso y fuerte; de patas largas (limícolas), alas potentes (gaviotas) o con sólo 3 dedos y patas situadas muy hacia atrás del cuerpo (alcas); huevos muy manchados; la mayor parte de las especies con jóvenes precoces.

CARÁDRIDOS (CHARADRIIDAE), ESCOLOPÁCIDOS (SCOLOPACIDAE), etc. Limícolas. En playas marinas o en llanos inundados en el interior, excavan para recoger alimento en la arena, en el barro o en aguas someras; muchas anidan en las regiones árticas y emigran hacia el sur para pasar el invierno; antes se cazaban para venderlas. *Charadrius vociferus,* chorlitejo culirrojo (fig. 33-26), divagante en Europa desde Norteamérica, sobre todo en otoño e invierno. *Philohela minor,* chocha perdiz americana, en los bosques de los Estados orientales de los EE.UU.; *Gallinago,* agachadiza, en lugares pantanosos; *Calidris,* correlimos.

LÁRIDOS (LARIDAE). Gaviotas y golondrinas de mar. En las costas y en aguas del interior; extendidas por todo el mundo; de alas largas y generalmente con el dorso gris, blancas debajo. *Sterna,* golondrinas de mar, pescan activamente sobre el agua, sumergiéndose para capturar la presa; *Larus,* gaviotas, se alimentan de animales acuáticos en las aguas superficiales o en la costa y en los desperdicios de los puertos.

ALCIDOS (ALCIDAE). Incluye las alcas, los araos y los frailecillos. Vuelo rápido, directo; nadan y bucean con rapidez, «vuelan» debajo del agua; anidan en densas colonias en los acantilados marinos o en galerías, cada pareja cría un huevo (o dos); en las costas marinas del hemisferio norte. *Pinguinus (Plautus) impennis,* 61 cm de altura, costas del Atlántico norte, llegan hasta Massachusetts en el sur, extinguidos desde 1844; *Uria aalge,* arao común, antes se recogían sus huevos para venderlos; *Fratercula,* frailecillo.

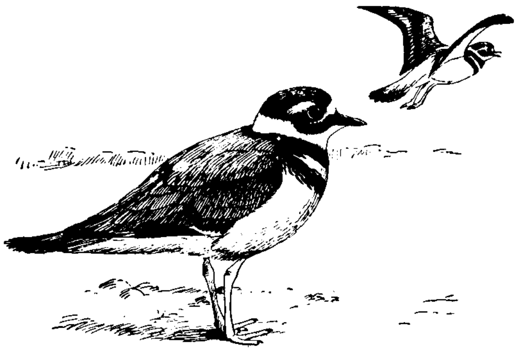


Fig. 33-26 Chorlitejo culirrojo *(Charadrius vociferus),* **orden CARADRIFORMES, 28 cm de longitud.** Un ave costera común, a menudo en las aguas del interior. *(Según Hoffmann, Birds of the Pacific States, Houghton Mifflin Co.)*

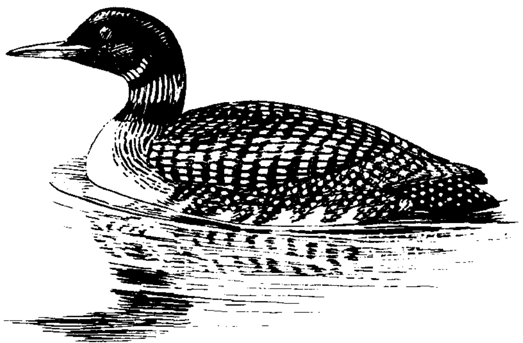


Fig. 33-27 Colimbo grande *(Gavia immer,* **orden GAVIIFORMES); de 71 a 91 cm de longitud; estrictamente acuático; propio del hemisferio norte.**

Orden 17. Gaviiformes (Gaviiformes). Colimbos. Patas cortas, en el extremo del cuerpo; membranas interdigitales; rótula reducida; cola con 18 a 20 plumas cortadas y rígidas, vuelo rápido, directo, adaptado a bucear; se alimentan de peces; parte norte del hemisferio norte; 4 especies. *Gavia immer,* colimbo grande (fig. 33-27).

Orden 18. Columbiformes (Columbiformes). Palomas y tórtolas. Pico generalmente corto y delgado, con una piel blanda y gruesa (cera) en la base; los tarsos suelen ser más cortos que los dedos; buche grande, produce la «leche de palomo» para alimentar a los pequeños; los huevos sin manchas, de ordinario blancos; recién nacidos desnudos; distribuidos por todo el mundo.

COLÚMBIDOS (COLUMBIDAE). Extendidas por la mayor parte de Europa: *Columba palumbus,* paloma torcaz, y *C. oenas,* paloma zurita, se presentan casi en cualquier parte; *Streptopelia turtur,* tórtola, en campo abierto con matorral, pequeños bosques; *Columba fasciata,* paloma de cola listada, regiones boscosas de la costa del Pacífico; *Ectopistes migratorius,* paloma de paso, antes en las regiones boscosas del este de Norteamérica, se cazó en gran cantidad para venderla, extinguida desde 1900; *Zenaidura macroura,* en todos los Estados Unidos (fig. 33-28*A*).

Orden 19. Psitaciformes (Psittaciformes). Loros. Pico robusto, estrecho, de bordes cortantes y con el extremo ganchudo; mandíbula superior móvil sobre el hueso frontal del cráneo; pico con cera blanda, a menudo con plumas; 2 dedos delante y 2 detrás, el dedo posterior externo no reversible; pies adaptados para agarrar; plumaje brillante, ver-

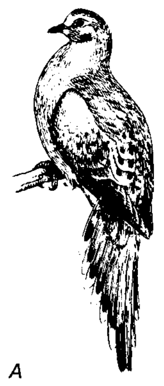
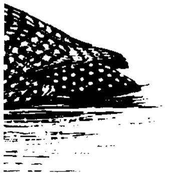


Fig. 33-28 *A.* La palc
orden COLUMBIFORMI
mente. *B.* Chotacabras
PRIMULGIFORMES), lo

de, azul, amarillo
países tropicales o
y con voz fuerte;
frutas. *Rhynchopsi*
grueso, México has
sis carolinensis, per
tes hasta Wisconsin

Orden 20. Cucul
etc. Dos dedos dirig
atrás, el dedo poste
adaptados para aga
do; numerosos cuc
sitos, la hembra pc
otras aves pequeñas
los cucos jóvenes s
pietarios legítimos.
Cuculus canorus, cu
tizales con matorra
C. saturatus, cuco o
abierto con arbust
parte de Iberia, s
norte de África; los
Coccyzus, cuco piq
de Europa occident
lifornianus, Kansas
patas y cola larga.

Orden 21. Estrig
zas y búhos. De dist
de y redondeada;
adelante, situados e
mas radiales; abert



ımer, orden GAVII-
estrictamente acuá-

ırmes). Colimbos.
;uerpo; membra-
ı; cola con 18 a
o rápido, directo,
de peces; parte
ɔecies. *Gavia im-*

umbiformes). Pa-
ıte corto y delga-
cera) en la base;
ue los dedos; bu-
le palomo» para
vos sin manchas,
acidos desnudos;

xtendidas por la
ı palumbus, palo-
rita, se presentan
elia turtur, tórto-
al, pequeños bos-
de cola listada,
Pacífico; *Ectopis-*
antes en las re-
eamérica, se cazó
extinguida desde
odos los Estados

ıciformes). Loros.
s cortantes y con
a superior móvil
o; pico con cera
2 dedos delante
rno no reversible;
naje brillante, ver-

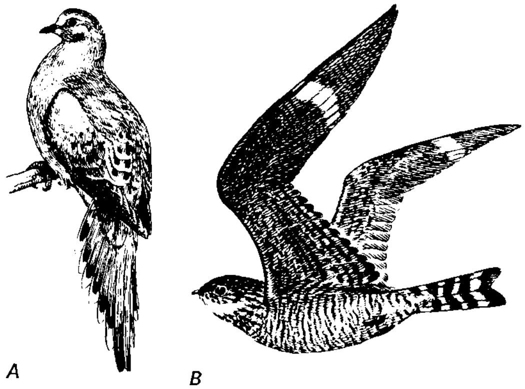


Fig. 33-28 *A.* La paloma americana *(Zenaidura macroura,* orden COLUMBIFORMES), longitud de 30 cm aproximadamente. *B.* Chotacabras yanqui *(Chordeiles minor,* orden CAPRIMULGIFORMES), longitud 21 cm.

de, azul, amarillo o rojo; en los bosques de los países tropicales o subtropicales, muchos gregarios y con voz fuerte; se alimentan principalmente de frutas. *Rhynchopsitta pachyrhyncha,* loro de pico grueso, México hasta el sur de Arizona; *Conuropsis carolinensis,* periquito de Carolina, pequeño, antes hasta Wisconsin y Colorado, extinguido.

Orden 20. Cuculiformes (Cuculiformes). Cucos, etc. Dos dedos dirigidos hacia adelante y dos hacia atrás, el dedo posterior externo reversible; pies no adaptados para agarrar; cola larga; pico moderado; numerosos cucos del Viejo Mundo son parásitos, la hembra pone los huevos en los nidos de otras aves pequeñas para que los incuben y críen; los cucos jóvenes suelen echar del nido a sus propietarios legítimos. Tres especies crían en Europa: *Cuculus canorus,* cuco, en linderos de bosques, pastizales con matorral, eriales, etc. de toda Europa; *C. saturatus,* cuco oriental, en los bosques y campo abierto con arbustos y árboles aislados de gran parte de Iberia, sudeste de Francia, Turquía y norte de África; los dos cucos norteamericanos son *Coccyzus,* cuco piquigualdo, visitante otoñal raro de Europa occidental, no parásito y *Geococcyx californianus,* Kansas a Texas y California, terrestres, patas y cola larga.

Orden 21. Estrigiformes (Strigiformes). Lechuzas y búhos. De distribución mundial. Cabeza grande y redondeada; ojos grandes y dirigidos hacia adelante, situados en el centro de un disco de plumas radiales; abertura auditiva grande, a menudo con un repliegue que la cubre, a veces asimétrica en cuanto a tamaño y posición; pico corto; pies adaptados para agarrar; uñas afiladas; plumaje blando y laxo; huevos blancos; recién nacidos cubiertos de plumón; principalmente activos durante la noche; se esconden de día en cavidades naturales; se alimentan especialmente de vertebrados terrestres, principalmente mamíferos, algunas aves y artrópodos. *Tyto alba,* lechuza común (fig. 33-29); *Bubo virginianus,* búho de Virginia; *Otus asio,* búho chico; *Nyctea scandiaca,* búho nival, en el Ártico parte de Escandinavia e Islandia, a veces invade el norte de Europa y los EE.UU. en invierno; *Speotyto cunicularia,* «lechuza minadora», habita en madrigueras excavadas en el suelo por las ardillas, etc., y a veces excava una galería propia.

Orden 22. Caprimulgiformes (Caprimulgiformes). Chotacabras. Pico pequeño y delicado, pero la boca ancha y rodeada de largas plumas parecidas a cerdas (sin ellas en el chotacabras yanqui, *Chordeiles minor*); patas pequeñas y débiles, no aptas para agarrar; plumaje blando y laxo; activos principalmente al anochecer y durante la noche, se alimentan de insectos nocturnos capturados en el aire. En Europa crían dos especies: *Caprimulgus europaeus,* chotacabras gris, en campo abierto con matorral de toda Europa, excepto Islandia y norte de Escandinavia; *C. ruficollis,* chotacabras pardo, mayor, en bosques de pinos, etc., de gran parte de Iberia y norte de África; las formas norteamericanas no construyen nidos. *Caprimulgus vociferus,* bosques del este de los Estados Unidos; *Phalaenoptilus*

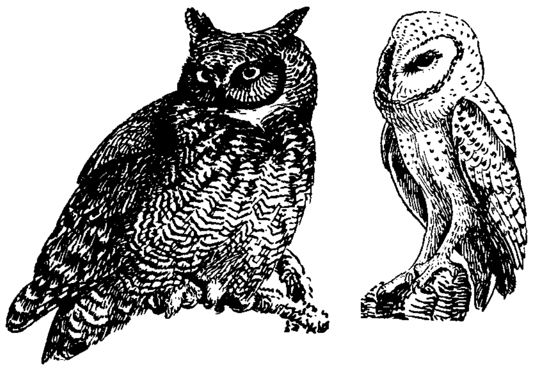


Fig. 33-29 Orden ESTRIGIFORMES. Búho de Virginia *(Bubo virginianus),* de 46 a 58 cm de longitud. Lechuza *(Tyto alba),* de 38 a 53 cm de longitud. *(Según Grinnell y Storer, Animal life in the Yosemite.)*

nuttalii, áreas de matorral del oeste de los Estados Unidos, reclamo de dos sílabas; ambos buscan el alimento cerca del suelo; *Chordeiles minor,* chotacabras yanqui, suelen buscar el alimento a bastante altura, en el aire, accidental en Europa (figura 33-28*B*).

Orden 23. Apodiformes (Apodiformes). Vencejos y pájaros mosca. Tamaño generalmente pequeño; patas muy cortas y pies muy pequeños; alas puntiagudas; pico pequeño y débil (vencejos) o alargado con una larga lengua tubular (pájaros mosca); huevos blancos; activos durante el día, capturan el alimento mientras vuelan; principalmente tropicales.

Apódidos (Apodidae). Vencejos. Nidos en las cavidades de las rocas o árboles, cementados con una secreción salival; se utilizan en Oriente para preparar la «sopa de nidos de ave»; unas 70 especies, 4 especies crían en Europa. *Apus apus,* vencejo común, es el más extendido por Europa. 4 en los Estados Unidos. *Chaetura pelagica,* vencejo de chimenea, este de Norteamérica.

Troquílidos (Trochilidae). Pájaros mosca (figura 33-30*A*). Sólo en el hemisferio occidental, más de 300 especies, principalmente en los trópicos, 15 en los Estados Unidos; entre 5,5 y 21 cm de longitud; plumaje brillante, irisado especialmente en la cabeza y cuello de los machos; se alimentan de néctar, pequeños insectos y arañas que capturan en las flores mediante la lengua protráctil y pico en forma de aguja; nidos pequeños, cuidadosamente tapizados con musgo, algodón y tela de araña; dos huevos, los recién nacidos desnudos, se alimentan por regurgitación. *Archilochus colubris,* pájaro mosca de garganta rubí, Alberta hasta Texas central y hacia el este; otros, principalmente en California y en el este de los EE.UU. *Selasphorus rufus,* pájaro mosca rojo, hasta los 61° de latitud N en Alaska, donde anida.

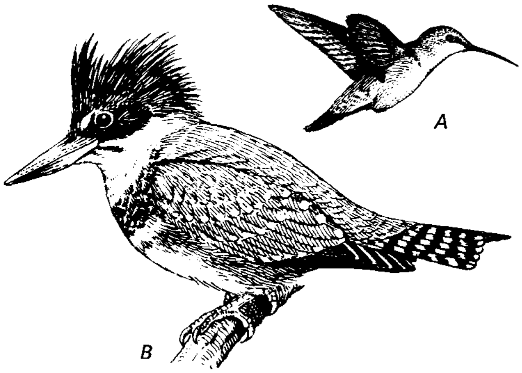


Fig. 33-30 *A.* Pájaro mosca *(Stellula,* orden APODIFORMES), longitud hasta 9 cm. *B.* Martín pescador alción *(Megaceryle alcyon,* orden CORACIFORMES), longitud de 28 a 37 cm.

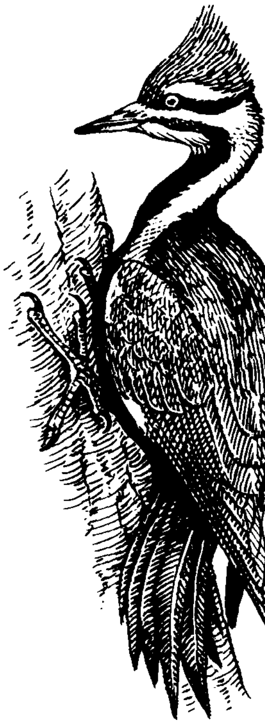


Fig. 33-31 El pico carpintero ***(Dryocopus pileatus,*** **orden PICIFORMES), longitud de 38 a 48 cm, uno de los mayores picos picapinos de las regiones forestales de América del Norte.**

Orden 24. Coliformes (Coliiformes). Aves ratón. Pequeños, de aspecto de pájaro; primer y cuarto dedos reversibles; cola muy larga; gregarios. África. *Colius.*

Orden 25. Trogoniformes (Trogoniformes). Trogones. Tropicales. Pico corto y robusto, con cerdas en la base; patas pequeñas y débiles; plumaje brillante, a menudo verde pero blando y laxo. *Trogon elegans,* trogon de cola cobriza, México y sur de Arizona; *Pharomacrus moccino,* quetzal, América Central, una de las aves más bellas.

Orden 26. Coraciformes (Coraciiformes). Martín pescadores, etc. Tercero y cuarto dedos soldados en la base; pico fuerte; comprende también las carracas, los abejarucos, abubillas, etc., principalmen-

---

te en los trópicos
dor alción (fig. 3
parte de Nortean
los estuarios y co
ces y ranas buce
lerías horizontale
anidar.

Orden 27. Pici
cuellos, tucanes.
Pícidos (Picid
dial, excepto Aus
con los extremos
cido a una lezna;
del extremo, y p
adelante y 2 (o
generalmente en
cos de los árbole
madera, excavan
boles; algunos se
siertos del sudoe
(Dryobates) villo
pubescens, pico
chupasavias, se c
Colaptes, buscan
Dryocopus (fig.
pico carpintero de
bellotas en cavid

Orden 28. Pase
Tres dedos hacia
tados para posarse
nunca reversibles
rias; comprende
nocidos, 4 subórd
pecies.

Fig. 33-3
cas ame
longitud
(Troglod

opus pileatus, orden Pi-
n, uno de los mayores
estales de América del

Alberta hasta Texas
rincipalmente en Ca-
EE.UU. *Selasphorus*
los 61° de latitud N

formes). Aves ratón.
ro; primer y cuarto
rga; gregarios. Áfri-

Trogoniformes). Tro-
robusto, con cerdas
débiles; plumaje bri-
ando y laxo. *Trogon*
za, México y sur de
o, quetzal, América
bellas.

oraciiformes). Martín
arto dedos soldados
rende también las ca-
s, etc., principalmen-

te en los trópicos. *Megaceryle alcyon,* martín pescador alción (fig. 33-30*B*), en las aguas dulces en gran parte de Norteamérica y de Europa, en verano en los estuarios y costas rocosas, captura pequeños peces y ranas buceando desde una rama; excava galerías horizontales en las orillas de los ríos, para anidar.

Orden 27. Piciformes (Piciformes). Picos, torcecuellos, tucanes.

PÍCIDOS (PICIDAE). Picos. De distribución mundial, excepto Australia. Plumas de la cola rígidas, con los extremos puntiagudos; pico robusto, parecido a una lezna; lengua rugosa o con barbas cerca del extremo, y protráctil; 2 dedos dirigidos hacia adelante y 2 (o uno) hacia atrás, no reversibles; generalmente en los bosques, trepan por los troncos de los árboles, buscan insectos y larvas en la madera, excavan cavidades para anidar en los árboles; algunos se hallan sobre los cactos de los desiertos del sudoeste de los EE.UU. *Dendrocopos (Dryobates) villosus,* pico carpintero peludo; *D. pubescens,* pico carpintero velloso; *Sphyrapicus,* chupasavias, se comen el cámbium de los árboles; *Colaptes,* buscan alimento también en el suelo; *Dryocopus* (fig. 33-31), *Melanerpes formicivorus,* pico carpintero de California, almacena numerosas bellotas en cavidades excavadas en los árboles.

Orden 28. Paseriformes (Passeriformes). Pájaros. Tres dedos hacia adelante y uno hacia atrás, adaptados para posarse sobre las ramas de los árboles y nunca reversibles o unidos; alas con 9 o 10 primarias; comprende la mayor parte de los pájaros conocidos, 4 subórdenes, 69 familias, unas 5100 especies.

Familias de Norteamérica, al norte de México y de Europa.

1. *Suborden Tyranni.*
   COTINGIDAE: cotingas.
   TYRANNIDAE: papamoscas americanos.

2. *Suborden Paserinos (Passeres).* «Aves cantoras» (52 familias), se llaman así debido a la estructura de su siringe; muchos emiten bellos cantos, otros son malos cantores, prácticamente todos emiten notas de reclamo. El tamaño varía entre el de un cuervo o corneja y el de un pequeño herrerillo, en todos los ambientes, algunos estrictamente terrestres, la mayor parte en los árboles y arbustos; los mirlos acuáticos *(Cinclus)* nadan y bucean en las corrientes frías de agua dulce, y las golondrinas y papamoscas capturan insectos en el vuelo (fig. 33-32). Suelen construir nidos, algunos complicados, de 3 a 8 huevos, de distintos colores, los recién nacidos, desnudos y ciegos, requieren ser alimentados y cuidados por sus padres antes de independizarse. Alimentación variada, principalmente de pequeño tamaño, muchos estrictamente insectívoros, algunos comen exclusivamente semillas, y otros tienen una dieta mixta. Ejemplos comunes: *Corvus,* cuervo; *Melospiza,* gorrión cantor; *Dendroica,* dendroicas (americano); *Turdus,* tordo (figura 33-1).

ALAUDIDAE: alondras
HIRUNDINIDAE: golondrinas y aviones
LANIIDAE: alcaudones
BOMBYCILLIDAE: ampelis
PTILOGONATIDAE: fainopeplas

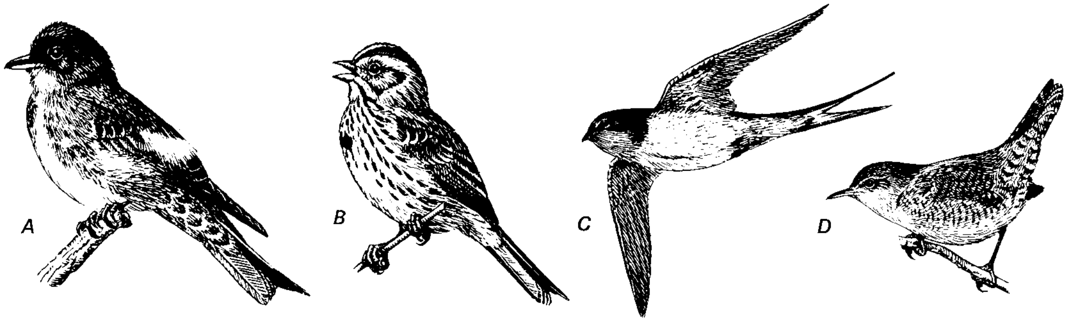


Fig. 33-32 Orden PASERIFORMES. Pájaros pequeños, comunes en América del Norte. *A.* Papamoscas americano *(Nuttallornis borealis),* longitud 19 cm. *B.* Chingolito melodio *(Melospiza melodia),* longitud 17 cm. *C.* Golondrina común *(Hirundo rustica),* longitud 20 cm. *D.* Chochín americano *(Troglodytes aedon),* longitud 13 cm.

MOTACILLIDAE: bisbitas y lavanderas
CINCLIDAE: mirlos acuáticos
TROGLODYTIDAE: chochines
PRUNELLIDAE: acentores
MIMIDAE: pájaros burlones
TURDIDAE: ruiseñores, collalbas, zorzales, etc.
SYLVIIDAE: carriceros, buscarlas, currucas, mosquiteros, etc.
MUSCICAPIDAE: papamoscas
TIMALIIDAE: bigotudos
AEGITHALIDAE: mito
CHAMAEIDAE: *Chamaea fasciata*
CERTHIDAE: agateadores
REMIZIDAE: pájaros moscones
SITTIDAE: trepadores
TICHODROMADIDAE: treparriscos
PARIDAE: carboneros y herrerillos
CORVIDAE: cuervos, urracas, arrendajos, etc.
STURNIDAE: estorninos
PASSERIDAE: gorriones
EMBERIZIDAE: escribanos
FRINGILLIDAE: pinzones, verderones, pardillos, piquituertos, etc.
VIREONIDAE: vireos
PARULIDAE: dendroicas, picafollas
THRAUPIDAE: tángaras
ICTERIDAE: turpiales, chapúes
ORIOLIDAE: oropéndolas

Bibliografía

Numerosas revistas especializadas tratan exclusivamente de aves, siendo las más importantes para Norteamérica las siguientes: *The Auk* (publicada por la American Ornithologists' Union), principalmente trata de aves norteamericanas; *The Condor* (Cooper Ornithological Society), especialmente para el oeste de Norteamérica; *The Wilson Bulletin* (Wilson Ornithological Club), especialmente para el oeste medio; *Audubon Magazine* (National Audubon Society), de divulgación. Se da el nombre científico y vulgar y la distribución geográfica para cada especie y subespecie existente al norte de México en la *Check-list of North American birds,* 1957, 5.ª ed., American Ornithologist's Union, XII + 691 pp. Han sido publicados dos suplementos en *The Auk:* vol. 90, núm. 2, pp. 411-419, y vol. 93, núm. 4, pp. 875-879.

Bellrose, F. C. 1967. Orientation in waterfowl migration. En A. Storm (dir.), Animal orientation and navigation. Corvallis, Oregon State University Press.

Bent, A. C. 1919-1968. Life histories of North American birds. *U.S. National Museum Bulletins* 107-237. Reimpreso por Dover Publications. *Exposición detallada de las costumbres, migración y nidificación de cada especie; numerosas ilustraciones.*

Bruun, B., y **A. Singer.** 1980. Guía de las Aves de España y de Europa. Ed. rev. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. 320 pp., 530 ilus. en color, 465 mapas, 75 dibujos.

Cone, C. D., Jr. 1962. The soaring flight of birds. *Sci. Am.*, vol. 206, núm. 4, pp. 130-140. *El vuelo de remonte ha revelado mucho acerca de la naturaleza de las corrientes de aire.*

Emlen, J. T., y **R. L. Penney.** 1966. The navigation of penguins. *Sci. Am.*, vol. 215, núm. 4, pp. 104-113. *Estudio de la navegación del pájaro bobo de Adelia, un ave que recorre cientos de millas sobre tierras y aguas sin rasgos característicos y vuelve a su lugar de nidificación.*

Emlen, S. T. 1975. The stellar-orientation system of a migratory bird. *Sci. Am.*, vol. 233, núm. 2, pp. 102-111. *El pontífice índigo se orienta por las estrellas, pero necesita otras indicaciones para las migraciones a grandes distancias.*

Farner, D. S., J. R. King, y **K. C. Parkes** (dirs). 1971-1974. Avian biology. Nueva York, Academic Press, Inc. 1971. Vol. 1, XIX + 586 pp. 1972. Vol. 2, XXIII + 612 pp. 1973. Vol. 3, XX + 573 pp. 1974. Vol. 4, XXII + 504 pp.

Frings, H., y **M. Frings.** 1959. The language of crows. *Sci. Am.*, vol. 201, núm. 5, pp. 119-131. *Algunos córvidos cosmopolitas pueden comprender los «lenguajes» de especies emparentadas.*

Gilliard, E. T. 1958. Living birds of the world. Nueva York, Doubleday & Company, Inc. 400 pp. *Estudio general de divulgación con numerosas ilustraciones en color.*

Greenewalt, C. H. 1969. How birds sing *Sci. Am.*, vol. 221, núm. 5, pp. 126-139. *El mecanismo es diferente al de un instrumento de viento o al de voz.*

Harrison, C. 1977. Guía de Campo de los Nidos, Huevos y Polluelos. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 482 pp., 64 láms. en color.

Heinzel, H., R. Fitter, y **J. Parslow.** 1975. Manual de las Aves de España y de Europa, Norte de África y Próximo Oriente. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 320 pp., 585 mapas. ilus.

Hess, E. H. 1972. «Imprinting» in a natural laboratory. *Sci. Am.*, vol. 227, núm. 2, pp. 24-31. *La impresión, mediante la cual los polluelos recién nacidos forman rápidamente un vínculo con sus padres comienza antes de nacer en el ánade real. Los progenitores y los polluelos que aún no han eclosionado responden mutuamente a sus vocalizaciones.*

Keeton, W. T. 1974. The mistery of pigeon homing. *Sci. Am.*, vol. 231, núm. 6, pp. 96-107. *Las palomas poseen más de un sistema para determinar la dirección.*

Konishi, M. 1973. How the owl tracks its prey. *Am. Sci.*, vol. 61, núm. 4, pp. 414-424.

Lack, David. 1966.
York, Oxford U

Lorenz, K. Z. 195
Tomas Y. Crow
posición del c
información so

Marshall, A. J. (d
rative physiolog
Press, Inc. 2 vo
los todos redac
dante bibliograf

Matthews, G. V.
dres, Cambridge
figs.

Peakall, D. B. 197
of birds. *Sci. A*
DDT y otros pe
ingeridos por la
(aves de presa
ducción alterad
do frágiles para

Peterson, R. T. 19
eastern North A
Co. XXVI + 290
guras.

———. 1961. A f
Hawaii]. 2.ª ed.
+ 366 pp., 60 lá
el texto.

———, **G. Mountf**
de Campo de l
4.ª ed. Barcelon
422 pp., 1200 ilu

Pettingill, O. S. 1
field. 4.ª ed. Min
pany. XVII + 524

Schmidt-Nielsen, K
200, núm. 1, pp.
mina la sal y
atender a sus
agua.

———. 1971. How
núm. 6, pp. 72-79
aire no fluye sól
también a travé

Smith, N. G. 1967.
vol. 217, núm. 4,
dos con el color

Lack, David. 1966. Population studies of birds. Nueva York, Oxford University Press. 341 pp.

Lorenz, K. Z. 1952. King Solomon's ring. Nueva York, Tomas Y. Crowell Company, 202 pp. *Deliciosa exposición del comportamiento animal, con mucha información sobre las aves.*

Marshall, A. J. (dir.). 1960-1961. Biology and comparative physiology of birds. Nueva York, Academic Press, Inc. 2 vols. XXII + 986 pp., ilus.; 26 capítulos todos redactados por especialistas, con abundante bibliografía.

Matthews, G. V. T. 1968. Bird navigation. 2.ª ed. Londres, Cambridge University Press. X + 197 pp., 40 figs.

Peakall, D. B. 1970. Pesticides and the reproduction of birds. *Sci. Am.*, vol. 222, núm. 4, pp. 72-78. *El DDT y otros pesticidas con hidrocarburos clorados ingeridos por las aves que se alimentan de peces (aves de presa y pelícanos) provocan una reproducción alterada y huevos con cáscaras demasiado frágiles para sobrevivir.*

Peterson, R. T. 1947. A field guide to the birds [of eastern North America]. Boston, Houghton Mifflin Co. XXVI + 290 pp., 60 láminas (36 color), 25 figuras.

———. 1961. A field guide to western birds [and Hawaii]. 2.ª ed. Boston, Houghton Mifflin Co. XXVI + 366 pp., 60 láms. (36 color), algunas figuras en el texto.

———, **G. Mountfort,** y **P. A. D. Hollom.** 1980. Guía de Campo de las Aves de España y de Europa. 4.ª ed. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., XL + 422 pp., 1200 ilus. (670 en color), 384 mapas.

Pettingill, O. S. 1970. Ornithology in laboratory and field. 4.ª ed. Minneapolis, Burgess Publishing Company. XVII + 524 pp.

Schmidt-Nielsen, K. 1959. Salt glands. *Sci. Am.*, vol. 200, núm. 1, pp. 109-116. *Órgano especial que elimina la sal y capacita a las aves marinas para atender a sus necesidades de líquido bebiendo agua.*

———. 1971. How birds breathe. *Sci. Am.*, vol. 225, núm. 6, pp. 72-79. *En la respiración de las aves, el aire no fluye sólo a través de los pulmones, sino también a través de los huesos y sacos aéreos.*

Smith, N. G. 1967. Visual isolation in gulls. *Sci. Am.*, vol. 217, núm. 4, pp. 94-102. *Experimentos realizados con el color del anillo ocular carnoso de las gaviotas demuestran que las especies se reconocen por señales visuales sutiles.*

Stittner, L. J., y **K. A. Matyniak.** 1968. The brain of birds. *Sci. Am.* vol. 218, núm. 6, pp. 64-76. *El comportamiento inteligente de las aves parece depender de una parte diferente a la del cerebro de los mamíferos.*

Sturkie, P. D. 1976. Avian physiology. 3.ª ed. Nueva York, Springer-Verlag Nueva York Inc. XII + 400 pp. *Principalmente para estudiantes de grado superior.*

Taylor, T. G. 1970. How an eggshell is made. *Sci. Am.*, vol. 222, núm. 3, pp. 88-95. *El principal constituyente de la cáscara del huevo, el carbonato cálcico cristalino, proviene parcialmente de unos huesos de la gallina; cuando es necesario puede movilizar el 10 por ciento de hueso diario con este fin.*

Thorpe, W. H. 1956. The language of birds. *Sci. Am.*, vol. 195, núm. 4, pp. 128-138. *Los cantos y reclamos de las aves constituyen un sistema de comunicación complejo, con los diversos sonidos apropiados para tipos de mensajes diferentes.*

Tinbergen, Niko. 1953. Social behavior in animals. Londres, Methuen & Co., Ltd. XI + 150 pp., 8 láms., 67 figs. *Comprende una excelente información sobre el comportamiento de las aves.*

———. 1971. The herring gull's world. Ed. rev. Nueva York, Harper Torchbooks, Harper and Row Publishers. XVI + 255 pp., rústica. *Excelente estudio sobre el comportamiento de las aves.*

Tuck, G., y **H. Heinzel.** 1980. Guía de Campo de las Aves Marinas de España y del Mundo. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., XXX + 308 pp. 781 ilus. en color, 138 dibujos, 287 mapas.

Tucker, V. A. 1969. The energetics of bird flight. *Sci. Am.*, vol. 220, núm. 5, pp. 70-78. *El modo en que las aves voladoras administran su combustible.*

Van Tyne, J., y **A. J. Berger.** 1976. Fundamentals of ornitology. 2.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. XVIII + 808 pp., ilus. *Estructura, hábitos, resúmenes de familias de aves, bibliografía.*

Wetty, C. 1957. The geography of birds. *Sci. Am.*, vol. 197, núm. 1, pp. 118-128. *Pocas aves son cosmopolitas, la mayoría de las especies tienen residencias locales.*

———. 1975. The life of birds. Filadelfia, W. B. Saunders Co. XV + 623 pp., ilus. *Estructura, función, comportamiento, ecología, vuelo, migración, distribución, evolución, bibliografía.*

34

Clase Mamíferos

Los mamíferos constituyen el grupo «superior» del reino animal. Comprenden los topos, murciélagos, roedores, gatos, monos, ballenas, caballos, ciervos, el hombre y otras formas vivientes, además de un gran número de especies y órdenes extinguidos. Todos están más o menos cubiertos de pelo y son de sangre caliente. El nombre de la clase, «mamíferos», se refiere a las glándulas mamarias de las hembras que suministran leche para alimentar a las crías. Los cuidados paternales están altamente desarrollados en esta clase y alcanzan su punto culminante en el hombre (cap. 35). Se hallan mamíferos en toda clase de hábitats, desde las regiones polares hasta los trópicos y desde el mar hasta los bosques más densos y los desiertos más secos. Muchos tienen costumbres retiradas o nocturnas, de manera que se les ve raramente. Algunas especies salvajes se cazan como deporte y otras por sus pieles. Algunos roedores y carnívoros dañan a las plantas cultivadas o a los animales domésticos, y ciertas especies son transmisoras de enfermedades (fig. 34-1). Los mamíferos domésticos suministran alimento, vestidos y transporte al hombre.

34-1 Características

1 Cuerpo generalmente cubierto de pelo (escaso en algunos), que se muda periódicamente; piel con numerosas glándulas (sebáceas, sudoríparas, olorosas y mamarias).

2 Cráneo con dos cóndilos occipitales; cada mitad de la mandíbula inferior está formada por un solo hueso (dentario); oído con tres huesos; región nasal generalmente larga; boca con dientes (raramente ausentes) en alvéolos, en ambas mandíbulas y diferenciados en relación con sus costumbres alimenticias.

3 La lengua suele ser móvil; ojos con párpados móviles; oídos con pabellón carnoso externo.

4 Columna vertebral con cinco regiones bien diferenciadas: cervical, torácica, lumbar, sacra y caudal.

5 Cuatro extremidades (los cetáceos y los sirénidos carecen de extremidades traseras); cada pie con 5 (o menos) dedos y adaptado distintamente a andar, correr, trepar, excavar, nadar o volar; dedos con uñas córneas, garras o pezuñas, y a menudo cojinetes carnosos.

6 Corazón formado por 4 cámaras completamente separadas (2 aurículas y 2 ventrículos separados); sólo persiste el arco aórtico izquierdo; glóbulos rojos sin núcleo, generalmente discos bicóncavos.

7 Respiración sólo por pulmones; laringe con cuerdas vocales (excepto en las jirafas); un diafragma muscular completo separa los pulmones y el corazón de la cavidad abdominal.

Fig. 34-
cuerpo
nes del
gada y l

8 Doce pares de
desarrollado, t
grandes; el ce
rrollado y un
9 Homeotermos.
10 Los machos c
tículos genera
el abdomen; f
ralmente dimi
el útero (ovid
para su desa
(amnios, coric
poseer una pla
para la nutrici
de los desechc
mentados por
que secretan s

El aislamiento
y grasa subcután
la sangre venosa
sible la regulació
En relación con e
y requieren gran
suelen ser conspic
de la vista, oído

báceas, sudoríparas,

ıpitales; cada mitad
tá formada por un
› con tres huesos;
rga; boca con dien-
alvéolos, en ambas
en relación con sus

ojos con párpados
ı carnoso externo.
o regiones bien di-
:a, lumbar, sacra y

:táceos y los siréni-
traseras); cada pie
aptado distintamen-
excavar, nadar o
eas, garras o pezu-
carnosos.
ıaras completamen-
2 ventrículos sepa-
ı aórtico izquierdo;
;eneralmente discos

ıones; laringe con
las jirafas); un dia-
epara los pulmones
abdominal.

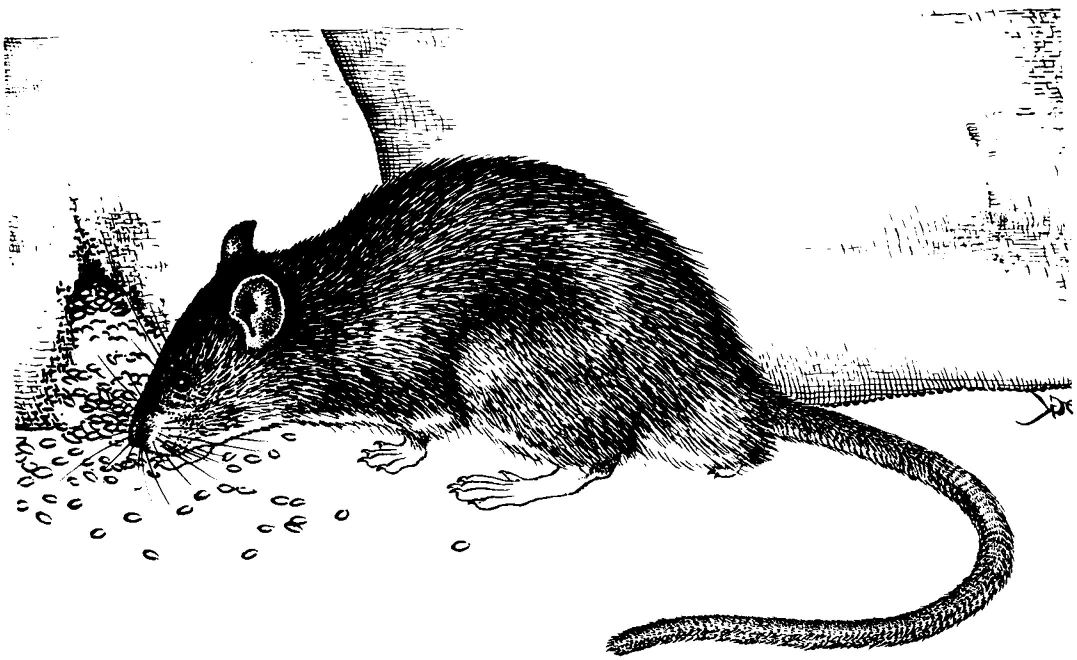


Fig. 34-1 Clase MAMÍFEROS. Rata doméstica *(Ratus norvegicus)*, **un mamífero representativo;** cuerpo cubierto de pelo, nariz con cerdas (vibrisas) sensitivas, labios blandos y móviles, pabellones del oído delgados, pies con cojinetes carnosos en la planta, dedos con uñas corvas, y cola delgada y larga que sirve principalmente para el equilibrio.

8 Doce pares de nervios craneales; encéfalo muy desarrollado, tanto el cerebro como el cerebelo grandes; el cerebro posee cuerpo calloso desarrollado y un neopalio dilatado (pár. 9-6).
9 Homeotermos.
10 Los machos con órgano copulador (pene); testículos generalmente en un escroto externo en el abdomen; fecundación interna; huevos generalmente diminutos, sin cáscara y retenidos en el útero (oviducto modificado) de la hembra, para su desarrollo; membranas embrionarias (amnios, corion, alantoides), presentes; suelen poseer una placenta que fija el embrión al útero para la nutrición, la respiración y la eliminación de los desechos; los individuos jóvenes son alimentados por las hembras mediante la leche que secretan sus glándulas mamarias.

El aislamiento del cuerpo por una cubierta (pelo y grasa subcutánea) y la separación completa de la sangre venosa y arterial en el corazón hacen posible la regulación de la temperatura del cuerpo. En relación con ello el metabolismo es muy intenso y requieren gran cantidad de alimento. Los dientes suelen ser conspicuos y diferenciados. Los sentidos de la vista, oído y olfato están muy desarrollados. El cerebelo y el cerebro, que son grandes, permiten un alto grado de coordinación en todas las actividades, así como el aprendizaje y la memoria retentiva.

34-2 Avances evolutivos de los mamíferos

La presencia de una cubierta pilosa interna con numerosas glándulas cutáneas asociadas proporcionó a los mamíferos ventajas características sobre sus antecesores reptilianos. El pelo servía como aislante frente al frío y el calor, contribuyendo de este modo a mantener una temperatura interna constante. Las glándulas sebáceas asociadas secretaban substancias que lubrificaban el pelo y lo impermeabilizaban, en tanto que las glándulas sudoríparas secretaban agua y desechos, contribuyendo así a la excreción y a la regulación de la temperatura.

La capacidad para mantener la temperatura interna constante no sólo permitió a los mamíferos penetrar en numerosos hábitats, sino también hizo posible el desarrollo de mecanismos fisiológicos más eficientes y sensitivos dentro del organismo. El gran aumento del encéfalo, en especial del cerebro y del cerebelo, junto con la temperatura interna constante y unos mecanismos fisiológicos eficientes y de acción rápida, hicieron que los mamíferos se convirtieran en organismos ágiles e inteligentes capaces de moverse con presteza.

Los movimientos y respuestas rápidos, característicos de los mamíferos, requieren unas extremidades eficientes. Con este objeto, los brazos y las piernas, originariamente salientes en los reptiles y anfibios, se situaron en el centro, de modo que el cuerpo se centró sobre ellos y no entre ellos. En esta posición no sólo sostienen mejor al animal, sino que también pueden impulsarlo hacia adelante con una eficiencia y rapidez mayores.

En los mamíferos, el éxito reproductor se vio intensificado al desaparecer la deposición de los huevos y al mantener a la cría en el interior del conducto reproductor de la hembra durante un período de desarrollo más largo, permitiendo así un período de maduración más seguro. Aunque este método reproductor generalmente hacía que se produjeran menos crías de una vez, quedaba compensado por el aumento de las probabilidades de supervivencia de cada cría.

Finalmente, todos los sentidos alcanzaron un gran desarrollo, en especial el del olfato, ausente o poco desarrollado en las aves, lo cual capacitó a los mamíferos para obtener un máximo de información del mundo que les rodeaba.

La combinación única de los avances evolutivos mencionados ha hecho de los mamíferos animales con un gran éxito en todos los hábitats.

34-3 Tamaño

Los menores mamíferos son las musarañas, los murciélagos y los ratones; algunos tienen menos de 5 cm de longitud, entre la cabeza y el cuerpo, y sólo pesan unos gramos. Otros tienen tamaños que varían hasta el de los elefantes y grandes ballenas; la ballena azul *(Balaenoptera musculus),* que alcanza 30 metros de longitud y 130 toneladas de peso, es el mayor animal conocido.

Estructura de un mamífero: el gato doméstico

El gato pertenece al orden de los CARNÍVOROS (Lat. *caro,* carne + *voro,* devorar) que se alimenta típicamente de pequeños mamíferos y aves. Sus ojos dirigidos hacia adelante, sus sentidos muy agudizados y su paso silencioso sobre pies provistos de cojinetes hacen de él un eficaz cazador. El cuerpo flexible y sus afiladas garras le permiten arrojarse fácilmente sobre las presas y agarrarlas, y sus dientes agudos y cortantes facilitan el cortar la carne.

34-4 Rasgos externos

Todo el cuerpo está densamente cubierto de **pelo** y está formado por una **cabeza** redondeada, un **cuello** corto, un **tronco** estrecho y una **cola** larga y flexible. Cada una de las **patas anteriores** posee cinco **dedos** provistos de **cojinetes** carnosos y de **garras** curvas y retráctiles. Las **patas posteriores** son más robustas y hacen la mayor parte del esfuerzo para la locomoción; cada una posee cuatro dedos y garras. Los gatos andan sobre sus dedos, por lo que son **digitígrados** (Lat. *digitus,* dedo + *gradior,* andar; fig. 34-6).

Las dos **aberturas nasales,** estrechas, están situadas en el extremo de la nariz, y la **boca** está rodeada por **labios** delgados y carnosos. Cada ojo tiene dos **párpados** carnosos, con pelos finos o **pestañas** en los bordes; debajo de los párpados hay una **membrana nictitante** transparente que se mueve transversalmente por encima del globo ocular, desde el ángulo externo. Alrededor de los ojos y de la nariz hay largos pelos sensitivos, las **vibrisas** o «bigotes del gato». Detrás de los ojos están los dos **pabellones de la oreja** *(pinnae),* delgados y carnosos, en conexión con el conducto auditivo externo que penetra en la cabeza. El tronco comprende un pecho o **tórax** estrecho, protegido por las costillas, y posteriormente el **abdomen,** más ancho; a lo largo de la superficie ventral de la hembra hay cuatro o cinco pares de pequeñas **mamas** elevadas, en las cuales se abren las glándulas mamarias. El **ano** está situado delante de la base de la cola, e inmediatamente debajo se halla la **abertura urogenital.** En los machos, debajo del ano cuelga el **escroto,** que contiene los testículos.

34-5 Cubierta del cuerpo

La **piel** es blanda y delgada, excepto en los cojinetes de las patas, donde está cornificada y engrosada. La piel está cubierta por un denso pelaje, término que se emplea para designar el conjunto de **pelos.**

Los pelos (fig.
pilosa situada er
tubular o **folícul**
pizado por epide
una pequeña **glá**
secreción aceitos
folículos están si
en cada uno de
mediante el cual
do tiene frío o e
crecido, es un pr
desgaste, por lo
la muda, que sue
vamente en oto
pelos caen de un
los mismos folíc
bierto por **escam**
tubular que rode
del pelo y, por c
de la clase de grá
corteza: negros,
azul de algunos
del pigmento y
la luz en la cor
blancos carecen

34-6 Esqueleto

El esqueleto es e
en las superficies
tillas y en alguno
del cartílago y de
ciertos tendones
das **huesos sesam**
es la **rótula,** per
craneana, redond
los huesos estrec
gulares que pued
región anterior
las **aberturas nasa**
tegen los ojos,
plano, bordeado
superior. Por fue
horizontal, el **arc**
terior hay un gra
cual la medula e
falo y, a cada lad
pital redondeado
la primera vérteb
que también lleva
hueso a cada lad
camoso del cráne

os y aves. Sus
ntidos muy agu-
pies provistos
az cazador. El
as le permiten
as y agarrarlas,
cilitan el cortar

ubierto de **pelo**
redondeada, un
una **cola** larga
nteriores posee
carnosos y de
atas posteriores
r parte del es-
a posee cuatro
obre sus dedos,
ligitus, dedo +

as, están situa-
oca está rodea-
Cada ojo tiene
inos o **pestañas**
pados hay una
que se mueve
obo ocular, des-
los ojos y de la
las **vibrisas** o
os están los dos
lgados y carno-
uditivo externo
comprende un
or las costillas,
ncho; a lo lar-
bra hay cuatro
elevadas, en las
ias. El **ano** está
la, e inmediata-
urogenital. En
el **escroto,** que

o en los cojine-
ada y engrosa-
nso pelaje, tér-
el conjunto de

Los pelos (fig. 4-1) crecen a partir de una **papila pilosa** situada en la base de una profunda fosita tubular o **folículo piloso,** enclavado en la piel y tapizado por epidermis. En cada folículo desemboca una pequeña **glándula sebácea** que produce una secreción aceitosa (sebo) para lubricar el pelo. Los folículos están situados oblicuamente en la piel y en cada uno de ellos se inserta un **músculo erector** mediante el cual se erizan los pelos del gato cuando tiene frío o está enfadado. El pelo, cuando ha crecido, es un producto epidérmico inerte, sujeto a desgaste, por lo que se renueva periódicamente en la muda, que suele tener lugar en primavera y nuevamente en otoño en las zonas templadas. Los pelos caen de uno en uno y los nuevos crecen de los mismos folículos. Cada pelo (fig. 34-9) está cubierto por **escamas cuticulares** sobre una **corteza** tubular que rodea a una **medula** interna. El color del pelo y, por consiguiente, el del pelaje, depende de la clase de gránulos de pigmento presentes en la corteza: negros, pardos, rojos o amarillos. El color azul de algunos gatos se debe al efecto combinado del pigmento y de fenómenos de interferencia de la luz en la corteza y en la cutícula. Los gatos blancos carecen de pigmento.

34-6 Esqueleto

El esqueleto es en gran parte óseo, con cartílagos en las superficies articulares, en parte de las costillas y en algunos lugares más (fig. 34-2). Además del cartílago y de los huesos membranosos (cap. 3), ciertos tendones contienen osificaciones denominadas **huesos sesamoideos;** el más notable de éstos es la **rótula,** pero en los pies hay otros. La **caja craneana,** redondeada, es una caja dura con todos los huesos estrechamente unidos por **suturas** irregulares que pueden obliterarse durante la vida. La región anterior o facial comprende, dorsalmente, las **aberturas nasales** y las grandes **órbitas,** que protegen los ojos, y ventralmente está el **paladar,** plano, bordeado por los dientes de la mandíbula superior. Por fuera de las órbitas hay una barra horizontal, el **arco cigomático.** En la superficie posterior hay un gran **foramen magnum** a través del cual la medula espinal se comunica con el encéfalo y, a cada lado del mismo, hay un **cóndilo occipital** redondeado por el cual el cráneo se articula a la primera vértebra o atlas. La **mandíbula inferior,** que también lleva dientes, está formada por un solo hueso a cada lado, que se articula con el hueso escamoso del cráneo.

La **columna vertebral** o **espina dorsal** forma un sostén flexible del cuerpo y protege la medula espinal; las vértebras adyacentes están separadas por **discos intervertebrales** de denso cartílago fibroso. La columna comprende cinco regiones: 1) el cuello corto con 7 **vértebras cervicales;** 2) las 13 **vértebras torácicas** en que se articulan las costillas, que son móviles; 3) las 7 **vértebras lumbares** de la parte inferior del dorso; 4) las 3 **vértebras sacras,** que están soldadas para articularse con la cintura pélvica, y 5) 16 o 20 **vértebras caudales** en la cola, que se afila hacia el extremo. Los 13 pares de **costillas** y el alargado **esternón,** en posición ventral media, forman una armazón torácica flexible que protege los órganos vitales situados en su interior y verifica además los movimientos respiratorios.

La **cintura escapular** está unida al tórax mediante músculos y sostiene las extremidades anteriores. A cada lado tiene una hoja triangular plana o **escápula** que recibe la cabeza del húmero. La delicada **clavícula** «flota» en los músculos cercanos. La **extremidad anterior** comprende el húmero, un cúbito y un radio separados; 7 huesos carpianos, 5 metacarpianos (el más interno corto) y las falanges de los dedos. La **cintura pélvica** se articula rígidamente al sacro; cada mitad (el hueso innominado) está formada por un **ilion** dorsal anterior, un **isquion** posterior con una tuberosidad sobre la que se sienta el gato, y el **pubis** ventral. En el punto de unión de los tres huesos existe una cavidad o **acetábulo,** en la que se articula la cabeza del fémur. Los dos pubis e isquiones se unen en sínfisis ventralmente debajo de las vértebras. Los huesos de cada **extremidad posterior** son el fémur, la tibia y el peroné, separados, 7 tarsianos en el tobillo, 4 largos metatarsianos (y un vestigio del más interno o primero) y las falanges.

34-7 Sistema muscular (fig. 34-3)

En comparación con los vertebrados inferiores, los mamíferos tienen menor masa de músculos segmentarios sobre las vértebras y costillas, y músculos más diferenciados en la cabeza, cuello y extremidades. El gato tiene músculos faciales que le permiten cierta expresión, en relación con los estados emocionales. Las extremidades han experimentado una rotación, de manera que el codo ocupa una posición posterior, la rodilla una posición anterior y ambas extremidades se proyectan ventralmente; ello constituye una diferencia radical respecto a las extremidades de los anfibios y reptiles, las cuales

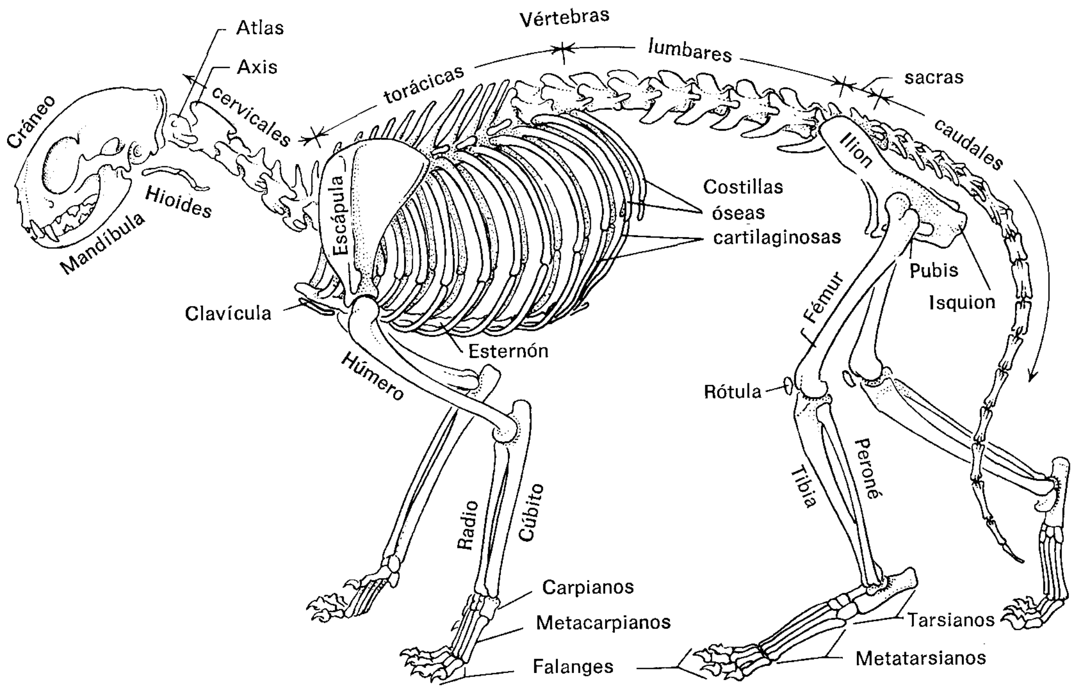

Atlas
Axis
Vértebras
cervicales
torácicas
lumbares
sacras
caudales
Cráneo
Hioides
Mandíbula
Escápula
Costillas
óseas
cartilaginosas
Ilion
Pubis
Isquion
Clavícula
Esternón
Húmero
Fémur
Rótula
Tibia
Peroné
Radio
Cúbito
Carpianos
Metacarpianos
Falanges
Tarsianos
Metatarsianos

Fig. 34-2 Esqueleto del gato doméstico.

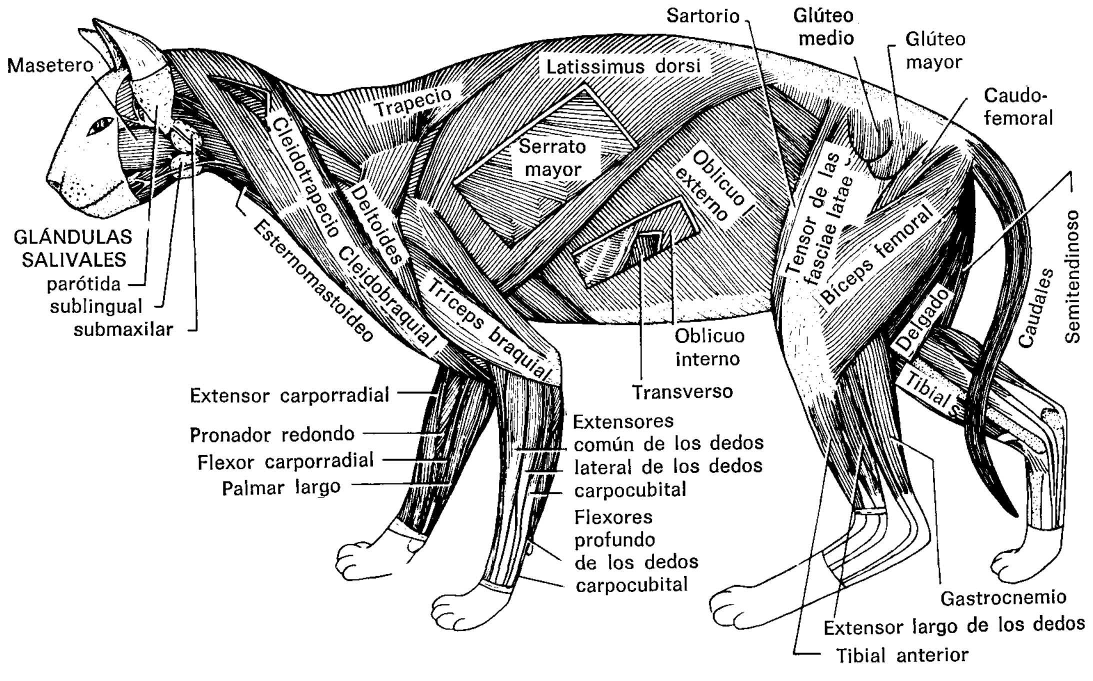

Masetero
Sartorio
Glúteo medio
Glúteo mayor
Latissimus dorsi
Trapecio
Caudofemoral
Serrato mayor
Oblicuo externo
Tensor de las fasciae latae
Cleidotrapecio
Deltoides
Bíceps femoral
Semitendinoso
GLÁNDULAS SALIVALES
parótida
sublingual
submaxilar
Esternomastoideo
Cleidobraquial
Tríceps braquial
Oblicuo interno
Transverso
Caudales
Delgado
Tibial
Extensor carporradial
Pronador redondo
Flexor carporradial
Palmar largo
Extensores
común de los dedos
lateral de los dedos
carpocubital
Flexores
profundo de los dedos
carpocubital
Gastrocnemio
Extensor largo de los dedos
Tibial anterior

Fig. 34-3 Músculos superficiales y glándulas salivales del gato doméstico; algunos músculos han sido levantados para que se vean los de debajo.

se proyectan hac
para «aterrizar s
le deja caer, dep
sus articulacione
de movimientos
carácter distintiv
transversal musc
mo y cubierto p
en una **cavidad**
corazón y los p
situada detrás, c

34-8 Dientes

Los dientes de l
véolos y tienen
de los diversos
forma y función
pleado; los del
y desgarrar la ca
parte externa o **c**
blanco y duro e
hueso, en cuyo
pulpa. La base
encías, está fija
o **alvéolo** de la
de mamíferos, el
tes: **incisivos** co
bulas para cortar
largos, delgados
ger o matar las

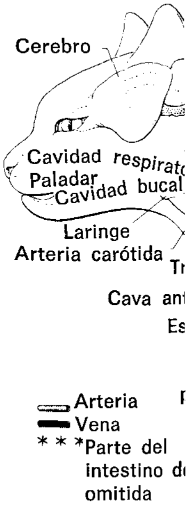

Cerebro
Cavidad respirat
Paladar
Cavidad bucal
Laringe
Arteria carótida
Tr
Cava an
Es
Arteria
Vena
* * *Parte del intestino d
omitida

Fig. 34-

cras
Caudales
bis
Isquion
rsianos
sianos
Glúteo mayor
Caudo-femoral
ral
lgado
ibial
Caudales
Semitendinoso
Gastrocnemio
argo de los dedos
terior

sculos han

se proyectan hacia los lados. La habilidad del gato para «aterrizar sobre sus cuatro patas» cuando se le deja caer, depende, en parte, de la libertad de sus articulaciones esqueléticas y de la diversidad de movimientos musculares que puede realizar. Un carácter distintivo de los mamíferos es el tabique transversal muscular, o **diafragma,** en forma de domo y cubierto por peritoneo, que divide el celoma en una **cavidad torácica** anterior, que contiene el corazón y los pulmones, y la **cavidad abdominal,** situada detrás, con las demás vísceras.

34-8 Dientes

Los dientes de los mamíferos están insertos en alvéolos y tienen un número constante. Los dientes de los diversos mamíferos están especializados en forma y función según la clase de alimento empleado; los del gato están adaptados para cortar y desgarrar la carne. En cada diente (fig. 34-13), la parte externa o **corona** está cubierta por un **esmalte** blanco y duro encima de la **dentina,** semejante a hueso, en cuyo interior se halla la cavidad de la pulpa. La base o **raíz** del diente, cubierta por las encías, está fija mediante un **cemento** en una fosita o **alvéolo** de la mandíbula. Como la mayor parte de mamíferos, el gato tiene cuatro clases de dientes: **incisivos** cortos en el extremo de las mandíbulas para cortar o desgarrar el alimento; **caninos** largos, delgados y punzantes, que sirven para coger o matar las presas, así como para la defensa, y **premolares** y **molares** angulosos que se utilizan para masticar el alimento (fig. 34-12). Los incisivos, caninos y premolares forman la dentición de leche de los gatos jóvenes, que luego son reemplazados todos, añadiéndose a ellos los molares, que no poseen antecesores de leche. Los dientes de ambos lados son iguales, pero los de la mandíbula superior son diferentes de los de la mandíbula inferior. Todos los dientes, considerados conjuntamente, forman la **dentición,** y su número se expresa mediante una fórmula dentaria que indica los dientes del maxilar inferior y superior de un lado. La fórmula dentaria es:

para el gato joven

$$i\frac{3}{3}, c\frac{1}{1}, p\frac{3}{2} \times 2 = 26$$

para el gato adulto

$$I\frac{3}{3}, C\frac{1}{1}, P\frac{3}{2}, M\frac{1}{1} \times 2 = 30$$

34-9 Sistema digestivo (fig. 34-4)

La cavidad bucal está rodeada por los **labios,** delgados y blandos, debajo de los cuales están las **encías** carnosas que rodean la base de los **dientes.** Los labios y la cavidad bucal están tapizados por una membrana mucosa blanda. La **lengua** es un

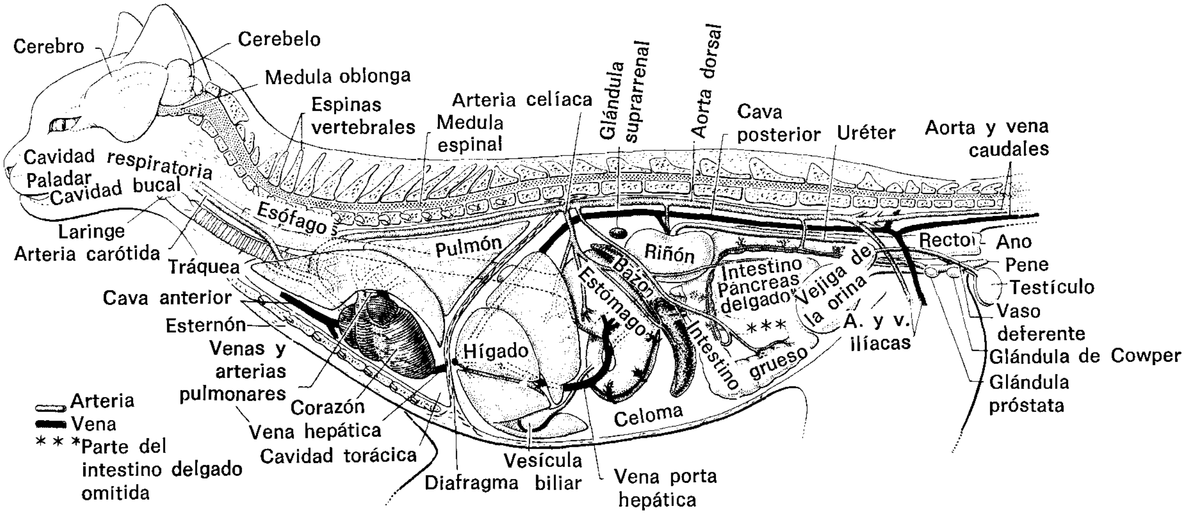

Cerebro
Cerebelo
Medula oblonga
Espinas vertebrales
Arteria celíaca
Medula espinal
Glándula suprarrenal
Aorta dorsal
Cava posterior
Uréter
Aorta y vena caudales
Cavidad respiratoria
Paladar
Cavidad bucal
Laringe
Arteria carótida
Esófago
Tráquea
Pulmón
Bazo
Riñón
Intestino
Páncreas
delgado
Vejiga de la orina
Recto
Ano
Pene
Testículo
Vaso deferente
Glándula de Cowper
Glándula próstata
Cava anterior
Esternón
Venas y arterias pulmonares
Estómago
Intestino grueso
***
A. y v. ilíacas
Hígado
Corazón
Vena hepática
Cavidad torácica
Celoma
Arteria
Vena
* * *Parte del intestino delgado omitida
Diafragma
Vesícula biliar
Vena porta hepática

Fig. 34-4 El gato: estructura interna.

órgano musculoso flexible, fijo ventralmente y sostenido por los huesos hioides; su superficie superior, rugosa y cornificada, contiene cuatro clases de **papilas** y **yemas gustativas** microscópicas. La cavidad bucal está cubierta por el **paladar;** su parte anterior, o paladar duro, es ósea y está cruzada por crestas carnosas que contribuyen a retener el alimento; detrás está el corto paladar blando, que es carnoso y cierra el conducto respiratorio durante el acto de la deglución. A cada lado del paladar blando hay una **tonsila** rojiza, formada por tejido linfoideo. Cuatro pares de **glándulas salivales** vierten secreciones acuosas y mucosas en la boca, a través de conductos, para humedecer el alimento. Dichas glándulas son: 1) las parótidas, debajo de las orejas; 2) las submaxilares, detrás de las mandíbulas inferiores; 3) las sublinguales, cerca de las precedentes, y 4) las infraorbitales, debajo de los ojos (véase fig. 6-5*A*).

La **faringe** es la cavidad situada detrás de la boca, donde se cruzan los conductos respiratorio y digestivo. En su superficie dorsal se abren las **aberturas nasales internas,** o coanas, procedentes de la cavidad nasal, encima del paladar, y detrás hay dos aberturas, en forma de raja, de las **trompas de Eustaquio.** Detrás de la lengua y en posición ventral respecto a la faringe se halla la abertura respiratoria, o **glotis;** cuando pasa el alimento, ésta se cubre por un repliegue anterior, la **epiglotis.** El **esófago** es un tubo muscular estrecho que atraviesa el tórax hasta el **estómago,** que es ensanchado y está situado detrás del diafragma. El estómago se comunica, mediante la válvula pilórica, con el **intestino delgado,** largo y arrollado. En la porción anterior de este último desembocan los conductos de las glándulas digestivas, el gran **hígado** de color pardusco formado por varios lóbulos y el pequeño **páncreas** blanquecino. En la zona de unión del intestino delgado con el grueso existe un corto saco ciego o **ciego.** El **intestino grueso** se dirige hacia el lado derecho y atraviesa el abdomen, y luego desciende hacia la izquierda para terminar en el corto **recto** musculoso que se abre en el **ano.** La mayor parte de mamíferos no tienen cloaca; los sistemas digestivo, excretor y reproductor poseen aberturas externas separadas.

34-10 Sistema circulatorio

Los glóbulos rojos de los mamíferos difieren de los demás vertebrados por ser redondos, bicóncavos y carecer de núcleo (son esféricos en los camellos). El **corazón,** situado en la cavidad torácica, está encerrado dentro de un delicado saco pericárdico. Está formado por cuatro cavidades separadas completamente, como en las aves, con dos aurículas y dos ventrículos de paredes musculares gruesas. El recorrido de la sangre por el corazón y los pulmones es el mismo en el gato que en las aves, pero en los mamíferos sale del ventrículo izquierdo del corazón por el **arco aórtico izquierdo.** Poco después de su salida, el arco emite una **arteria innominada** (reliquia del arco derecho) de la cual salen las dos **arterias carótidas comunes,** y la innominada se continúa en la arteria **subclavia,** que va a la extremidad anterior derecha. El arco emite una subclavia izquierda y luego se convierte en la **aorta dorsal,** que se extiende hacia atrás. Esta última emite ramas a los órganos internos, pared del cuerpo y extremidades posteriores, y luego se continúa en la **arteria caudal** de la cola.

El **sistema venoso** está formado por un par de **venas yugulares,** procedentes de la cabeza y del cuello, y las **venas subclavias,** procedentes de las extremidades anteriores; todas ellas se unen formando la **vena cava anterior,** que entra en la aurícula derecha. La **vena cava posterior** devuelve la sangre de la cola, extremidades posteriores, riñones, gónadas y músculos dorsales. Un **sistema porta hepático** conduce sangre desde los órganos digestivos al hígado mediante la **vena porta hepática.** Las **venas hepáticas** drenan el hígado y se unen a la vena cava posterior cuando entra en la aurícula derecha. No existe sistema porta renal, pero cada riñón es drenado por una **vena renal** que se une a la vena cava posterior. El **bazo** es una masa oscura alargada situada detrás del estómago.

34-11 Sistema respiratorio

El aire entra por las **aberturas nasales** y pasa por un laberinto de huesos espirales situados sobre el paladar y recubiertos por un epitelio mucoso, donde se limpia, humedece y calienta. Detrás del paladar blando cruza la faringe para entrar en la **glotis.** Esta es la abertura de la **laringe** (nuez de Adán en el hombre), una armazón formada por varios cartílagos que contiene las **cuerdas vocales** mediante las cuales el gato produce sus maullidos. De la laringe el aire desciende por la flexible **tráquea,** reforzada mediante cartílagos en forma de C para impedir que se aplane. La tráquea se continúa en el tórax y se divide luego en dos **bronquios.** Éstos distribuyen el aire mediante ramificaciones sucesi-

---

vas que termin
pulmonares. Lo
lares pulmonar
cambio de O_2 y
pulmones son ó
mado cada uno
externa de los
(cavidad pleural
liso, la **pleura.** L
mamíferos se d
pár. 7-8).

34-12 Sistema

Los dos **riñones**
encima del peri
riñones por un
en la **vejiga de**
tuada en posici
De vez en cuan
jiga de la orina
zando la salida
única. En las h
tíbulo, donde se
urinario, pero e
pene.

34-13 Sistema
y órgano

El **encéfalo** es
más vertebrado
bulos olfatorios
tos por los **hemi**
ño se debe pri
neopalio. La pa
vaciones (circun
este aumento d
con el mayor g
dos hemisferios
banda transvers
calloso, propio d
mismo grande y
do por un lóbul
Su mayor desar
dinación más p
Hay doce pares
nervioso emite
somito. Los tron
bajo de las vért
Los órganos

racica, está en-
co pericárdico.
separadas com-
dos aurículas
ulares gruesas.
azón y los pul-
n las aves, pero
o izquierdo del
rdo. Poco des-
a **arteria inno-**
de la cual sa-
nes, y la inno-
bclavia, que va
El arco emite
convierte en la
atrás. Esta últi-
rnos, pared del
y luego se con-
a.
por un par de
cabeza y del
cedentes de las
s se unen for-
entra en la au-
ior devuelve la
osteriores, riño-
n **sistema porta**
órganos digesti-
a hepática. Las
se unen a la ve-
la aurícula de-
l, pero cada ri-
que se une a la
a masa oscura
go.

ales y pasa por
tuados sobre el
o mucoso, don-
Detrás del pala-
rar en la **glotis.**
uez de Adán en
por varios car-
cales mediante
dos. De la larin-
tráquea, refor-
de C para im-
continúa en el
ronquios. Éstos
caciones sucesi-

vas que terminan en los microscópicos **alvéolos** pulmonares. Los alvéolos están rodeados por capilares pulmonares en los que tiene lugar el intercambio de O_2 y CO_2 de la respiración externa. Los pulmones son órganos esponjosos y elásticos, formado cada uno por tres lóbulos (fig. 7-3). La parte externa de los pulmones y la interior del tórax (cavidad pleural) están tapizadas por un peritoneo liso, la **pleura.** La mecánica de la respiración en los mamíferos se describe en el capítulo 7 (fig. 7-5 y pár. 7-8).

34-12 Sistema excretor

Los dos **riñones** están situados en la región lumbar, encima del peritoneo. La orina líquida sale de los riñones por un conducto, el **uréter,** y se almacena en la **vejiga de la orina,** que es elástica y está situada en posición ventral media debajo del recto. De vez en cuando las paredes musculares de la vejiga de la orina se contraen voluntariamente, forzando la salida de la orina por la **uretra,** que es única. En las hembras ésta desemboca en el **vestíbulo,** donde se unen el conducto reproductor y el urinario, pero en los machos la uretra atraviesa el pene.

34-13 Sistema nervioso y órganos de los sentidos

El **encéfalo** es relativamente mayor que en los demás vertebrados terrestres no mamíferos. Los **lóbulos olfatorios** y el tronco encefálico están cubiertos por los **hemisferios cerebrales,** cuyo gran tamaño se debe principalmente al gran desarrollo del **neopalio.** La parte externa del neopalio posee elevaciones (circunvoluciones) separadas por surcos; este aumento de tejido cerebral está en relación con el mayor grado de inteligencia del gato. Los dos hemisferios están unidos interiormente por una banda transversal de fibras que constituye el **cuerpo calloso,** propio de los mamíferos. El **cerebelo** es asimismo grande y claramente plegado, y está formado por un lóbulo medio y dos laterales (fig. 19-3). Su mayor desarrollo está relacionado con la coordinación más precisa de las actividades del gato. Hay doce pares de **nervios craneales** y el **cordón nervioso** emite un par de **nervios espinales** en cada somito. Los troncos del **sistema simpático** están debajo de las vértebras.

Los órganos del gusto, olfato, vista y oído del gato son esencialmente como los del hombre, tanto en lo que se refiere a su localización como a su funcionamiento (véase cap. 9), pero los ojos están adaptados a la visión nocturna. Las ondas sonoras son recogidas por los pabellones de la oreja, móviles, y luego penetran en el conducto auditivo externo que conduce al tímpano o membrana timpánica. El oído medio de los mamíferos posee tres huesecillos auditivos (martillo, yunque y estribo) que transmiten las vibraciones al oído interno —a diferencia del oído de las aves, reptiles y anfibios, que posee un solo huesecillo (columela)— y al caracol, que está arrollado en espiral). El martillo y el yunque derivan, respectivamente, por cambio evolutivo de su función, del hueso articular de la mandíbula inferior y del hueso cuadrado del cráneo (sobre el que se articula la mandíbula) de los reptiles.

34-14 Glándulas endocrinas

En el gato éstas son: la pituitaria, el tiroides, el paratiroides, las cápsulas suprarrenales, los islotes de Langerhans y las gónadas. Su función es, en general, como en los demás mamíferos (véase cap. 8).

34-15 Sistema reproductor (fig. 34-5)

En los machos los dos **testículos** están situados dentro del escroto, una doble expansión de la cavidad abdominal que cuelga debajo del ano. Los espermatozoides, procedentes de los testículos, se reúnen formando una red de pequeños túbulos en el **epidídimo** y luego penetran en el espermaducto o **vaso deferente.** Éste, juntamente con vasos sanguíneos y

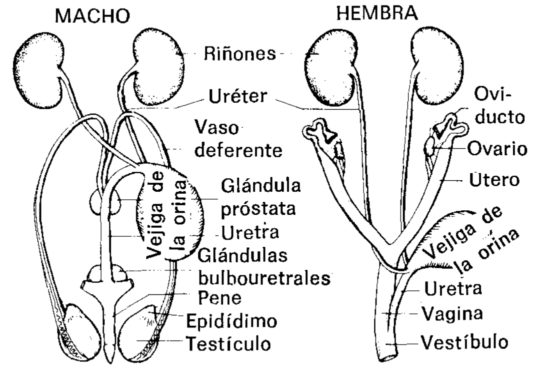


Fig. 34-5 El gato. Órganos urogenitales vistos ventralmente; vejiga de la orina separada hacia un lado.

nervios, forma un **cordón espermático** que penetra en el abdomen por un pequeño **conducto inguinal.** Los dos vasos deferentes entran en la base de la uretra, que es un conducto urogenital conjunto que atraviesa el órgano copulador masculino, o **pene,** que sirve para transferir el esperma a la vagina de la hembra durante la cópula. En la base de la uretra existen dos glándulas accesorias la **glándula prostática** y, un poco más hacia atrás, las glándulas de Cowper o **bulbouretrales,** que elaboran secreciones que contribuyen a transferir el esperma.

La hembra posee dos pequeños **ovarios** detrás de los riñones. Al lado de cada ovario existe un embudo o **trompa** que se une al **oviducto,** delgado y arrollado en espiral. El oviducto se continúa hacia atrás por el **cuerno del útero,** de paredes gruesas. Posteriormente los dos cuernos se unen en posición media formando el **cuerpo del útero,** después del cual viene la **vagina,** situada entre la vejiga de la orina y el recto, hasta la **abertura urogenital.** En esta última y en posición ventral se halla un diminuto bastoncito, el **clítoris,** que corresponde al pene del macho.

En la reproducción los óvulos salen de los folículos de Graaf y entran en las trompas. En los oviductos son fecundados por los espermatozoides que ascienden desde la vagina después de la cópula. Los óvulos fecundados se colocan separadamente junto a la pared interna de los cuernos uterinos y se implantan. Las membranas fetales del embrión en desarrollo forman una **placenta** (fig. 10-15), a través de la cual el embrión recibe alimento y oxígeno y elimina las substancias de desecho utilizando la circulación sanguínea materna. El **período de gestación,** desde la fecundación hasta el nacimiento, es de sesenta días.

Estructura de otros mamíferos

34-16 Rasgos externos

Las numerosas clases de mamíferos difieren en tamaño, forma, proporciones, naturaleza del pelaje y coloración. Las especies corredoras tienen el cuerpo estrecho y las patas largas; las especies grandes y sedentarias son pesadas en todos los aspectos, y las ballenas, focas y otros mamíferos que nadan tienen el cuerpo fusiforme. La **cabeza** suele ser grande debido al gran tamaño del encéfalo, y, además, acostumbra a poseer un hocico largo. Los **ojos** de los roedores, ungulados y otros herbívoros suelen estar colocados a los lados de la cabeza (para ver los enemigos por ambos lados); los de los primates, los murciélagos y los carnívoros están dirigidos hacia adelante, con lo cual es posible la visión binocular. El **pabellón de la oreja** es grande y móvil en el ciervo, el caballo y las liebres, que pastan; es reducido en formas minadoras como las ardillas terrícolas y *Geomys bursarius* (pocket gophers) y falta o es muy pequeño o ausente en las focas y otros mamíferos nadadores. El **cuello** es largo en los ciervos, los caballos y las jirafas, pero es corto en los tipos minadores y no está diferenciado en las ballenas. El **tronco** es cilíndrico en las ágiles comadrejas, tiene forma de tonel en los poderosos elefantes, y forma de bote en las ballenas, es comprimido en el ciervo y en otras especies corredoras y deprimido en los topos minadores. La **cola** de los mamíferos tiene formas variadas y distintas funciones: tiene forma de pincel y sirve de

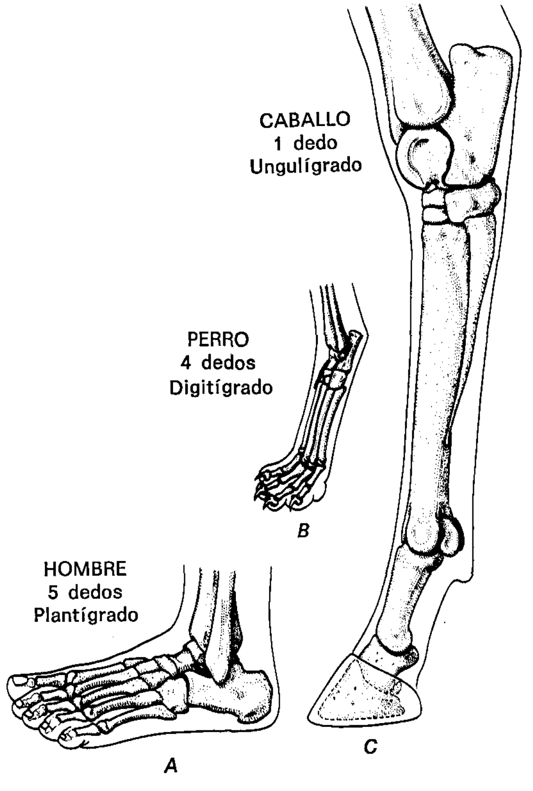


Fig. 34-6 Pies de mamífero (pata posterior izquierda). *A.* Humano, generalizado con cinco dedos, marcha sobre todo el pie. *B.* Perro, con cuatro dedos, «talón» levantado, anda sobre los cojinetes carnosos de debajo de los dedos. *C.* Caballo, con un solo dedo (3.°), «talón» levantado, anda sobre la pezuña de la punta del dedo.

«espantamoscas»
contribuye al sost
mismo en los ca
en las ballenas, c
prensil en las zar
Las **patas** son
tremos en los ágil
de aspecto de mu
mos, cortas y con
nadores, y tienen
y focas. Los can
patas posteriores
la cola, lo que le
Los murciélagos t
largas y delicada
tener sus finas m
Otros mamíferos
marsupiales— po
expansiones latera
po mediante las
caer desde un siti
El **pie** de los m
camente en cinco
tes son, pues, en
estrechamiento de
mero de dedos s
mamíferos corred

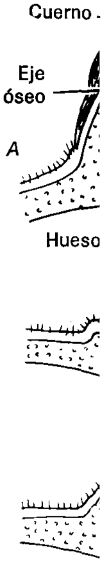
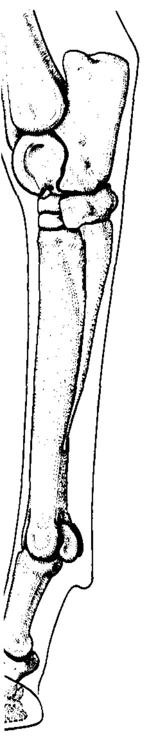


Fig. 34-7
Berrendc
la fig. 3

de la cabeza
lados); los de
rnívoros están
ı es posible la
reja es grande
ıs liebres, que
loras como las
us (pocket go-
ausente en las
l cuello es lar-
s jirafas, pero
o está diferen-
líndrico en las
ınel en los po-
n las ballenas,
as especies co-
minadores. La
variadas y dis-
ıcel y sirve de



rior izquierda). *A.*
narcha sobre todo
ı» levantado, anda
de los dedos. *C.*
evantado, anda so-

«espantamoscas» en los ungulados, es robusta y contribuye al sostén del cuerpo y al equilibrio del mismo en los canguros, es plana como un timón en las ballenas, castores y ratas almizcleras, y es prensil en las zarigüeyas y en algunos monos.

Las **patas** son delgadas y afiladas hacia los extremos en los ágiles ciervos y antílopes, enormes y de aspecto de muñón en los elefantes e hipopótamos, cortas y con anchas palmas en los topos minadores, y tienen forma de paleta en las ballenas y focas. Los canguros, jerbos y otros tienen las patas posteriores muy largas, así como los pies y la cola, lo que les sirve para su marcha a saltos. Los murciélagos tienen las extremidades anteriores largas y delicadas, así como los dedos, para sostener sus finas membranas para el vuelo, o alas. Otros mamíferos «voladores» —ardillas, lémures y marsupiales— poseen extremidades normales con expansiones laterales de la piel a lo largo del cuerpo mediante las cuales planean cuando se dejan caer desde un sitio alto.

El **pie** de los mamíferos (fig. 34-6) termina típicamente en cinco dedos; el hombre y otros primates son, pues, en este aspecto, generalizados. El estrechamiento de los pies y la reducción del número de dedos se produce principalmente en los mamíferos corredores; el caballo (fig. 13-13) constituye un caso extremo. El ganado vacuno, el cordero y el ciervo tienen la «pezuña partida», con el tercero y cuarto dedos persistentes y el segundo y el quinto reducidos a un pequeño rudimento.

34-17 Cubierta del cuerpo

La **piel** produce pelo y varias estructuras córneas o cornificadas, y contiene numerosas glándulas. Donde está sujeta a un fuerte desgaste forma una coraza córnea y gruesa, como los callos de la planta del pie del hombre y los cojinetes de los pies de los osos, ratones, etc. Las garras, uñas y pezuñas de varios mamíferos y los cuernos de los toros, corderos y antílopes del Viejo Mundo están también cornificados y son resistentes al desgaste y a la desintegración química. El crecimiento es continuo desde la base para compensar el desgaste externo. En el interior de los cuernos hay un eje óseo que los sostiene. Las astas del ciervo, etc., son formaciones anuales de tejido conjuntivo compacto, que más adelante se calcifican (figs. 34-7 y 34-8).

El **pelaje** (fig. 34-9) varía en longitud, densidad, textura y color en las diferentes especies. Presenta su máximo desarrollo en los mamíferos árticos, y es delgado y corto en las especies tropicales. El elefan-

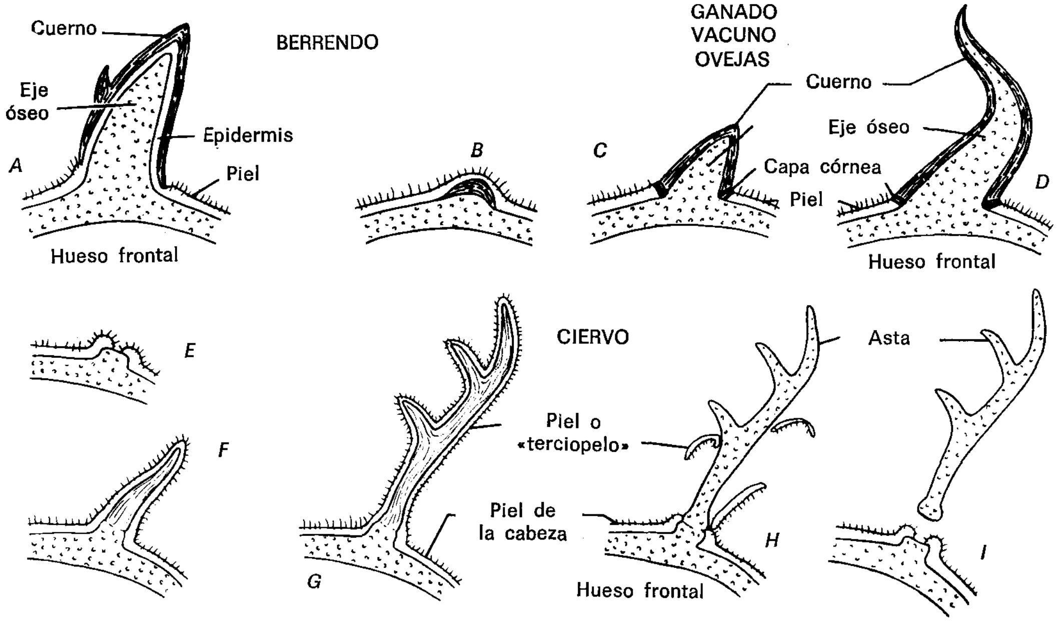


Fig. 34-7 Estructura y fases de crecimiento de los cuernos y astas; secciones esquemáticas. *A.* Berrendo. *B-D.* Cuernos de ganado vacuno o bovino. *E-I.* Astas de ciervo o alce. Compárese con la fig. 34-8.

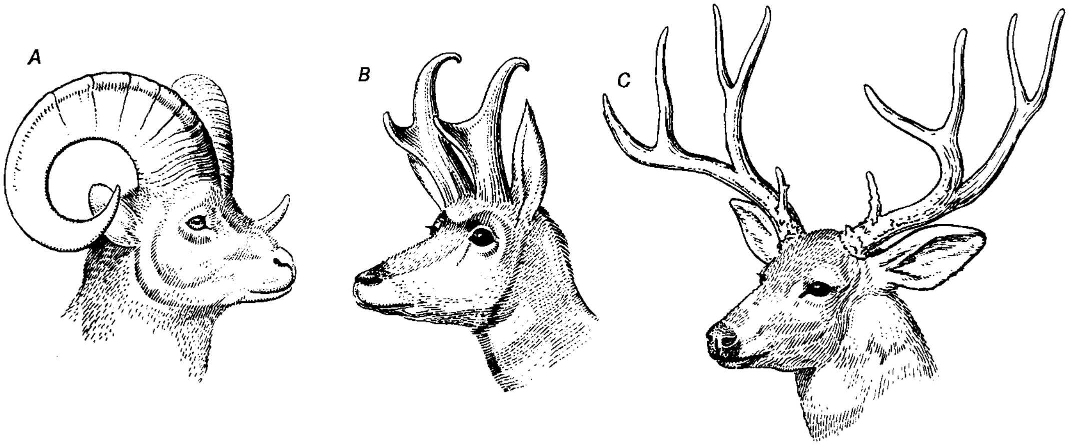


Fig. 34-8 Cuernos y astas. *A. Ovis canadensis* posee cuernos huecos (de queratina), permanentes, ambos sobre un eje óseo. *B.* El berrendo tiene cuernos delgados y huecos situados sobre ejes óseos y los cuernos se mudan cada año. *C.* El ciervo de cola negra tiene astas macizas y calcificadas que se mudan y crecen de nuevo cada año.

te, el rinoceronte y el hipopótamo poseen un pelaje muy esparcido, como el hombre. Las ballenas y el manatí son desnudos, con sólo unos pocos pelos alrededor de los labios. El pelaje de muchos mamíferos está diferenciado en una capa subyacente de pelo denso y fino que sirve para el aislamiento del cuerpo y un número menor de largos **pelos protectores** que protegen del desgaste. Alrededor de la nariz y de los ojos los carnívoros y roedores tienen largas **cerdas** sensitivas, o **vibrisas,** cuyas bases están rodeadas por fibras nerviosas sensitivas. Cuando los animales se mueven, estas cerdas reciben estímulos táctiles. Una rata sin estas cerdas no corre con libertad y se comporta anormalmente. Los equidnas, erizos y puercoespines están cubiertos por púas agudas y puntiagudas (pelos modificados). En la cola de los castores, ratas almizcleras, muchas ratas y ratones existen escamas con pelos entre ellas; los pangolines *(Manis)* tienen el cuerpo completamente cubierto de escamas. El armadillo posee una armadura articulada de escudos epidérmicos que recubren placas óseas y unos pocos pelos.

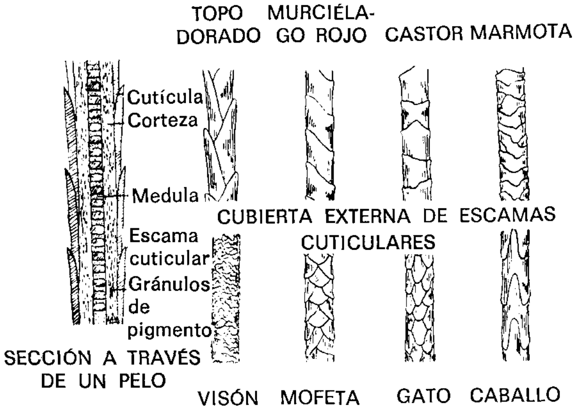


Fig. 34-9 Estructura del pelo de los mamíferos. *(Según Hausman.)*

El pelaje se cambia gradualmente mediante una **muda** periódica, de ordinario en otoño, de manera que se dispone de una cubierta nueva en invierno. La mayor parte de los mamíferos de regiones más frías (templadas) tienen también una muda de primavera que suministra un pelaje más corto y menos denso en verano. En las regiones nórdicas las comadrejas y las liebres poseen un pelaje de verano, pardo, que es reemplazado por otro blanco en la estación de las nieves. Cada pelo suele crecer hasta una longitud definida y luego se detiene, pero el cabello del hombre y las crines y colas de los caballos son de crecimiento continuo. Las variadas **distribuciones de color** de los mamíferos resultan de diferencias en la pigmentación del pelo. Algunos, como las zorras negras o blancas, son prácticamente monocromos, pero son comunes las bandas, listas, manchas u otras marcas.

Las ballenas y focas poseen una gruesa capa de grasa subcutánea que aísla el cuerpo y evita la pérdida de calor en el agua; la grasa de estos animales se emplea para extraer aceite en la industria ballenera.

34-18 Glándulas

Las **glándulas** su
ceas, iguales que
dulas olorosas d
marias que prodı
ras en el hombre
males que hume
ojo. Las **glándul**
lugares del cuerı
les en el ciervo,
los pécaris y algı
la cola en los pe
y rodean la regió
ras, castores, mc
ciones pueden s
fetas) o escasas
ciones sirven par
o un rastro olor
animales de una
nir a los sexos
medio de defens
está relacionado
míferos. Las **glán**
existir sólo en las
aunque reducidas
de los primates y
van al final del
hormona (la pro
hipófisis), con el
te las primeras f
y luego dejan de
de pezones suele
de pequeños por
yegua y la oveja
en algunos roedo
glándulas sudoríp
sa que al evapora
para enfriar el cı
bre, los caballos
localizadas en los
muchos roedores,
ser muy escasas o

34-19 Dentición

Los **dientes** de l
en forma y funció
parte de vertebrac
en cada orden d
para la clase de
son estrechos y có
que se alimentan

34-18 Glándulas

Las **glándulas** superficiales son: 1) glándulas sebáceas, *iguales que las descritas en el gato;* 2) glándulas olorosas de varios tipos; 3) glándulas mamarias que producen leche; 4) glándulas sudoríparas en el hombre y el caballo, y 5) glándulas lacrimales que humedecen y limpian la superficie del ojo. Las **glándulas olorosas** se hallan en diversos lugares del cuerpo: son suborbitales y metatarsales en el ciervo, están en posición dorsal media en los pécaris y algunas ardillas, entre los dedos y en la cola en los perros, entre los dedos en el cordero y rodean la región anal en el conejo, ratas almizcleras, castores, mofetas, comadrejas, etc. Las secreciones pueden ser abundantes y malolientes (mofetas) o escasas y delicadas (ardillas). Las secreciones sirven para: 1) delimitar, mediante un olor o un rastro oloroso, *territorios individuales,* para animales de una misma especie o de otra; 2) reunir a los sexos para el apareamiento, y 3) como medio de defensa. Este amplio empleo del olor está relacionado con la agudeza olfativa de los mamíferos. Las **glándulas mamarias** (fig. 34-10) suelen existir sólo en las hembras, pero se hallan también, aunque reducidas y no funcionales, en los machos de los primates y algunos otros mamíferos. Se activan al final del embarazo por la acción de una hormona (la prolactina del lóbulo anterior de la hipófisis), con el objeto de suministrar leche durante las primeras fases de crecimiento de las crías, y luego dejan de funcionar (pár. 8-12). El número de pezones suele ser mayor que el número usual de pequeños por camada; dos en el hombre, la yegua y la oveja, cuatro en el ganado vacuno y en algunos roedores y diez o doce en el cerdo. Las **glándulas sudoríparas** producen una secreción acuosa que al evaporarse en la superficie de la piel sirve para enfriar el cuerpo. Cubren el cuerpo del hombre, los caballos y otros mamíferos, pueden estar localizadas en los pies o en otras partes, como en muchos roedores, ovejas, vacas y perros o pueden ser muy escasas o faltar en las ballenas y focas.

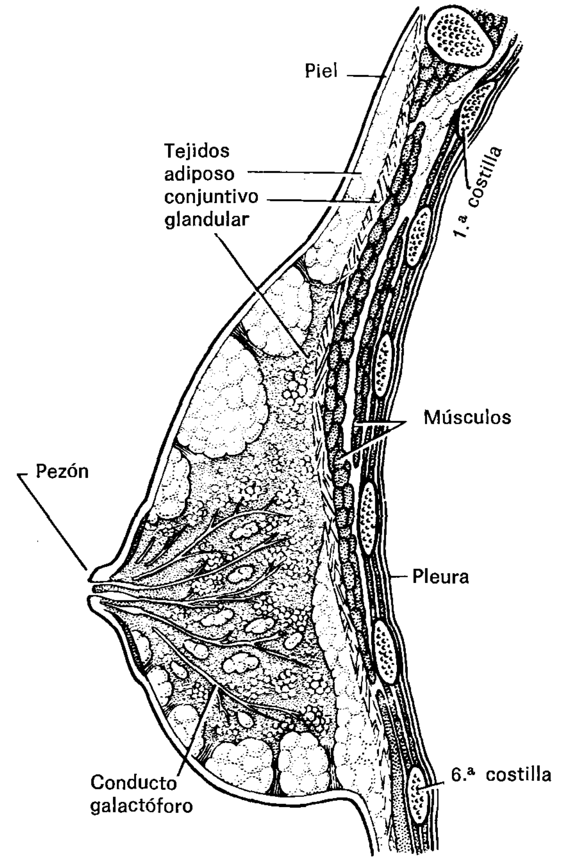


Fig. 34-10 Glándula mamaria humana en sección sagital; en inactividad. *(Según Testut.)*

34-19 Dentición

Los **dientes** de los mamíferos están diferenciados en forma y función, a diferencia de los de la mayor parte de vertebrados inferiores (figs. 34-11 a 34-13); en cada orden de mamíferos están especializados para la clase de alimento que utilizan. Los dientes son estrechos y cónicos en los topos y murciélagos, que se alimentan de insectos, y cortantes para desgarrar y perforar en los carnívoros. Los molares son aplanados, con cúspides bajas para aplastar distintas clases de alimentos en la ardilla, el cerdo y el hombre, y tienen estructura de lima con numerosas crestas de esmalte para triturar los vegetales en los ungulados y en muchos roedores. Los incisivos de los roedores sólo poseen esmalte en la superficie anterior, y la dentina posterior, más blanda, se desgasta más rápidamente, de manera que el diente tiene siempre la forma de cincel para roer. Los dientes pueden tener la corona baja, como en los gatos, o alta como en los molares de los caballos; pueden poseer raíces de crecimiento limitado o carecer de raíz y crecer continuamente a partir de una pulpa, como en los incisivos de los roedores. En los mamíferos superiores la dentición completa nunca excede de cuarenta y cuatro dientes y muchas especies tienen menos; fórmulas dentarias representativas son:

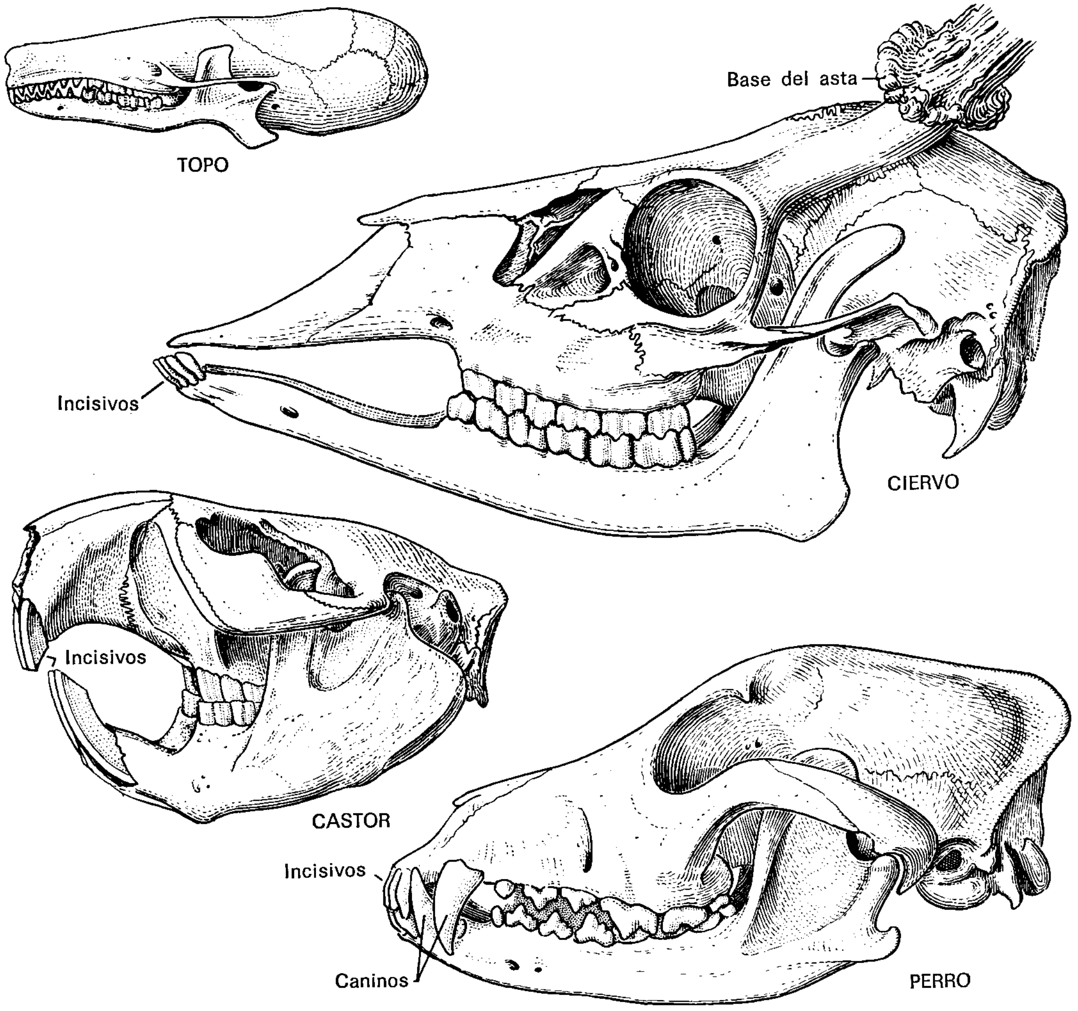


Fig. 34-11 Algunos tipos de cráneo y de dientes de mamífero; a escalas distintas. Topo (Orden INSECTÍVOROS): dientes finos y cónicos para coger insectos y gusanos. Ciervo (Orden ARTIODÁCTILOS): los incisivos inferiores cierran contra una almohadilla carnosa del maxilar superior, para «pellizcar» la hierba del suelo, que es masticada con los dientes laterales (premolares y molares), provistos de crestas de esmalte; sin caninos. Castor (Orden ROEDORES): dos pares de incisivos en forma de cincel que sirven para roer; sin caninos; premolares y molares con crestas de esmalte para masticar el alimento. Perro (Orden CARNÍVOROS): incisivos pequeños, caninos grandes para desgarrar y dientes laterales diferenciados para cortar y masticar.

topo y cerdo:

$$I\frac{3}{3}, C\frac{1}{1}, P\frac{4}{4}, M\frac{3}{3} \times 2 = 44$$

ratón y rata domésticos:

$$I\frac{1}{1}, C\frac{0}{0}, P\frac{0}{0}, M\frac{3}{3} \times 2 = 16$$

Los colmillos de los cerdos son caninos de gran tamaño, y los de los elefantes son incisivos superiores. Los monotremas adultos, algunos desdentados y las ballenas sin dientes carecen completamente de ellos.

34-20 Tubo digestivo

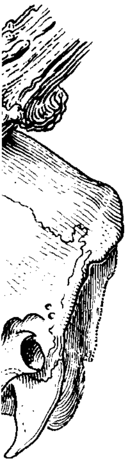
El intestino es corto en las especies que consumen alimentos concentrados, como insectos o carne, pero es largo en los roedores y ungulados que comen hierba u otros vegetales. Estos últimos poseen

---

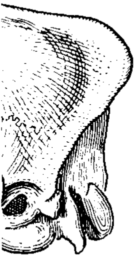
todos un gran ci
cional para la eno
lenta digestión. E
vo, el antílope, lo
ta de cuatro com
rápidamente su al
mastican ligerame
buscan un lugar
Regurgitan el alin
tican completame
Entonces pasa, p
timientos, de los
especializadas del
to cornificado co
buyen a la tritur

34-21 Distribuci

Los mamíferos ha
tes de la Tierra:
La morsa y algun
cos o antárticos
leones marinos e
las ballenas y ma
rata almizclera, e
aguas dulces. La
bosques son el h
voros y ungulado
densas selvas trop
del Ártico y en r
borícolas, lemure
queños carnívoros
boles, los topos y
sarius habitan ex
murciélagos, que
tran su alimento
hallan mamíferos
altas montañas, d
conejos se hallan
tación arbórea. C
distribución geog
Las limitaciones
tringidas, como p
de corteza blanda
las para construir
amplias como en
que se acomoda
riados.



/O



RRO

) (Orden
TIODÁC-
ior, para
nolares),
incisivos
esmalte
des para

, algunos desden-
carecen completa-

:ies que consumen
sectos o carne, pe-
ingulados que co-
tos últimos poseen

todos un gran **ciego** que proporciona espacio adicional para la enorme masa de alimento durante su lenta digestión. En los rumiantes, el ganado, el ciervo, el antílope, los camellos, etc., el estómago consta de cuatro compartimientos (fig. 34-14). Recogen rápidamente su alimento, lo mezclan con saliva, lo mastican ligeramente y lo pasan a la panza. Luego buscan un lugar seguro y tranquilo donde rumiar. Regurgitan el alimento en pequeñas masas, lo mastican completamente y luego lo vuelven a engullir. Entonces pasa, por turno, por los demás compartimientos, de los cuales los tres primeros son partes especializadas del esófago y poseen un revestimiento cornificado con crestas o pliegues que contribuyen a la trituración del alimento.

Historia natural

34-21 Distribución

Los mamíferos habitan prácticamente todas las partes de la Tierra: la tierra firme, el agua y el aire. La morsa y algunas focas viven en los mares árticos o antárticos y en el hielo, otras focas y los leones marinos en las costas marinas templadas, y las ballenas y marsopas en alta mar. El castor, la rata almizclera, el visón y la nutria habitan en las aguas dulces. Las praderas, los matorrales y los bosques son el hábitat de muchos roedores, carnívoros y ungulados. Otros mamíferos viven en las densas selvas tropicales, en las tundras sin árboles del Ártico y en regiones desiertas. Las ardillas arborícolas, lemures, muchos monos y algunos pequeños carnívoros viven principalmente en los árboles, los topos y los gófers del género *Geomys bursarius* habitan exclusivamente debajo tierra, y los murciélagos, que se alimentan de insectos, encuentran su alimento durante la noche en el aire. Se hallan mamíferos desde el nivel del mar hasta las altas montañas, donde algunas cabras monteses y conejos se hallan por encima del límite de la vegetación arbórea. Cada clase de mamíferos tiene una distribución geográfica y ecológica determinada. Las limitaciones de ambiente pueden ser muy restringidas, como para el castor, que requiere árboles de corteza blanda como alimento y aguas tranquilas para construir su alojamiento, o pu
amplias como en el cas
que se acom
ri

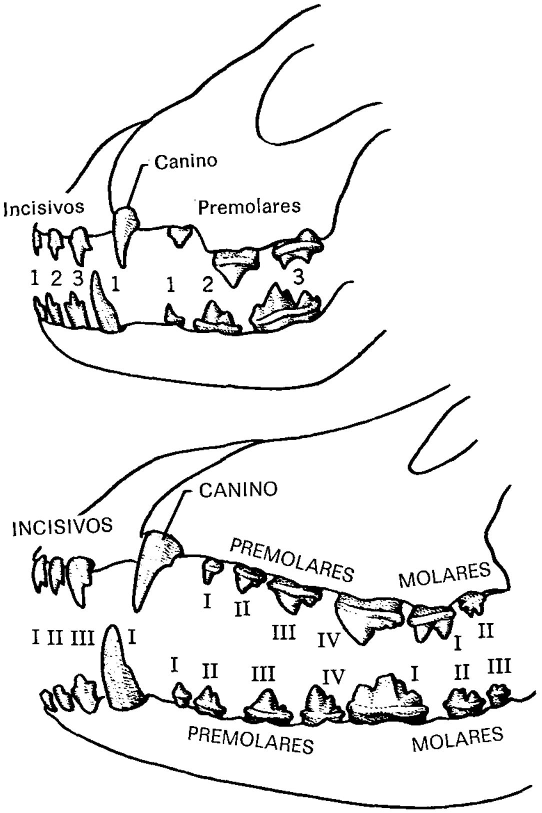
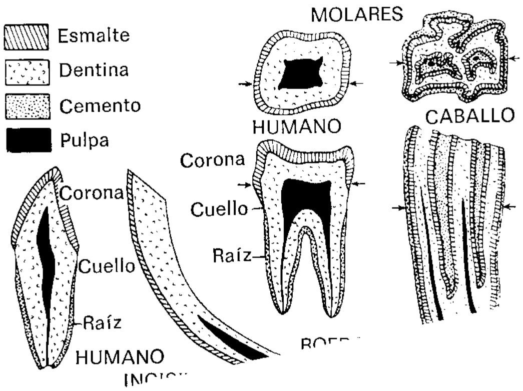


Fig. 34-12 Las dos denticiones del perro. *Arriba:* La dentición de leche de un perro joven, que es reemplazada más adelante. *Debajo:* La dentición permanente del adulto.



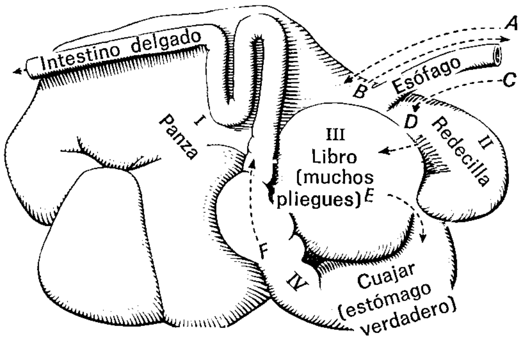


Fig. 34-14 El estómago de la vaca, un rumiante, con cuatro compartimientos. Las hierbas y alimentos semejantes descienden *(A)* por el estómago hacia la panza, vuelven *(B)* a la boca para ser masticados de nuevo (rumiación) y luego pasan *(C)* a la redecilla. El grano y otros alimentos más fuertes van inmediatamente a la redecilla. Mientras es digerido, el alimento pasa sucesivamente por *(D)* el libro, *(E)* el cuajar y *(F)* el intestino delgado.

34-22 Poblaciones

Muchos mamíferos son nocturnos o escondedizos, y pasan inadvertidos al hombre; su presencia se manifiesta por sus huellas u otros signos, pero para determinar su número es preciso preparar trampas o cazarlos. El visón, el puma y muchos roedores viven solitarios. Los lobos y las hienas a veces cazan en manadas, el perro de las praderas *(Cynomys)* y algunas ardillas terrícolas del Oeste de los Estados Unidos habitan en madrigueras coloniales, y los búfalos, antílopes, focas y leones marinos a menudo viven en manadas. En algunos primates se hallan grupos sociales.

La densidad de población varía según el número de escondrijos y de alimento disponibles. Las pequeñas musarañas y los ratones viven en número de 100 a 200 por hectárea, y las ardillas terrícolas grandes entre 4 y 20 por hectárea, el ciervo americano ocupa un promedio de 4 a 16 hectáreas por animal y el oso negro hasta 93 kilómetros cuadrados. Muchas focas y leones de mar disponen de mayores áreas de mar para buscar alimento y a menudo se reúnen en bandadas en la costa. El número de especies es mayor en las regiones tropicales y menor en las polares.

En muchas especies, la población es bastante constante, a menos que sea modificada por la sequía, inundaciones, falta de alimento, la acción del hombre o factores similares. Alcanza un máximo anual cuando nacen los pequeños y luego disminuye hasta llegar a la nueva estación de la cría. En las ratillas del género *Microtus*, los lemings *(Lemmus, Dicrostonyx)*, las liebres de patas blancas, las zorras árticas y otras especies de los estados del Norte, Canadá, Alaska y el norte de Europa, existen fluctuaciones cíclicas en las poblaciones. El ciclo es de unos cuatro años en los lemings, y de unos diez a once años en las zorras y liebres árticas. Las ratillas y los ratones caseros *(Mus musculus)* a menudo «irrumpen» con un gran aumento de número en un área limitada durante un tiempo corto.

34-23 Nidos y cobijos

Muchos mamíferos se buscan cobijos donde descansan, duermen, se resguardan contra las inclemencias del tiempo y crían a sus pequeños. Las grietas naturales de las rocas sirven a las ratas de bosque, conejos y algunos carnívoros. Los hoyos de los árboles se emplean por los ratones, ardillas, racunes, zarigüeyas y osos negros. Los murciélagos se guarecen en cavernas, árboles o edificios. Las ardillas arborícolas, algunas ratas de bosque y ciertos ratones construyen nidos entre el follaje de los árboles. Los conejos, ardillas terrícolas, tejones, coyotes y mofetas excavan galerías en el suelo. Los topos y los góferes del género *Geomys bursarius* viven en complicados sistemas de galerías debajo de la superficie del suelo. Los castores construyen diques para formar estanques donde pueden hacer flotar leños y, con bastones y barro, construir casas en forma de montículo que les sirven de guarida. En lugares de mucha nieve, los ciervos y los alces construyen, pisoteando, corrales de invierno donde pueden moverse y buscar alimento. Muchos pequeños roedores parten longitudinalmente fibras vegetales para formar un fino fieltro que sirve para tapizar un nido, caliente y blando.

34-24 Voz

Muchos mamíferos emplean a menudo su voz para la expresión de «emociones» y la transferencia de información entre los individuos. Los reclamos y notas sirven para: 1) anunciar un peligro; 2) intimidar a los enemigos; 3) reunir a las especies gregarias; 4) reunir a los sexos para el apareamiento, y 5) localizar a los padres o a los pequeños. El «lenguaje» suele consistir en gritos estereotipados, pero en los primates es más variado, y condujo al lenguaje articulado del hombre. Los pequeños murciélagos emiten cortas explosiones de notas ultrasónicas que, al chocar con los objetos próximos y

producir un eco,
y pueden ayudarl
plosiones por segu
do de duración, f
segundo). Lo mis
(28 000 a 60 000)
notas como chasq
para la ecolocació
dos agudos que p
ción con otros in
gunas grandes bal
ciones por segun
muchos kilómetro

34-25 Alimento

Los mamíferos un
dores (junto con l
marios (transform
viven de substan
de alimento a ani
feros **herbívoros** e
el bisonte y otros
los corzos, elefan
hojas y pequeños
Los conejos come
getales; las ardilla
ardillas arborícola
castores se alimen
de los sauces y ál
del de las conífer
que consumen a
constituyen ejemp
el racún (fig. 34-1
bre. Los mamífer
to, las comadrejas
nas con dientes c
son **piscívoros.** N
son exclusivament
rañas, mofetas y o
de insectos. Otros
men frutos, néctar
piro de los trópi
guívoro, vive excl
ños mamíferos tie
desproporcionadan
comen casi su pr
comprobado que
pio peso, en inse
roedores y los cier
tas cultivadas, y l
deros, pero los be
dadores exceden l

blancas, las zo-
tados del Norte,
pa, existen fluc-
;. El ciclo es de
de unos diez a
rticas. Las rati-
sculus) a menu-
o de número en
corto.

ijos donde des-
ontra las incle-
pequeños. Las
a las ratas de
ros. Los hoyos
atones, ardillas,
Los murciélagos
o edificios. Las
e bosque y cier-
el follaje de los
olas, tejones, co-
n el suelo. Los
ys bursarius vi-
lerías debajo de
s construyen di-
e pueden hacer
, construir casas
ven de guarida.
rvos y los alces
invierno donde
Muchos peque-
ite fibras vegeta-
sirve para tapi-

udo su voz para
transferencia de
Los reclamos y
peligro; 2) inti-
las especies gre-
el apareamiento,
os pequeños. El
s estereotipados,
lo, y condujo al
s pequeños mur-
de notas ultra-
etos próximos y

producir un eco, sirven para guiarles en el vuelo y pueden ayudarles a capturar presas (10 a 60 explosiones por segundo, cada una de 0,005 de segundo de duración, frecuencia 50 000 vibraciones por segundo). Lo mismo sucede con algunas musarañas (28 000 a 60 000). Las marsopas emiten series de notas como chasquidos que se supone que sirven para la ecolocación de animales cercanos, y silbidos agudos que pudieran servir para la comunicación con otros individuos de la misma especie. Algunas grandes ballenas producen sonidos (20 vibraciones por segundo) que pueden ser detectados a muchos kilómetros de distancia.

34-25 Alimento

Los mamíferos ungulados y la mayoría de los roedores (junto con los insectos) son consumidores primarios (transformadores de vegetales), puesto que viven de substancias vegetales y a su vez sirven de alimento a animales carnívoros. Entre los mamíferos **herbívoros** están el caballo, el ganado vacuno, el bisonte y otros que **pastan** hierbas, y el ciervo, los corzos, elefantes y jirafas que **ramonean** las hojas y pequeños tallos de los arbustos y árboles. Los conejos comen hierbas y la corteza de los vegetales; las ardillas consumen muchas semillas; las ardillas arborícolas comen nueces y piñones; los castores se alimentan exclusivamente del cámbium de los sauces y álamos blancos y los puercoespines del de las coníferas. Son **omnívoros** los mamíferos que consumen alimentos animales y vegetales; constituyen ejemplos de ello las ratas domésticas, el racún (fig. 34-15), los osos, los cerdos y el hombre. Los mamíferos **carnívoros** comprenden el gato, las comadrejas, el visón. Las focas y las ballenas con dientes consumen principalmente peces y son **piscívoros.** Numerosos murciélagos pequeños son exclusivamente **insectívoros,** y los topos, musarañas, mofetas y otros también viven en gran parte de insectos. Otros murciélagos son **frugívoros** (comen frutos, néctar y polen), y el murciélago vampiro de los trópicos del Nuevo Mundo es **sanguívoro,** vive exclusivamente de sangre. Los pequeños mamíferos tienen requerimientos alimenticios desproporcionadamente grandes; algunos ratones comen casi su propio peso diariamente, y se ha comprobado que una musaraña consume su propio peso, en insectos, en veinticuatro horas. Los roedores y los ciervos pueden alimentarse de plantas cultivadas, y los coyotes a menudo matan corderos, pero los beneficios que producen los depredadores exceden los perjuicios que causan.

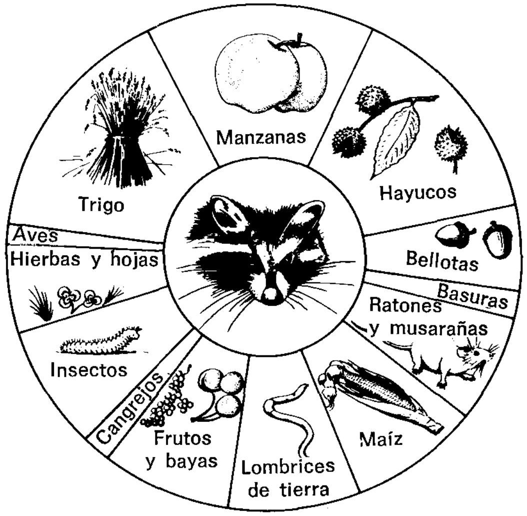


Fig. 34-15 Proporción de diferentes alimentos consumidos por un mamífero omnívoro, el mapache ***(Procyon),*** **durante el otoño y el invierno.** *(De Hamilton, American mammals.)*

Los mamíferos sobrellevan la escasez de alimento de varias maneras. Los búfalos que antes habitaban en las grandes llanuras realizaban una **emigración** regular hacia las praderas del Norte en verano y se retiraban a otras, muy hacia el sur, en invierno. Algunos ciervos de los estados del oeste de los EE.UU. emigran hacia la Sierra de las Cascadas y las Montañas Rocosas en verano y, en invierno, se retiran a las colinas de la base de estas montañas cuando profundos mantos de nieve cubren las altas cordilleras. Las manadas de antílopes y de cebras de África se desplazan en busca de forrajes herbáceos o arbustos que constituyen su alimento. Algunos murciélagos, como las aves insectívoras, abandonan sus ambientes norteños de verano cuando los insectos empiezan a escasear y emigran en invierno hacia el sur.

Las ardillas, los chipmunks y las ratas canguro recogen semillas en las bolsas de sus mejillas y las **almacenan** enterrándolas en el suelo. El lagomorfo americano *Ochotona* corta y cura varias plantas durante el verano; almacena estos materiales en lugares secos («graneros») bien aireados, entre las rocas de su alto ambiente de montaña, para comérselos cuando la región se cubre del manto invernal de nieve.

La **temperatura del cuerpo** de muchos mamíferos está estrechamente regulada; algunos murciélagos, que se refugian en las cuevas frías durante el día tienen que irse «calentando» antes de salir en busca de alimento.

CATOLICA BIBLIOTECA

Las ardillas terrícolas, los chipmunks, las marmotas y otros roedores, así como algunos insectívoros de zona templada y los murciélagos, practican el sueño invernal o **invernación** para resistir a la escasez de alimentos del invierno. Durante el sueño invernal disminuye el metabolismo, alcanzando un nivel bajo; la respiración y los latidos del corazón son más lentos y se reduce mucho la temperatura del cuerpo. El exceso de grasa acumulado antes del sueño invernal sirve de combustible para mantener la vida durante todo el período de sueño en que el animal no come. Algunas ardillas terrícolas del norte hibernan durante unos dos tercios del año. En los osos la duración varía con la latitud.

34-26 Enemigos

Los mamíferos herbívoros son presa de varios animales carnívoros, según su tamaño. Los tigres devoran ciervos; los leones africanos, antílopes y cebras; los pumas, lobos y coyotes devoran a los ciervos americanos, y así sucesivamente hasta llegar a los pequeños ratones, que son devorados por las comadrejas. Los halcones y las lechuzas capturan ratones, ratas y conejos, y algunas grandes serpientes se alimentan de roedores. El hombre es el principal enemigo. Caza a muchas especies como deporte, pone trampas para capturar animales de peletería y mata por distintos procedimientos a los depredadores que atacan a los animales domésticos y a los roedores que se comen las plantas cultivadas. También altera amplias zonas que luego no pueden mantener las poblaciones de mamíferos salvajes. Los mamíferos son huéspedes de distintos parásitos y enfermedades (tabla 25-1) que pueden reducir su vitalidad o determinar su muerte.

34-27 Reproducción

En los mamíferos la fecundación es siempre interna y los pequeños se alimentan de leche después del nacimiento. Los mamíferos inferiores, los ornitorrincos y los equidnas (MONOTREMAS) ponen huevos como los de los reptiles, de 1,3 a 2,5 cm de diámetro, que son incubados. Las zarigüeyas y canguros y otros marsupiales tienen huevos diminutos que se desarrollan durante algunos días en el útero. Luego, los «fetos» inmaduros se arrastran hasta la bolsa ventral o marsupio existente en el abdomen de las hembras, se adhieren firmemente a los pezones de las glándulas mamarias para nutrirse, y permanecen allí hasta que se completa el desarrollo. En los mamíferos superiores los diminutos huevos son retenidos durante un largo período en el útero, el cual se modifica para recibirlos y nutrirlos mediante el desarrollo de una placenta (figs. 10-15 y 34-16).

La mayor parte de los mamíferos tienen estaciones de cría bastante definidas, a menudo en invierno o en primavera. Muchos sólo tienen una cría al año, otros más de una, y el ratón doméstico y las ratas pueden criar en todas las estaciones. En los roedores, los testículos aumentan de tamaño y descienden al escroto, para convertirse en funcionales, durante la estación de la cría, luego decrecen de tamaño y vuelven al abdomen. Muchos mamíferos no pueden reproducirse si los testículos no descienden al escroto **(criptorquidia)**, ya que en la elevada temperatura del abdomen no pueden producirse espermatozoides viables. Los alces machos son más pendencieros durante la estación del apareamiento, y otros mamíferos tienen gritos especiales para atraer al otro sexo, como ocurre en el gato doméstico y el ganado vacuno.

Las hembras de los mamíferos experimentan un **ciclo del estro** periódico caracterizado por una serie de cambios celulares en el útero y en la vagina y por diferencias en el comportamiento. Las fases sucesivas se denominan diestro (período de calma), proestro (preparación para el apareamiento), estro o «celo» (aceptación del macho) y metestro (cambios regresivos). La descarga de los huevos del ovario suele ocurrir al final del estro o después. Las ratas hembras están en celo unas pocas horas cada cuatro días, la vaca tiene períodos que duran veinticuatro horas cada dieciocho o veintiún días, y la perra está en estro durante seis a doce días aproximadamente cada seis meses. Las conejas y los hurones suelen aparearse en cualquier momento. El estro, el embarazo y la lactancia están regulados por hormonas del hipotálamo, la glándula pituitaria y de los ovarios; los factores ambientales, como la longitud del día y temperatura, afectan a la actividad de la pituitaria.

Las relaciones entre los sexos durante el período reproductor son variadas. En algunos carnívoros el macho permanece con la hembra y la ayuda a recoger alimento hasta que los pequeños son destetados. Otros muchos mamíferos verifican un apareamiento **promiscuo**, apareándose uno o más machos con una hembra durante su período receptivo. La **poligamia**, el apareamiento de un macho con varias o muchas hembras, es lo habitual en los leo-

---

Fig.
entr
con
bico
cent

nes de mar, la
llos salvajes y
embarazo, suel
El tiempo en
es el siguiente:
mún, 21,5 a 2
hurón, 40; la z
mésticos, 60; el
el cordero y los
marta, 259 a 27
elefante, unos 2
El número de
versamente pro
el caballo, 1;
carnívoros, 3 a
La rata negra
domésticas unos
pueden llegar a
zo. Los grandes
pequeño por a
un período de
das, son más pr
cautivas, produj
de 78 a 83 pequ
Los pequeños
género *Lepus (j*
doméstico, que
recubiertos de
tos y pueden a
cambio, los pe
(Oryctolagus),
de los roedores
les, son desnud
antes de andar,
Los pequeños d

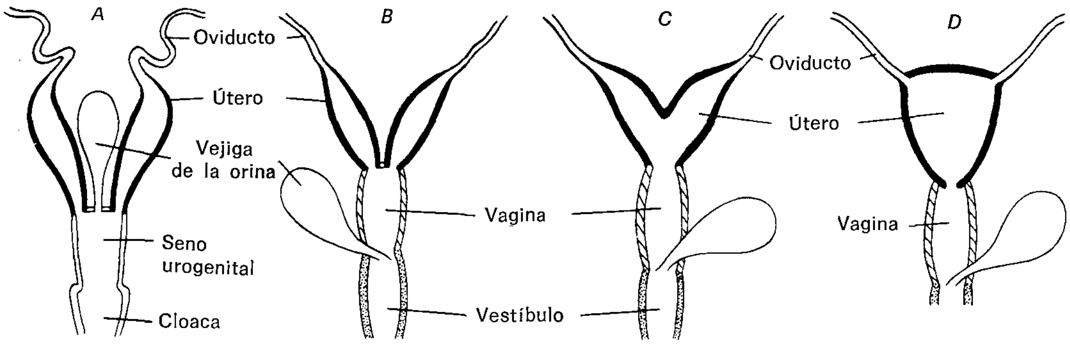


Fig. 34-16 Tipos de úteros. *A.* Ornitorrinco (MONOTREMAS); los oviductos separados (úteros) entran en un seno urogenital que comunica con la cloaca. *B.* Conejo (LAGOMORFOS); útero doble, con cuernos separados que comunican con una vagina común. *C.* Vaca (ARTIODÁCTILOS); útero bicorne, cuernos parcialmente fusionados. *D.* Humano (PRIMATES) útero simple, con una cámara central común y sin cuernos.

nes de mar, las focas, el ganado vacuno, los caballos salvajes y los alces. El período de **gestación,** o embarazo, suele variar según el tamaño.

El tiempo en días en algunos mamíferos comunes es el siguiente: el ratón doméstico, 21; la rata común, 21,5 a 22; el conejo doméstico, 30 a 32; el hurón, 40; la zorra negra, 51; el gato y el perro domésticos, 60; el conejo de Indias, 68; el cerdo, 114; el cordero y los corzos, 149; el ciervo, 203 a 208; la marta, 259 a 275; la vaca, 280; el caballo, 336; el elefante, unos 20 meses.

El número de pequeños por camada suele ser inversamente proporcional al tamaño; el elefante y el caballo, 1; el cordero y el ciervo, 1 o 2; los carnívoros, 3 a 5; los roedores, 2 o 3 a 8 o 9. La rata negra tiene un promedio de 6 y las ratas domésticas unos 8, pero las hembras de esta última pueden llegar a tener 15 embriones en un embarazo. Los grandes mamíferos suelen producir sólo un pequeño por año, pero las especies menores, con un período de gestación más corto y varias camadas, son más prolíferas. Un par de ratas de prado, cautivas, produjo de 13 a 17 camadas, con un total de 78 a 83 pequeños en un año.

Los pequeños de las liebres y de los conejos del género *Lepus (jack rabbit),* del ciervo y del ganado doméstico, que son **precoces,** están completamente recubiertos de pelo al nacer, tienen los ojos abiertos y pueden andar en seguida (figura 34-17). En cambio, los pequeños de los conejos verdaderos *(Oryctolagus),* de *Sylvilagus,* de la mayor parte de los roedores y de los carnívoros, **que son altriciales,** son desnudos, ciegos e indefensos al nacer, y, antes de andar, deben desarrollarse más en el nido. Los pequeños de todos los mamíferos reciben cuidados paternos y protección antes de que puedan llevar vida independiente.

Algunos pequeños ratones pueden criar pocas semanas después del nacimiento, mientras que los grandes mamíferos terrestes requieren varios años antes de llegar a la madurez sexual; las grandes ballenas, no obstante, crían en el segundo o tercer año de vida.

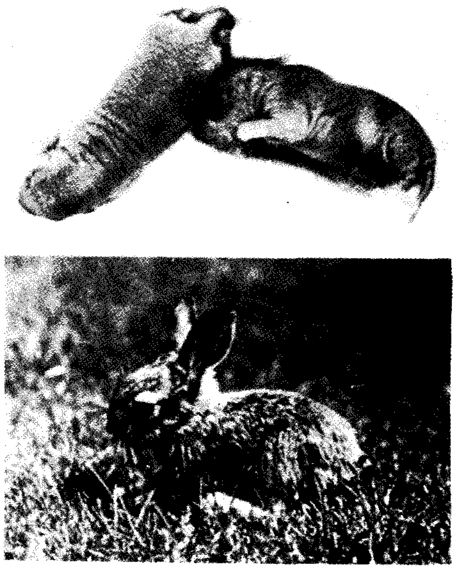


Fig. 34-17 Mamíferos jóvenes. *Arriba:* Ratas, nacidas desnudas, ciegas e indefensas; requieren ser alimentadas y cuidadas en el nido antes de que puedan adquirir la independencia. *Abajo:* Conejo del género *Lepus,* completamente cubierto de pelo y con los ojos abiertos al nacer, puede andar en seguida. *(Fotografías de T. I. Storer.)*

La vida media es apenas de un año en algunos roedores pequeños y musarañas, y, generalmente, es proporcional al tamaño en las especies mayores; no obstante, ningún mamífero, ni siquiera en cautividad, alcanza la vida media del hombre. El elefante indio, que es el que se ve generalmente en los zoológicos, es el más longevo de los mamíferos (a excepción del hombre) y alcanza una edad aproximada de 70 años.

34-28 Relaciones con el hombre

Desde los tiempos más primitivos los mamíferos han servido o perjudicado al hombre de distintas maneras. Algunos son básicos para su alimento, para su vestido y para otras necesidades, pero otros han constituido un peligro físico o una fuente de enfermedades, y algunos perjudican su propiedad. Las pinturas rupestres del hombre primitivo de Europa representan escenas de caza; el gran interés de todos los pueblos por la caza demuestra una continua relación entre el hombre y los mamíferos.

Los esquimales del Ártico emplean la grasa de ballena y de foca como combustible, las pieles de caribú para vestidos, los cueros de foca para calzado y las pieles de otras especies para fabricar botes. Los indios de las llanuras subsistían en gran parte gracias a los búfalos: empleaban su carne como alimento, sus pellejos para construir tiendas y sus tendones para coser. Las razas civilizadas de los países nórdicos han empleado las pieles como vestido durante muchos siglos, y gran parte de las primeras exploraciones de Norteamérica fueron llevadas a cabo por tramperos, en busca de pieles. Actualmente, la demanda de pieles sostiene una industria. Las pieles naturales densas y suaves, de colores agradables, como las de marta, armiño, foca y castor, alcanzan los precios más altos. Millones de ratas almizcleras, mofetas y zarigüeyas se capturan todavía en los Estados Unidos y números menores de otros animales de peletería. La cría de zorras negras y visones en granjas peleteras resulta lucrativa. Las pieles de conejo, gato doméstico, ratas almizcleras y otras especies se tiñen, recortan o desfiguran de otras maneras para que se parezcan a pieles más caras.

El hombre civilizado caza actualmente por placer y recreo. Los alces, antes, cabras monteses y osos constituyen la caza mayor y se buscan por sus cabezas, pellejos y carne; formas menores tales como el racún, las zarigüeyas, conejos y ardillas son perseguidas por millares de cazadores.

Los mamíferos vivos, especialmente los de las especies mayores o más raras, se exhiben en muchos jardines zoológicos y en los parques nacionales son protegidos para que los puedan ver muchos visitantes a corta distancia.

Entre los mamíferos perjudiciales se hallan los que dañan a las plantas cultivadas y a los animales domésticos, los que transmiten enfermedades y los grandes mamíferos que resultan peligrosos para el mismo hombre. Los conejos, marmotas y algunos ratones comen en los huertos, campos de alfalfa o trébol y pueden roer la corteza de los árboles. En los Estados del Oeste americano las ardillas terrícolas perjudican las cosechas de cereales y de otras plantas agrícolas, y los gófers *(Geomys bursarius)* comen raíces de las plantas en los huertos y campos. Las ratas y ratones domésticos, que se han extendido por muchos países con los barcos mercantes, producen muchos daños. Invaden toda clase de edificios, roen y consumen toda clase de substancias alimenticias y destruyen muchos objetos. Los carnívoros o mamíferos depredadores, en estado libre se alimentan de otros animales apropiados a su tamaño, desde roedores hasta ciervos. Los lobos, coyotes, gatos salvajes y osos también cazan animales domésticos, corderos, vacas, cerdos y gallinas. Desde el principio de la agricultura, la humanidad ha tratado de limitar los daños producidos por los roedores a sus cultivos y propiedades, y los causados por los depredadores a sus animales domésticos.

Importantes enfermedades de los mamíferos que pueden transmitirse al hombre son la peste, el tifus y la rabia de las ratas domésticas; la peste, las fiebres recurrentes, la fiebre maculosa y la tularemia de varias especies de roedores salvajes, la triquina de las ratas, el cerdo y los gatos, y la rabia de los murciélagos y diversos carnívoros.

34-29 Animales domésticos

Varios mamíferos han sido domesticados —domados y criados en cautividad— para servir a las necesidades del hombre. Esto empezó hace muchos siglos en Asia (pár. 35-22), de donde son nativas muchas de las formas salvajes. El caballo, el buey y el camello sirven para el transporte y la tracción; el ganado vacuno, los corderos y las cabras suministran carne y leche; el cerdo y el conejo, carne, y todos suministran pellejos que, curtidos, dan el cuero. La lana y el pelo de los corderos y cabras se hila y se teje luego en fábricas. El perro es un guardián y un amigo, se emplea para cazar, a veces

constituye un an
primitivos se lo c
Se han obtenid
ballos, vacas, co
plearlos con dete
artificial en la cri
de sus antepasad
formación, el co
otros rasgos, aun
males. Constituye
ganado vacuno la
Frisones (grande
(gran cantidad de
da con tres utilid
míferos y las ave
parte de las prot
bre, junto con el
necesidades de l
nadera se ocupa
domésticos, y la
animales, distribu
ductos.

34-30 Mamífero

Los mamíferos p
reptiles cinodont
tes diferenciados.
pequeñas y hay
nes extinguidos
bulas encontrado
ron de tamaño y
da. En el Cretác
sectívoros parecid
los mamíferos su
timo grupo. Al te
de los reptiles (d
cieron los mamíf
rie de troncos a
†TENIODONTOS, †
†AMBLÍPODOS), y
nos. La era cenoz
denomina edad d
miembros de este
minante. Aproxim
órdenes de mamí
totalmente por fo
más contienen, ad
algunas o muchas
Algunos rasgos
mamíferos, comp
dos cóndilos occi

se exhiben en mu-
s parques naciona-
uedan ver muchos

iales se hallan los
das y a los anima-
en enfermedades y
tan peligrosos para
marmotas y algu-
s, campos de alfal-
teza de los árboles.
ano las ardillas te-
de cereales y de
fers *(Geomys bur-*
tas en los huertos
domésticos, que se
ses con los barcos
ños. Invaden toda
men toda clase de
uyen muchos obje-
s depredadores, en
ros animales apro-
lores hasta ciervos.
jes y osos también
leros, vacas, cerdos
e la agricultura, la
r los daños produ-
ivos y propiedades,
ores a sus animales

los mamíferos que
on la peste, el tifus
icas; la peste, las
culosa y la tulare-
res salvajes, la tri-
s gatos, y la rabia
rnívoros.

esticados —doma-
ara servir a las ne-
pezó hace muchos
donde son nativas
El caballo, el buey
orte y la tracción;
y las cabras sumi-
y el conejo, carne,
e, curtidos, dan el
orderos y cabras se
s. El perro es un
para cazar, a veces

constituye un animal de carga y algunos pueblos primitivos se lo comen.

Se han obtenido muchas razas especiales de caballos, vacas, corderos, cerdos y perros para emplearlos con determinados fines, mediante selección artificial en la cría. Algunos de ellos difieren mucho de sus antepasados salvajes en el tamaño, la conformación, el color, la capacidad reproductora y otros rasgos, aunque no se han creado nuevos animales. Constituyen ejemplos de estas razas en el ganado vacuno las de Hereford (bueyes), Holstein-Frisones (grandes productores de leche), Jersey (gran cantidad de manteca en la leche) y suiza parda con tres utilidades (carne, leche y tiro). Los mamíferos y las aves domésticos suministran la mayor parte de las proteínas en la alimentación del hombre, junto con el pescado, y solucionan otras muchas necesidades de la vida moderna. La industria ganadera se ocupa de la cría de los mamíferos y aves domésticos, y la industria carnicera mata a estos animales, distribuye la carne y recoge los subproductos.

34-30 Mamíferos fósiles

Los mamíferos probablemente se originaron de los reptiles cinodontos del Triásico, que poseían dientes diferenciados. Las formas más primitivas eran pequeñas y hay pocos fósiles. Se conocen 5 órdenes extinguidos del Jurásico por dientes y mandíbulas encontrados. Las razas posteriores aumentaron de tamaño y adquirieron una estructura variada. En el Cretácico aparecieron marsupiales e insectívoros parecidos a musarañas, y se admite que los mamíferos superiores se originaron de este último grupo. Al terminar el Cretácico la mayor parte de los reptiles (dinosaurios) desaparecieron y florecieron los mamíferos. Primero aparecieron una serie de troncos arcaicos de forma torpe (órdenes †TENIODONTOS, †CREODONTOS, †CONDILARTROS y †AMBLÍPODOS), y luego aparecieron los tipos modernos. La era cenozoica (Paleoceno a Pleistoceno) se denomina edad de los mamíferos debido a que los miembros de este grupo constituyeron el grupo dominante. Aproximadamente la mitad de todos los órdenes de mamíferos conocidos están formados totalmente por formas extinguidas y todos los demás contienen, además de los representantes vivos, algunas o muchas que han desaparecido.

Algunos rasgos estructurales importantes de los mamíferos, comparados con los reptiles, son: 1) dos cóndilos occipitales en lugar de uno; 2) cada rama de la mandíbula inferior formada por un hueso, no por varios; 3) la mandíbula directamente articulada sobre el cráneo, no por medio del cuadrado; 4) dientes diferenciados y con sólo dos denticiones (de leche y permanentes), en lugar de iguales y con numerosas denticiones, y 5) cuerpos de las vértebras y huesos largos que se osifican a partir de tres centros en lugar de uno.

Los factores que condujeron al desarrollo de los mamíferos se ha inferido que fueron el aumento de la aridez desde el Pérmico en adelante, lo cual hizo necesaria la rapidez de locomoción, y los climas glaciales más fríos, en los que los animales con temperatura del cuerpo regulada, que andaban con el cuerpo separado del suelo, era más probable que sobrevivieran.

Algunos mamíferos primitivos eran extraordinariamente abundantes, según puede juzgarse por la cantidad de dientes y esqueletos que se han hallado. Los restos fósiles de carnívoros, ballenas, proboscidios, caballos, camellos y otros son suficientemente numerosos para permitir a los paleontólogos seguir su evolución con cierto detalle. La filogenia de algunos grupos puede seguirse a través de los distintos períodos geológicos de un continente. En otros casos aparece repentinamente un grupo en las rocas, sin ningún dato que permita deducir quiénes fueron sus antepasados inmediatos o de dónde procedía.

Clasificación

Clase Mamíferos (Mammalia).

Cuerpo generalmente cubierto de pelo; piel con varias glándulas; cráneo con 2 cóndilos occipitales; mandíbulas generalmente con dientes diferenciados en alvéolos; miembros adaptados para andar, trepar, excavar, nadar o volar; dedos con garras, uñas o pezuñas; corazón de 4 cámaras, con sólo el arco aórtico izquierdo; pulmones grandes y elásticos; un diafragma entre las cavidades torácica y abdominal; machos con pene; fecundación interna; huevos pequeños a diminutos, por lo general retenidos en el útero para su desarrollo; las hembras con glándulas mamarias que secretan leche para alimentar las crías; temperatura del cuerpo regulada (homeotermos); Triásico a Reciente; 4060 especies vivientes (muchas subespecies) y numerosas formas fósiles.

Subclase 1. Prototerios (Prototheria).

Infraclase 1. †Eoterios (Eotheria).

Orden 1. †Triconodontos (Triconodonta). Carnívoros, tamaño de un gato; *I* 4, *C* 1, *P* 3-4, *M* 4-5, con 3 cúspides no exactamente iguales en hilera; Triásico superior a Cretácico inferior. *†Eozostrodon, †Triconodon.*

Orden 2. †Docodontos (Docodonta). Probablemente omnívoros, tamaño de un gato; *I* 3?, *C* 1, *P-M* 10?; molares superiores en forma de 8; molares inferiores cuadrados; Jurásico superior. *†Docodon, †Haldanodon.*

Infraclase 2. Ornitodelfos (Ornithodelphia).

Orden 3. Monotremas (Monotremata). Mamíferos ponedores de huevos. Con coracoides y precoracoides; sin pabellón de la oreja; dientes solamente en los jóvenes, los adultos con pico córneo; con cloaca; los uréteres se abren en la pared dorsal del conducto urogenital; testículos abdominales; el pene sólo conduce los espermatozoides; oviductos diferenciados que entran separadamente en la cloaca; sin útero o vagina; glándulas mamarias sin pezones; hembras ovíparas; región australiana. *Ornithorhynchus anatinus,* ornitorrinco (fig. 34-18), este de Australia y Tasmania, 45 a 50 cm de longitud; pico parecido al del pato, bolsas internas en las mejillas, pies con membranas interdigitales anchas, cola plana parecida a la del castor, machos con una especie de espolón en el talón, parecido al de los gallos, en comunicación con una glándula venenosa; acuático, construye galerías de hasta 12 m de longitud en las orillas de los ríos; se alimenta de invertebrados de agua dulce, que conserva en las bolsas de las mejillas; durante la primavera (agosto a diciembre) la hembra construye un nido con raíces, hojas, etc., en la galería excavada y pone de 1 a 3 huevos de unos 1,3 a 2 cm, con una cáscara fuerte, blanca y flexible; probablemente los incuba; las crías, que al nacer miden unos 25 mm de longitud, se alimentan lamiendo la leche secretada por las glándulas mamarias esparcidas por el abdomen de la hembra. *Tachyglossus, Zaglossus,* equidnas, Australia, Tasmania, Nueva Guinea y Papuasia. *T. aculeatus,* de Australia, 43 centímetros de longitud, pico alargado y cilíndrico, lengua extensible, cuerpo cubierto con pelos y espinas gruesas, patas cortas, 3 a 5 dedos con garras; nocturno, se alimenta de hormigas que busca debajo de las piedras; la hembra pone 1 huevo que probablemente lleva en una bolsa (marsupio) del abdomen.

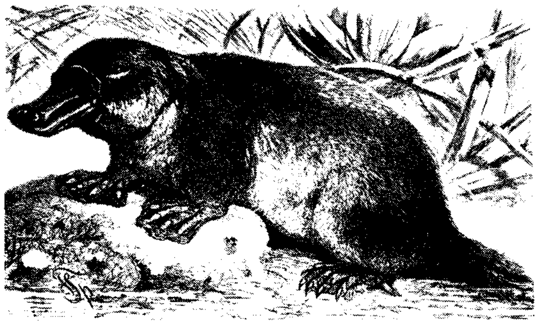


Fig. 34-18 Un mamífero ponedor de huevos, el ornitorrinco *(Ornithorhynchus anatinus,* **orden MONOTREMAS) de Australia.** *(Según Vogt y Specht, The natural history of animals, Blackie & Sons, Ltd.)*

Infraclase 3. †Aloterios (Allotheria).

Orden 4. †Multituberculados (Multituberculata). Herbívoros; análogos a los roedores placentarios en tamaño y función; altamente especializados y variados en su forma; cráneo fuerte, parecido al de un castor; incisivos 1 +/1, sin caninos, molares con 2 o 3 hileras de tubérculos; Jurásico superior a Eoceno. *†Taeniolabis, †Ptilodus.*

Subclase 2. Terios (Theria). Mamíferos marsupiales y placentarios. El oído suele tener pabellón; dientes, por lo general, tanto en los jóvenes como en los adultos, diferenciados por la forma y la función; suele faltar la cloaca; los uréteres se abren en la base de la vejiga de la orina; los testículos de los machos se hallan generalmente en un saco escrotal, y los vasos deferentes y la vejiga de la orina se abren en una uretra común en el pene; en las hembras cada oviducto está diferenciado en una parte superior, o trompa de Falopio, y una parte inferior uterina, desembocando ambas en una vagina distinta; las glándulas mamarias tienen pezones; las hembras dan a luz descendencia viva (vivíparos).

Infraclase 1. †Pantoterios (Pantotheria).

Orden 5. †Simetrodontos (Symmetrodonta). Carnívoros, tamaño mediano; *I* 3, *C* 1, *P* 3?, *M* 7; molares simétricamente triangulares, con una cúspi-

de grande y dos
tácico inferior.

Orden 6. †Pa
culados (Tritub
queño; sólo se
M hasta 7 u 8;
lares, con 3 cú
Cretácico inferic

Infraclase 2. M

Orden 7. Ma
marsupiales o c
supiales) genera
les en las dos n
ner un marsupi
piales que rode
y vagina dobles;
dación interna;
pero a los poco
se arrastran has
adhiere estrecha
mario, y perman
hasta que está
las crías se reti
tección; Cretáci

(Nota: Todos lo
de los Didélfii
gidos a Austral
nantes y han oc
ecológicos; muc
anteriores y pos
nen las patas po
su tamaño oscil
de un canguro

Didélfidos (
nas. Hocico larg
Chironectes, zar
Sudamérica; *D*
Virginia (fig. 34
Wisconsin hasta
xico, introducid
prensil; se esco
ca del agua; o
13 mamas; los
edad (11 mm
marsupio y per
durante 50 o 60
se fingen muer
caza y se come
Dasiúridos

as de los ríos; se
ıa dulce, que con-
s; durante la pri-
hembra construye
n la galería exca-
unos 1,3 a 2 cm,
y flexible; proba-
ue al nacer miden
entan lamiendo la
s mamarias espar-
bra. *Tachyglossus,*
Tasmania, Nueva
, de Australia, 43
rgado y cilíndrico,
to con pelos y es-
dedos con garras;
gas que busca de-
pone 1 huevo que
lsa (marsupio) del

ria).

(Multituberculata).
dores placentarios
e especializados y
fuerte, parecido al
in caninos, molares
; Jurásico superior
ıs.

níferos marsupiales
ıer pabellón; dien-
óvenes como en los
rma y la función;
res se abren en la
os testículos de los
en un saco escro-
ejiga de la orina se
n el pene; en las
iferenciado en una
ılopio, y una parte
ambas en una va-
marias tienen pezo-
cendencia viva (vi-

otheria).

mmetrodonta). Car-
, *C* 1, *P* 3?, *M* 7;
ares, con una cúspi-

de grande y dos pequeñas; Triásico superior a Cretácico inferior. †*Kuehneotherium;* †*Eurylambda.*

Orden 6. †Pantoterios (Pantotheria) o Trituberculados (Trituberculata). Carnívoros; tamaño pequeño; sólo se conocen mandíbulas; *I* 4, *C* 1, *P* 4, *M* hasta 7 u 8; molares asimétricamente triangulares, con 3 cúspides grandes; Jurásico medio a Cretácico inferior. †*Amphitherium;* †*Melanodon.*

Infraclase 2. Metaterios (Metatheria)

Orden 7. Marsupiales (Marsupialia). Mamíferos marsupiales o con bolsa. Huesos epipúbicos (marsupiales) generalmente presentes; incisivos desiguales en las dos mandíbulas; las hembras suelen tener un marsupio (bolsa ventral) o pliegues marsupiales que rodean los pezones del abdomen; útero y vagina dobles; generalmente sin placenta; fecundación interna; el desarrollo se inicia en el útero, pero a los pocos días los fetos prematuros salen y se arrastran hasta el marsupio, donde cada uno se adhiere estrechamente, con la boca, al pezón mamario, y permanece (como un «feto mamante») allí hasta que está completamente formado; después las crías se retiran al marsupio en busca de protección; Cretácico a Reciente.

(Nota: Todos los marsupiales vivientes, a excepción de los Didélfidos y Cenoléstidos, *están restringidos a Australia, donde son los mamíferos dominantes y han ocupado numerosos y diversos nichos ecológicos; muchos de ellos tienen los miembros anteriores y posteriores casi iguales, pero otros tienen las patas posteriores largas, como los canguros; su tamaño oscila entre el de un pequeño ratón y el de un canguro grande, del tamaño de un hombre.)*

Didélfidos (Didelfidae). Zarigüeyas americanas. Hocico largo, desnudo; cola sin pelos, prensil. *Chironectes,* zarigüeya acuática, América Central y Sudamérica; *Didelphis virginiana,* zarigüeya de Virginia (fig. 34-19), al sur de Nueva Inglaterra y Wisconsin hasta los Estados del Golfo, Texas y México, introducida en California; cola escamosa y prensil; se esconde de día en árboles huecos cerca del agua; omnívoro. Hasta 22 embriones, sólo 13 mamas; los fetos, cuando tienen 12 ¾ días de edad (11 mm de longitud), se arrastran hasta el marsupio y permanecen adheridos a los pezones durante 50 o 60 días, luego se sueltan. Los adultos se fingen muertos cuando se les molesta; se les caza y se comen en el sur de los Estados Unidos.

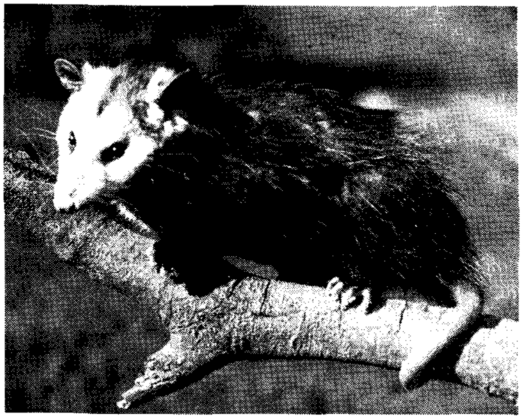


Fig. 34-19 Zarigüeya americana o de Virginia *(Didelphis virginiana,* **orden MARSUPIALES); cabeza y cuerpo hasta 50 cm de longitud, cola 33 cm.** *(Fotografía de D. R. Dickey.)*

Dasiúridos (Dasyuridae). Extremidades iguales; carnívoros o insectívoros. *Thylacinus,* lobo marsupial, tamaño de un perro grande; *Sarcophilus,* diablo de Tasmania; *Dasyurus,* dasiuro; *Phascogale,* tamaño de una rata; *Sminthopsis,* ratón marsupial, de 7 a 12 cm de longitud.

Notoríctidos (Notoryctidae). Garras de las patas anteriores grandes; subterráneos, insectívoros. *Notoryctes,* topo marsupial, de 16 a 20 cm de longitud.

Paramélidos (Paramelidae). Terrestres y minadores, en gran parte insectívoros. *Perameles,* bandicut.

Cenoléstidos (Caenolestidae). Semejantes a ratas o musarañas; insectívoros, de pequeño tamaño; 3 géneros, 7 especies, en los Andes de América del Sur; *Caenolestes.*

Falangéridos (Phalangeridae). Garras afiladas; dedo gordo de las patas traseras opuesto; arborícolas, herbívoros. *Phalanger,* cuscús manchado; *Petaurus,* petauro, volador como las ardillas voladoras; *Phascolarctus,* koala.

Fascolómidos (Phascolomidae). Terrestres y minadores, herbívoros, *Vombatus,* wombat.

Macropódidos (Macropodidae). Patas posteriores, pies y cola largos, hábitat variado, herbívoros. *Megaleia* y *Macropus,* canguros, bosques abiertos y llanuras (fig. 34-20); *Petrogale,* walabi de roca, en los sitios rocosos; *Lagorchestes,* walabi, parecido a una liebre; *Dendrolagus,* canguro arborícola.

Infraclase 3. Euterios (Eutheria). Mamíferos placentarios. Sin huesos marsupiales ni marsupio; vagina sencilla; el feto se desarrolla completamente dentro del cuerpo de la hembra, unido por una placenta a las paredes del útero y provisto de corion.

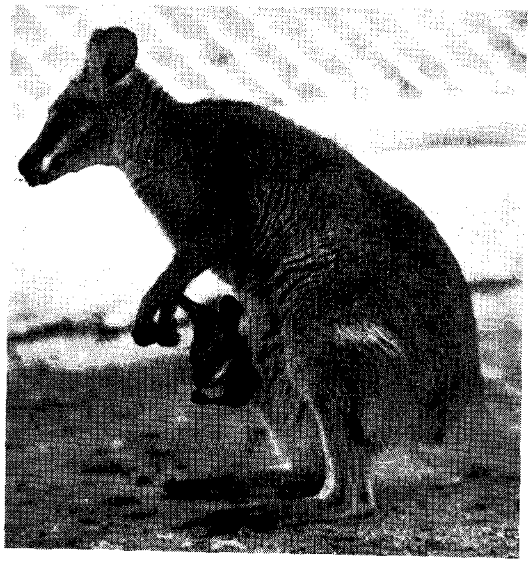


Fig. 34-20 Mamífero marsupial (orden MARSUPIALES) de Australia; canguro hembra con una cría en la bolsa; la larga cola de la hembra no se ve. *(Fotografía de la San Diego Zoological Society.)*

Orden 8. Insectívoros (Insectivora). Topos, musarañas. Tamaño pequeño, hocico generalmente largo y afilado; los pies suelen tener 5 dedos, con garras, dedos internos no oponibles; dientes muy puntiagudos; Cretácido a Reciente; hemisferio norte, Antillas y África. 8 familias recientes, 77 géneros recientes, unas 400 especies.

Suborden 1. Liptotiflos (Liptotyphla). Bola timpánica no osificada, no hay ciego intestinal.

ERINACEIDOS (ERINACEIDAE). Erizos. Dorso y lados espinosos, se enrollan formando una pelota para protegerse. *Erinaceus,* Europa, Asia y Norte de África.

SORÍCIDOS (SORICIDAE). Musarañas. Parecidos a ratones, ojos descubiertos, pies y cola normales; pelaje suave, corto; buscan el alimento en la superficie del suelo y en las madrigueras de otros animales, se alimentan vorazmente de insectos, pequeños invertebrados y algunos roedores; *Sorex* (fig. 34-21*A*); *Echinosorex albus,* rata lunar, Borneo, el mayor de ellos, hasta 653 mm de longitud.

TÁLPIDOS (TALPIDAE). Topos. Ojos cubiertos, palmas ensanchadas, garras anteriores; pelaje corto, aterciopelado; la mayoría de las especies son estrictamente subterráneas, viven en surcos superficiales o en túneles más profundos cuya tierra empujan a la superficie, al excavar, formándose los «montículos de topo»; se alimentan principalmente de insectos y gusanos, y algunos de semillas germinadas; *Scalopus, Scapanus* (figura 34-21*B*).

Suborden 2. Menotiflos (Menotyphla) Ratas de trompa. Bola timpánica osificada, ciego intestinal presente.

MACROSCÉLIDOS (MACROSCELIDAE). Ratas de trompa. Hocico parecido a una trompa, patas traseras más largas, andan a saltos, son parcialmente diurnos, se parecen a las verdaderas musarañas (TUPÁYIDOS). *Macroscelides,* rata de trompa, África.

Orden 9. Dermópteros (Dermoptera). Lémures voladores. Se parecen a las ardillas voladoras en su aspecto; las cuatro patas son iguales e incluidas, junto con la cola, en un «paracaídas» (patagio) ancho, delgado y cubierto de pelo; 2/3 dientes incisivos. Sudeste de Asia e islas adyacentes. Un género viviente, *Cynocephalus (Galeopithecus)* dos especies, nocturnos, en los árboles, planean con las membranas extendidas; se alimentan de hojas y frutos.

Orden 10. Quirópteros (Chiroptera). Murciélagos. Mamíferos voladores; tamaño pequeño; patas anteriores y dedos segundo a quinto muy alargados, soportan una delgada membrana tegumentaria para el vuelo, o ala, que incluye las patas posteriores (y la cola en algunos); sólo el primer dedo (en los murciélagos frugívoros también el segundo) de la pata anterior con garra; pies posteriores pequeños, con garras afiladas y curvas; dientes afilados; en su mayor parte nocturnos, capaces de un verdadero vuelo; Paleoceno a Reciente; por todo el mundo. 16 familias en 2 subórdenes.

Suborden 1. Megaquirópteros (Megachiroptera). Murciélagos frugívoros o zorros voladores. Duermen de día sobre las ramas de los árboles, colgando con la cabeza hacia abajo y alas plegadas alrededor del cuerpo; se alimentan de frutos, algunas veces dañan a las plantaciones de frutales. África y sur de Asia hasta Australia; a menudo en grandes bandadas. *Pteropus giganteus,* de Java, la mayor especie, cabeza y cuerpo de unos 30 cm, envergadura de 1,5 m; una familia, 38 géneros y 154 especies.

Suborden 2. Microquirópteros (Microchiroptera). Murciélagos insectívoros. Se cuelgan por las ga-

e, al excavar, for-
po»; se alimentan
gusanos, y algunos
pus, Scapanus (fi-

otyphla) Ratas de
da, ciego intestinal

LIDAE). Ratas de
na trompa, patas
saltos, son parcial-
as verdaderas mu-
scelides, rata de

noptera). Lémures
as voladoras en su
guales e incluidas,
acaídas» (patagio)
lo; 2/3 dientes in-
adyacentes. Un gé-
Galeopithecus) dos
es, planean con las
nentan de hojas y

optera). Murciéla-
ño pequeño; patas
nto muy alargados,
tegumentaria para
patas posteriores
rimer dedo (en los
el segundo) de la
steriores pequeños,
ientes afilados; en
es de un verdadero
or todo el mundo.

(Megachiroptera).
s voladores. Duer-
le los árboles, col-
ajo y alas plegadas
entan de frutos, al-
iciones de frutales.
istralia; a menudo
ous giganteus, de
y cuerpo de unos
; una familia, 38

(Microchiroptera).
uelgan por las garras posteriores con la cabeza hacia abajo, durante el día, en las grietas de las rocas y de los árboles, en las cuevas y edificios; algunos gregarios, otros solitarios; buscan el alimento independientemente, por la noche (fig. 34-21*C*), en campo abierto o debajo de árboles; se alimentan de insectos voladores; algunos padecen hidrofobia. *Myotis, Eptesicus,* murciélagos pardos; *Tadarida brasiliensis* descansa en grupos de una docena a millones, como en las cavernas de Carlsbad, Nuevo México; sus excrementos acumulados (guano) en las cuevas secas se recogen para abono; *Desmodus,* vampiro, en los trópicos americanos, con grandes incisivos y colmillos desgarra pequeñas porciones de piel de los caballos, el ganado vacuno y ocasionalmente del hombre y lame la sangre; transmite la rabia y una enfermedad de los caballos (tripanosomiasis). Algunas formas tropicales se alimentan de frutos y néctar; 15 familias recientes, unos 135 géneros y 713 especies.

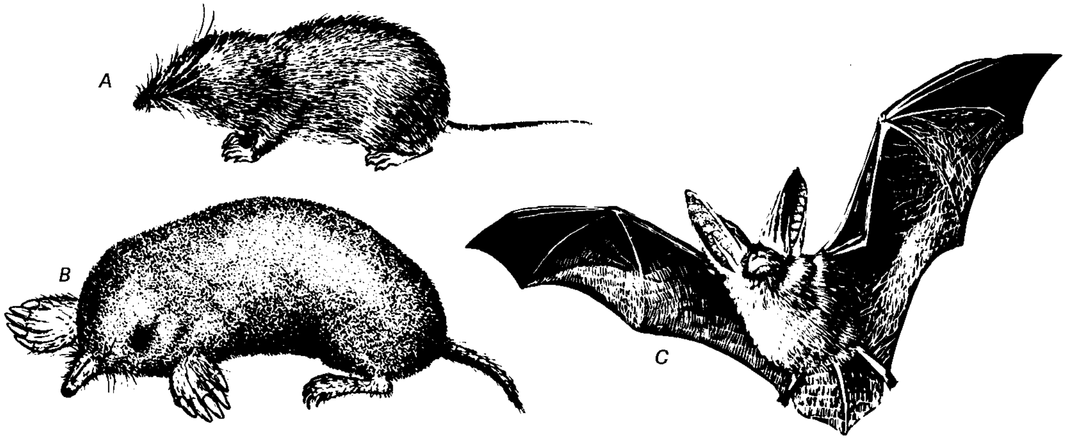


Fig. 34-21 Orden INSECTÍVOROS. *A.* Musaraña *(Sorex),* longitud hasta 13 cm. *B.* Topo *(Scapanus),* longitud hasta 15 cm. *C.* Orden QUIRÓPTEROS. Orejudo *(Plecotus),* envergadura hasta 30 cm.

Orden 11. Primates (Primates). Lémures, monos, póngidos y hombre. La cabeza tiene movimiento rotatorio sobre el cuello; los huesos de las extremidades están separados y articulados con libertad de movimiento; manos y pies grandes, con cinco dedos diferenciados; el dedo gordo del pie y el pulgar de la mano suelen ser oponibles; ojos generalmente dirigidos hacia adelante, la órbita está rodeada por hueso; molares de ordinario tuberculados; se alimentan principalmente de frutos y semillas, juntamente con algunos pequeños animales; Paleoceno a Reciente, principalmente tropicales y subtropicales, la mayoría de especies son arborícolas.

Suborden 1. Prosimios (Prosimii) o *Lemuroideos (Lemuroidea).* Cabeza generalmente con hocico; algunos dedos del pie con uña curvada, otros con uñas planas; cola larga (raramente ausente, nunca prensil; pelaje por lo general espeso y lanoso; solitarios; en su mayoría nocturnos.

Infraorden 1. Lemuriformes (Lemuriformes). Órbitas laterales; segundo dedo del pie con uña.

TUPÁYIDOS (TUPAIIDAE). Tupayas. Pequeños, parecidos a una ardilla; todos los dedos de los pies con unas curvas, los pies no se utilizan para agarrar; cola generalmente espesa; 38 dientes; diurnos. *Tupaia,* tupaya, India, Indias orientales, Filipinas y China.

LEMÚRIDOS (LEMURIDAE). Lémures. Generalmente con cola larga; pelaje lanoso; segundo dedo del pie con uña curvada; solamente en Madagascar (5 géneros). *Lemur,* lémur.

ÍNDRIDOS (INDRIDAE). Indris. Con membrana interdigital entre los dedos del pie; Madagascar (3 géneros). *Indris,* babacoto.

DAUBENTÓNIDOS (DAUBENTONIIDAE). Aye-aye. Caja craneana semejante a la de los roedores, con incisivos en constante crecimiento y sin caninos; Madagascar. *Daubentonia.*

Infraorden 2. Lorisiformes (Lorisiformes). LORÍSIDOS (LORISIDAE). Loris. Cara corta, ojos grandes, órbitas dirigidas hacia adelante. *Nycticebus,* loris perezoso, desde Asia meridional hasta Filipinas, sin cola; *Galago,* gálago, África meridional y ecuatorial, cola espesa.

Infraorden 3. Tarsiformes (Tarsiiformes). TÁRSIDOS (TARSIDAE). Tarseros. Ojos grandes y salientes; orejas grandes, delgadas; segundo y tercer dedo de los pies con uñas curvadas, los extremos de los dedos de las manos con cojinetes redondeados, región tarsal del pie larga; cola larga, parecida a la de una rata; Filipinas e islas indoaustralianas. *Tarsius,* tarsero de las Célebes o mono fantasma (una o más especies), tamaño de una ardilla roja, solitario, arborícola, nocturno, ágil, salta como una rana; se alimenta principalmente de insectos y lagartos.

Suborden 2. Antropoideos (Anthropoidea). Monos, póngidos, hombre. Cráneo ensanchado, hemisferios cerebrales extendidos sobre el cerebelo; ojos dirigidos hacia adelante, visión binocular; aberturas nasales bordeadas de piel desnuda; labio superior que puede extenderse hacia fuera; los músculos faciales permiten la expresión emocional; oídos externos reducidos, a menudo pegados a la cabeza; incisivos anchos; postura más o menos erecta; los miembros anteriores son generalmente más largos que los posteriores; los dedos de la mano con uñas planas (excepto los CALITRÍCIDOS); arborícolas o terrestres; diurnos; a menudo sociales; Oligoceno a Reciente.

Superfamilia 1. CEBOIDEOS (CEBOIDEA) o PLATIRRINOS (PLATIRRHINA). Monos del Nuevo Mundo. Las aberturas nasales externas divergen anteriormente; sin bolsas en las mejillas; 3 premolares; América Central y del Sur.

CÉBIDOS (CEBIDAE). Cola generalmente peluda, prensil en algunos. *Aotus,* nocturno; *Alouatta,* monos aulladores, el hioides de los machos es más grande, voz fuerte; *Cebus,* capuchino; *Saimiris,* mono ardilla; *Ateles,* mono araña, muy delgado.

CALITRÍCICOS (CALLITHRICIDAE) Titís. Tamaño de una ardilla; cabeza a menudo copetuda; cola no prensil. *Callithrix.*

Superfamilia 2. CERCOPITECOIDEOS (CERCOPITHECOIDEA) CATARRINOS (CATARRHINI). Monos del Viejo Mundo. Aberturas nasales paralelas, dirigidas hacia abajo; a menudo con bolsas internas en las mejillas; 2 premolares; la cola suele ser larga, con pocos pelos, nunca prensil; tuberosidades isquiáticas sobre las nalgas, con piel desnuda y callosa. *Macaca,* macaco o mona de Gibraltar, o mono rhesus, Asia (1 especie en Gibraltar), utilizados como animales domésticos y en la investigación biológica; *Papio,* papión y mandril, etc., África, cabeza robusta, semejante a la del perro, cola corta, muy fieros, en su mayor parte terrestres; *Cercopithecus,* cercopiteco y otros monos africanos; *Presbytis,* langur, India, China meridional, Malaya e Indias orientales, incluye el hanuman sagrado de los hindúes; *Nasalis,* mono narigudo de Borneo.

Superfamilia 3. HOMINOIDEOS (HOMINOIDEA). Póngidos (Antropomorfos) y hombre. Sin cola ni bolsas en las mejillas.

PÓNGIDOS (PONGIDAE). Monos antropomorfos. *Hylobates,* gibón y *Symphalangus,* siamang, Asia sudoriental y archipiélago malayo, cuerpo delgado, patas largas, altura 1 m; principalmente arborícolas, saltan fácilmente de árbol en árbol pero por el suelo andan lentamente, empleando sólo las patas posteriores; voz potente y la emplean a menudo; dieta omnívora. *Pongo pygmaeus,* orangután, Sumatra y Borneo, en las selvas pantanosas; cráneo alto, cara aplanada, encéfalo parecido al del hombre; hasta 140 cm de altura; pelo largo, laxo y rojizo, los machos viejos a menudo con barba, viven en los árboles y construyen nidos toscos; se alimentan de vegetales. *Gorilla gorilla* (fig. 34-22), gorila, África Central, tanto la región oriental como la occidental, en la selva; cuerpo y extremidades pesados, los machos llegan hasta 170 cm de altura y a más de 200 kg de peso; pelo y piel negros; anda sobre la planta del pie ayudándose con los nudillos de las manos, con el cuerpo inclinado; vive principalmente en el suelo, en grupos familiares; se alimenta de vegetales. *Pan troglodytes,* chimpancé (fig. 34-23), África occidental, en la selva, hasta 150 cm de altura y hasta 68 kg de peso; cabeza redondeada, orejas grandes, antebrazos cortos; se alimenta de vegetales; se parece al hombre más que otros antropoides; en cautividad puede aprender a realizar diversos actos.

HOMÍNIDOS (HOMINIDAE). *Homo sapiens,* hombre (cap. 35).

Orden 12. †TILODONTOS (TILLODONTIA). Cráneo largo, caja cefálica pequeña; 2 pares de incisivos sin raíz, el segundo par pequeño; caninos diminutos, molares con corona baja; pies plantígrados,

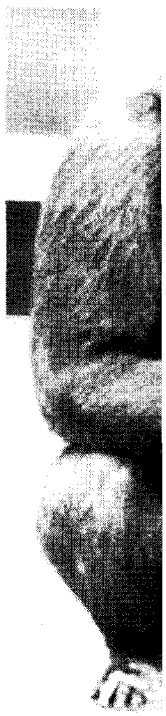


Fig. 34-22 Gorila
rasgos distintivos s
ñas, arcos supercil
y pies y manos con
Storer.)

con cinco dedos,
Eoceno. †*Tilloth*

Orden 13. †*Te*
mas primitivas
neo alargado, die
tipos posteriores
fundo, un par d
roedores, caninos
vija, sin raíz y c
no. †*Conorytes,*

Orden 14. De
(Xenarthra). Incl
dos a los molares
bulas, o totalme
de los pies con
Incluye grandes
fósiles.

MIRMECOFÁGID
gueros. Sin dien

gas, con piel des-
o o mona de Gi-
1 especie en Gi-
ales domésticos y
Papio, papión y
obusta, semejante
fieros, en su ma-
ecus, cercopiteco
bytis, langur, In-
e Indias orienta-
o de los hindúes;
neo.

s (HOMINOIDEA).
hombre. Sin cola

os antropomorfos.
gus, siamang, Asia
layo, cuerpo del-
n; principalmente
de árbol en árbol
mente, empleando
potente y la em-
vora. *Pongo pyg-*
Borneo, en las sel-
ra aplanada, encé-
hasta 140 cm de
o, los machos vie-
n en los árboles y
mentan de vegeta-
2), gorila, África
tal como la occi-
extremidades pe-
170 cm de altura
elo y piel negros;
ayudándose con
el cuerpo inclina-
suelo, en grupos
etales. *Pan troglo-*
África occidental,
tura y hasta 68 kg
orejas grandes, an-
vegetales; se pare-
tropoides; en cau-
zar diversos actos.
omo sapiens, hom-

ODONTIA). Cráneo
pares de incisivos
; caninos diminu-
pies plantígrados,

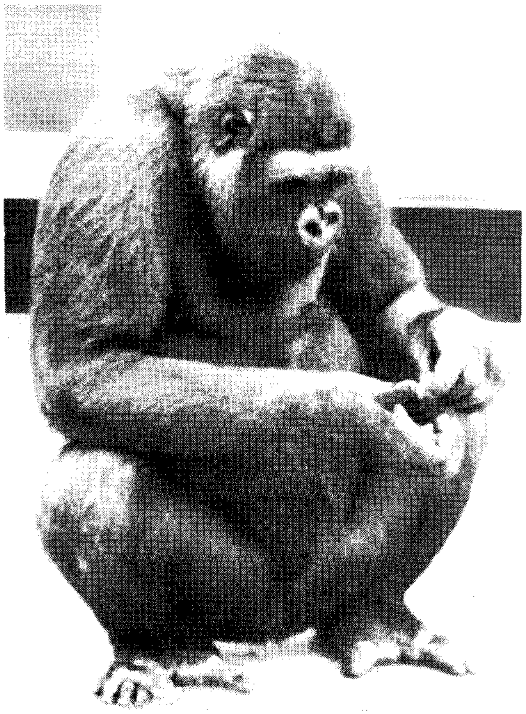


Fig. 34-22 Gorila *(Gorilla gorilla,* **orden PRIMATES).** Los rasgos distintivos son el cráneo domiforme, orejas pequeñas, arcos superciliares muy desarrollados, brazos largos y pies y manos con el primer dedo oponible. *(Foto de T. I. Storer.)*

con cinco dedos, uñas curvas grandes; Paleoceno-Eoceno. †*Tillotherium,* tamaño de un oso.

Orden 13. †Teniodontos (Taeniodonta). Las formas primitivas pequeñas, como insectívoros, cráneo alargado, dientes con raíz cubiertos de esmalte; tipos posteriores más grandes, cráneo corto y profundo, un par de incisivos parecidos a los de los roedores, caninos grandes, molares en forma de clavija, sin raíz y con poco esmalte; Paleoceno-Eoceno. †*Conorytes,* †*Stylinodon.*

Orden 14. Desdentados (Edentata) o *Xenartros (Xenarthra).* Incluye los perezosos. Dientes reducidos a los molares en la parte anterior de las mandíbulas, o totalmente ausentes, sin esmalte; dedos de los pies con uñas curvas; Eoceno a Reciente. Incluye grandes perezosos terrestres y gliptodontos fósiles.

MIRMECOFÁGIDOS (MYRMECOPHAGIDAE). Hormigueros. Sin dientes; cabeza y cuello largos, delgados, puntiagudos; boca tubular, lengua larga protráctil y pegajosa; pelo largo; pies delanteros con uñas curvadas y fuertes, que utilizan para abrir los nidos de hormigas y termes; América Central y del Sur. *Myrmecophaga,* hormiguero mayor.

BRADIPÓDIDOS (BRADYPODIDAE). Perezosos arborícolas (fig. 34-24). Molares presentes (5/4-5); todos los dedos con uñas ganchudas y largas que utilizan para colgarse cabeza abajo en las ramas de los árboles; pelo largo, cae dorsalmente; se alimentan de hojas frutos y aves. En América tropical. *Bradypus,* perezoso de tres dedos, *Cheloepus,* perezoso de dos dedos.

DASIPÓDIDOS (DASYPODIDAE). Armadillos. Dientes presentes, variables; una cubierta dorsal córnea, protectora, sobre placas óseas de la piel, y generalmente dividida por surcos transversales de piel más blanda, de forma que el animal puede arrollarse cuando se le molesta. *Dasypus novemcinctus,* mulita, desde el sur de Kansas hasta América Central; otros en Sudamérica son huéspedes de las

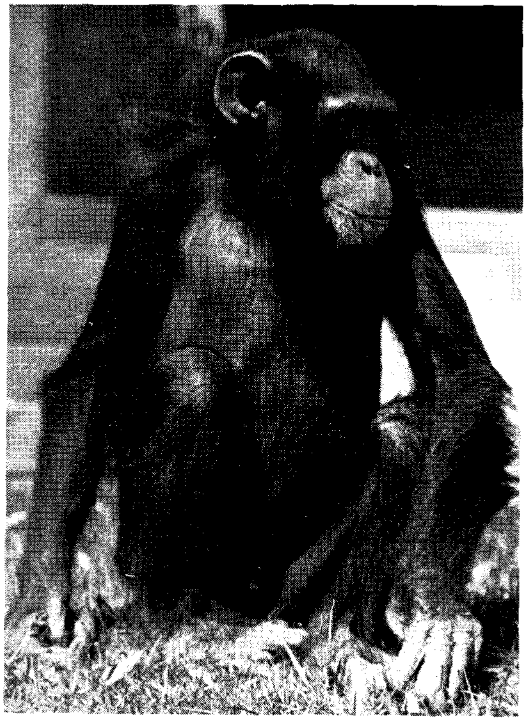


Fig. 34-23 Chimpancé *(Pan troglodytes,* **orden PRIMATES).** Son notables el cráneo plano, las orejas anchas, los arcos superciliares moderados, los brazos largos y el primer dedo de cada pie oponible. *(Foto de la San Diego Zoological Society.)*

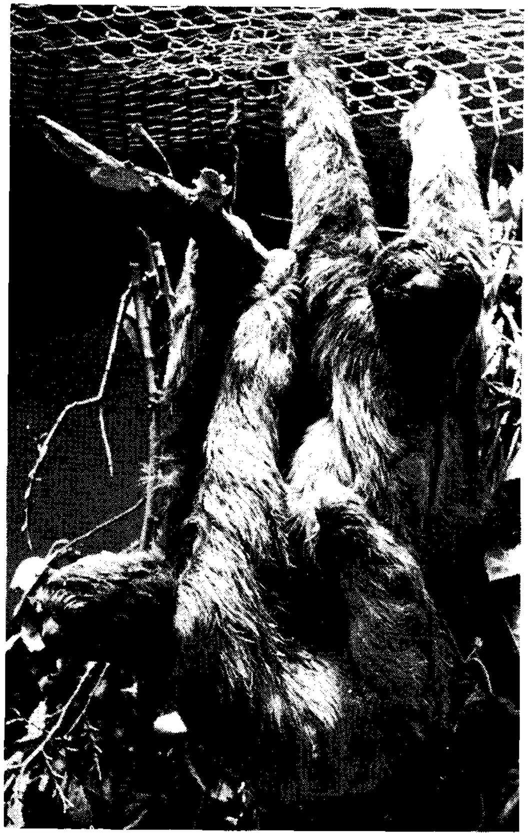


Fig. 34-24 Perezosos de tres dedos *(Bradypus,* **orden DESDENTADOS) en cautividad.** En la naturaleza cuelgan cabeza abajo por las largas uñas curvas. La inclinación del pelo es inversa respecto a la de la mayor parte de los *mamíferos,* para despedir más fácilmente la lluvia. *(Foto de T. I. Storer.)*

chinches del género *Triatoma,* que transmiten la enfermedad de Chagas.

Orden 15. Folidotos (Pholidota). Cuerpo cubierto por grandes láminas córneas imbricadas, con pelos esparcidos entre ellas; sin dientes, lengua larga empleada para capturar insectos. *Manis,* pangolín, África y sudeste de Asia.

Orden 16. Lagomorfos (Lagomorpha). Pikas, liebre y conejos. Tamaño desde moderado a pequeño; dedos con garras; cola corta y gruesa; incisivos en forma de lezna y de crecimiento continuo, 2/1 × 2 (segundo incisivo superior pequeño, detrás del primero); sin caninos; 3/2 premolares; molares sin raíz; total de dientes en la región de las mejillas hasta 6/5, los de la mandíbula superior más anchos; paladar ancho; movimiento de las mandíbulas sólo lateral; articulación del codo sin rotación. Eoceno a Reciente; más de 300 especies y subespecies; se alimentan de hojas, tallos y cortezas.

OCOTÓNIDOS (OCHOTONIDAE). Pikas o liebres silbadoras (no Hiracoideos, Hyracoidea). Unos 15 cm de longitud, orejas redondeadas, patas iguales, cola vestigial. *Ochotona* (fig. 34-25*A*). California y Colorado hasta Alaska y Asia, a gran altura; viven cerca de los montones de rocas y almacenan plantas para «forraje de invierno».

LEPÓRIDOS (LEPORIDAE). Liebres y conejos. Orejas largas, patas posteriores largas para el salto, se alimentan de hojas y tallos de plantas. *Lepus americanus,* libre variable o de patas blancas en invierno adquiere pelaje blanco; *L. californicus,* conejo *(jack rabbit)* de los desiertos áridos del oeste de los Estados Unidos (fig. 34-25*B*); ambos habitan en la superficie del suelo, los pequeños completamente cubiertos de pelo al nacer; *Sylvilagus,* conejo cola de algodón, vive en los matorrales, cava galerías, los individuos jóvenes nacen desnudos y cie-

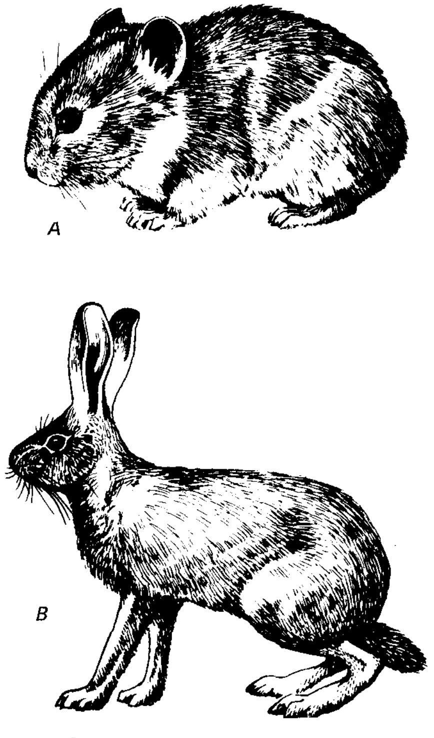


Fig. 34-25 Orden LAGOMORFOS. *A.* Conejo americano o pika *(Ochotona),* longitud unos 15 cm, vive en las laderas rocosas de las montañas del oeste americano. *B.* «Jack rabbit» *(Lepus californicus),* cabeza y cuerpo 45-47 cm, orejas de 135 a 160 m, es una liebre de praderas abiertas.

---

gos; *Oryctolagus*
de todas las raz
extendido en Au

Orden 17. Ro
pequeños; extre
dedos y garras;
forma de cincel y
sin caninos; un
incisivos y molar
(raramente 2/2)
riores y superior
maño; paladar e
díbulas hacia ad
articulación del
de rotación; Pa
mundial, en todo
las, desde el niv
el Himalaya, de
selvas húmedas,
dulce, ninguno m
te de los mamífe
el tamaño varía
5 cm de longit
120 cm de longit
se alimentan prir
llas o raíces, alg

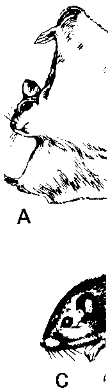


Fig. 34-
figura 3
patas p
afiladas
domys),
seras.
Ursón
cola.

de las mandíbu-
codo sin rotación.
especies y subes-
llos y cortezas.
ikas o liebres sil-
idea). Unos 15 cm
patas iguales, cola
. California y Co-
ran altura; viven
almacenan plan-

es y conejos. Ore-
s para el salto, se
antas. *Lepus ame-*
blancas en invier-
alifornicus, conejo
ridos del oeste de
ambos habitan en
ños completamen-
Sylvilagus, conejo
atorrales, cava ga-
en desnudos y cie-

onejo americano o pi-
ive en las laderas ro-
ericano. *B.* «Jack ra-
uerpo 45-47 cm, ore-
praderas abiertas.

gos; *Oryctolagus cuniculus,* conejo europeo, origen de todas las razas domésticas, introducido y muy extendido en Australia y Nueva Zelanda.

Orden 17. Roedores (Rodentia). Generalmente pequeños; extremidades generalmente con cinco dedos y garras; 1/2 × 2 incisivos, aparentes, de forma de cincel y sin raíces, crecen continuamente; sin caninos; un ancho hueco (diastema) entre los incisivos y molares; 2/1 premolares o menos; 3/3 (raramente 2/2) molares; dientes laterales, inferiores y superiores, aproximadamente de igual tamaño; paladar estrecho; movimiento de las mandíbulas hacia adelante y hacia atrás y lateral; la articulación del codo puede hacer un movimiento de rotación; Paleoceno a Reciente; distribución mundial, en todos los continentes y en muchas islas, desde el nivel de mar hasta unos 5800 m en el Himalaya, desde los desiertos secos hasta las selvas húmedas, algunos en pantanos y en el agua dulce, ninguno marino; comprenden la mayor parte de los mamíferos vivientes, unas 1687 especies; el tamaño varía desde el del ratón, que mide sólo 5 cm de longitud, hasta el capibara, que mide 120 cm de longitud, pero pocos exceden de 30 cm; se alimentan principalmente de hojas, tallos, semillas o raíces, algunos parcialmente o en gran parte insectívoros; las especies menores a menudo son abundantes y tienen un alto potencial reproductor; sirven de alimento básico para muchos mamíferos, aves y reptiles; de las 34 familias recientes, sólo se enumeran unas pocas.

Suborden 1. Esciuromorfos (Sciuromorpha). Ardillas. Canal infraorbital pequeño pero no en forma de hendidura.

Esciúridos (Sciuridae). Ardillas. Generalmente diurnos, se alimentan principalmente de semillas y nueces. *Sciurus,* ardillas arborícolas (rojas, grises, etc.) en regiones boscosas, a menudo buscadas por cazadores (fig. 34-26*B*); *Spermophilus (Citellus),* ardillas terrícolas, susliks, en los terrenos abiertos del oeste de los Estados Unidos y Europa oriental, construyen madrigueras en el suelo, se alimentan de semillas y hierbas, algunas perjudican a las cosechas y unas pocas son portadoras de enfermedades que transmiten al hombre; *Tamias, Eutamias,* «chipmunk» junto a los troncos de árbol caídos, en los matorrales y en las rocas; *Marmota,* marmota, en las regiones de prados, comen hierbas; *Glaucomys,* ardilla voladora, con anchas membranas a lo largo de los lados del cuerpo, en los bosques, nocturnas (fig. 34-26*A*).

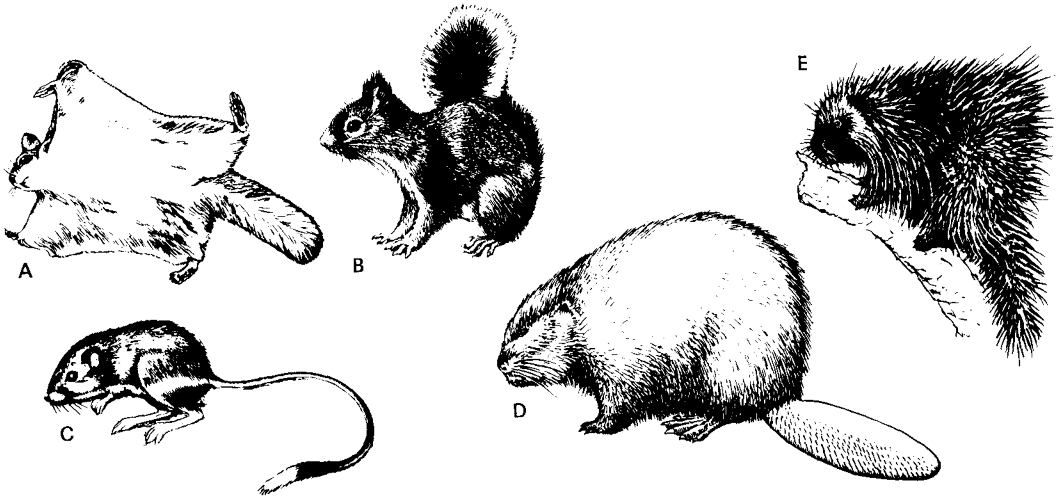


Fig. 34-26 Orden ROEDORES. Algunos animales especializados representativos. (Compárese con la figura 34-1.) *A.* Ardilla voladora *(Glaucomys),* cabeza y cuerpo 14-17 cm, con membranas entre las patas para planear en el aire. *B.* Ardilla roja *(Tamiasciurus),* cabeza y cuerpo 18-20 cm, garras afiladas para trepar a los árboles, la cola es espesa y sirve de contrapeso. *C.* Rata canguro *(Dipodomys),* cabeza y cuerpo 10-12 cm, cola con una longitud de 15-18 cm, salta sobre las patas traseras. *D.* Castor *(Castor canadensis),* cabeza y cuerpo 61-77 cm, cola de 28-40 cm, acuático. *E.* Ursón *(Erethizon dorsatum),* cabeza y cuerpo 50-61 cm, cola 12-30 cm, armado con púas, arborícola.

Geómidos (Geomyidae). «Pocket gophers». Con bolsas en las mejillas tapizadas exteriormente por pelaje, destinadas a llevar alimento, estrictamente subterráneos dentro de galerías construidas por ellos mismos; vegetarianos, sur y norte de Norteamérica. *Geomys, Thomomys.*

Heterómidos (Heteromyidae). Ratones con abazones. Con bolsas externas en las mejillas tapizadas por pelo; buscan el alimento en la superficie del suelo durante la noche, principalmente semillas; en el árido sudoeste de Norteamérica. *Dipodomys,* rata canguro; *Perognathus.*

Castóridos (Castoridae). Castores. *Castor,* castor, América del Norte y Europa, ante común; la cabeza y el cuerpo alcanzan los 75 cm; cola plana, oval, escamosa; pelaje del cuerpo suave, es una piel muy apreciada; construye diques y estanques donde coloca troncos flotantes que le sirven de alimento y en los que construye cobijos para guarecerse; se alimenta del cámbium del álamo blanco, el sauce, etc. (fig. 34-26*D*).

Suborden 2. Miomorfos (Myomorpha). Ratones. Canal infraorbital en forma de hendidura.

Cricétidos (Cricetidae). Ratas y ratones campestres. *Peromyscus,* ratón de patas blancas, extendido por toda América del Norte; *Sigmodon; Neotoma,* ratas de bosque; *Lemmus,* leming, en la tundra ártica; *Ondatra zibethica,* rata almizclera, en pantanos, su piel es muy estimada; *Microtus,* ratillas o ratones de prado, en los prados.

Múridos (Muridae). Ratas y ratones del Viejo Mundo. Incluye 3 especies extendidas por todo el mundo por el comercio y la navegación, es común en gran parte de América del Norte, perjudica la propiedad del hombre y las reservas de alimento y transmite varias enfermedades, entre ellas la peste, el tifus y la rabia. *Rattus norvegicus,* rata común (fig. 34-1); *R. ratus,* rata campestre (negra o parda); *Mus musculus,* ratón casero.

Suborden 3. Histricomorfos (Hystricomorpha). Puerco espines y capibaras. Canal infraorbital muy grande.

Eretizóntidos (Erethizontidae). Puerco espines. *Erethizon,* con una cubierta protectora de púas delgadas y afiladas (pelos modificados); se alimenta del cámbium de las coníferas (fig. 34-26*E*).

Cávidos (Cavidae). Cola corta o sin ella. Sudamérica. *Cavia,* conejillos de Indias, unos 20 cm de longitud, domesticados y también empleados en investigaciones de laboratorio.

Orden 18. Cetáceos (Cetacea). Ballenas, delfines, marsopas y cachalotes. Tamaño mediano o muy grande, el cuerpo suele tener forma fusiforme; cabeza alargada, a menudo puntiaguda, unida directamente al cuerpo (sin región del cuello); algunos con una «aleta» dorsal carnosa; extremidades anteriores anchas y en forma de paletas, dedos incluidos, sin garras; sin extremidades posteriores; cola larga, terminada en dos anchos lóbulos carnosos transversos y escotada en la línea media; cuando tienen dientes éstos son iguales; si carecen de ellos, poseen placas formadas por ballenas (varillas cornificadas); aberturas nasales en la parte superior de la cabeza; aberturas auditivas diminutas; superficie del cuerpo lisa, sin pelos excepto unos pocos en el hocico; sin glándulas en la piel, excepto las mamarias y las conjuntivas; con una gruesa capa de grasa debajo de la piel (esperma de ballena) que le aísla; estómago complicado; Eoceno a Reciente; oceánicos, por todo el mundo, siempre en el agua, si se las arrastra a tierra firme mueren por rotura de los órganos internos; las ballenas pueden bucear hasta unos 1100 m de profundidad cuando se las hiere, y pueden permanecer sumergidas durante muchos minutos sin respirar; al volver a la superficie expulsan de los pulmones aire caliente y húmedo, que forma un «surtidor» cuando el aire caliente se condensa en el aire más frío del océano; se aparean y crían en el mar, algunas veces en aguas poco profundas; los pequeños son grandes al nacer y son amamantados como los demás mamíferos (fig. 34-27).

Suborden 1. †Arqueocetos (Archaeoceti). Zenglodontos. Eoceno a Oligoceno.

Suborden 2. Odontocetos (Odontoceti). Ballenas con dientes. De 2 a 40 dientes, según las especies; una abertura nasal. *Physeter catodon,* cachalote, hasta 18 m de longitud, cabeza cuadrada, aproximadamente un tercio de la longitud total; se alimenta de grandes calamares y de algunos peces; una gran reserva, en la cabeza, suministra aceite de esperma, un buen lubricante; el ámbar gris, formado en el estómago, se emplea como perfume. *Delphinus delphis,* delfín común, hasta 2,10 m de longitud, y *Phocaena phocaena,* marsopa, ambos se alimentan de peces; cuatro especies de delfines nativas de los ríos de la China, India y América del Sur; *Orcinus,* la orca,

---

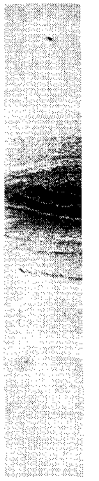


Fig. 34-2
hembra

el cetáceo más
focas, marsopa
Monodon mono
2 dientes, de l
alargado y for
3 m de longitu
nio de las fábul
33 géneros y 7

Suborden 3. M
2 aberturas nas
córneas parale
la mandíbula s
queños animale
palmente de *E*
de unos 5 cm d
te abundante).
cha, sin aleta
musculus, balle
surcos longitud
animal viviente
dividuos recién
gitud, 16 m al
cuando alcanz
gundo invierno
nectes) glaucus,
costa del Pacífi
10 especies.

Orden 19. Car
grandes; suelen t
dos con garras;

ıién empleados

llenas, delfines,
ediano o muy
fusiforme; ca-
a, unida direc-
uello); algunos
:tremidades an-
ıs, dedos inclui-
osteriores; cola
ıbulos carnosos
media; cuando
arecen de ellos,
ıs (varillas cor-
parte superior
diminutas; su-
xcepto unos po-
la piel, excepto
:on una gruesa
esperma de ba-
ılicado; Eoceno
:l mundo, siem-
ierra firme mue-
ıos; las ballenas
de profundidad
ıanecer sumergi-
·espirar; al vol-
s pulmones aire
«surtidor» cuan-
el aire más frío
el mar, algunas
ɔs pequeños son
.os como los de-

ıeoceti). Zenglo-

ıtoceti). Ballenas
según las espe-
·ter catodon, ca-
, cabeza cuadra-
ı de la longitud
ılamares y de al-
en la cabeza, su-
buen lubricante;
ɔmago, se emplea
is, delfín común,
ɔcaena phocaena,
le peces; cuatro
ɔs ríos de la Chi-
Orcinus, la orca,

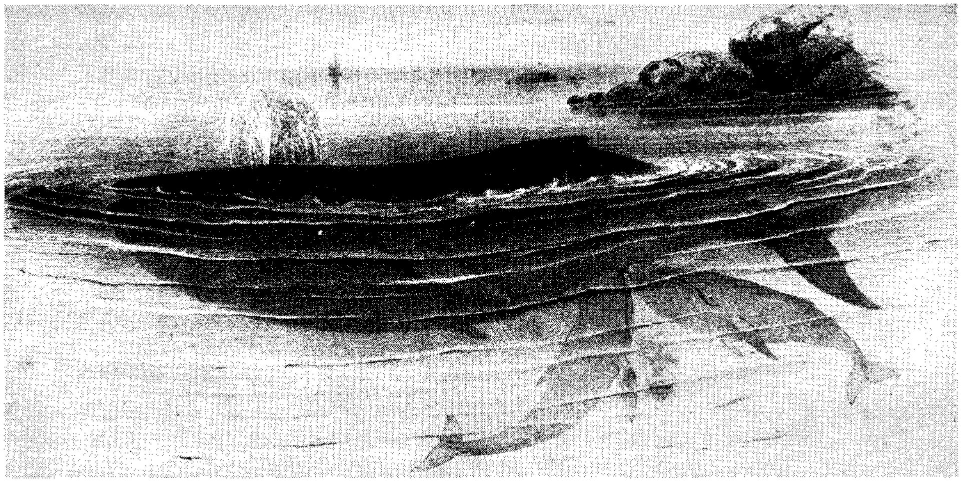


Fig. 34-27 Ballena xibarte *(Megaptera novaeangliae,* **orden CETÁCEOS), hasta 15 cm de longitud; hembra amamantando a un pequeño.** (*Según Scammon, Marine mammals,* 1874.)

el cetáceo más agresivo, ataca a grandes peces focas, marsopas e incluso a grandes ballenas; *Monodon monoceros,* narval del Ártico, con sólo 2 dientes, de los cuales uno, en los machos, es alargado y forma un colmillo retorcido de 2,5 a 3 m de longitud; está relacionado con el unicornio de las fábulas europeas. 7 familias recientes, 33 géneros y 74 especies.

Suborden 3. Misticetos (Mysticeti). Sin dientes, 2 aberturas nasales; boca con numerosas placas córneas paralelas de «ballenas» en los lados de la mandíbula superior, empleados para filtrar pequeños animales del agua; se alimentan principalmente de *Euphausia* (crustáceo esquizópodo de unos 5 cm de longitud, a menudo enormemente abundante). *Balaena,* ballena propiamente dicha, sin aleta dorsal; *Balaenoptera (Sibbaldia) musculus,* ballena azul, con aleta en el dorso y surcos longitudinales en la garganta; el mayor animal viviente, hasta 32 m de longitud, los individuos recién nacidos tienen unos 7 m de longitud, 16 m al destetarlos y de 22,5 a 23,5 m cuando alcanzan la madurez sexual, en el segundo invierno de vida; *Eschrichtius (Rhachianectes) glaucus,* ballena gris de California, en la costa del Pacífico. 3 familias recientes, 5 géneros, 10 especies.

Orden 19. Carnívoros (Carnivora). Pequeños a grandes; suelen tener 5 dedos (por lo menos 4), todos con garras; patas móviles, radio y cúbito, y tibia y peroné, completos y separados; incisivos pequeños, generalmente 3/3; caninos 1/1, en forma de colmillos largos; útero bicorne; placenta zonal.

Suborden 1. †Creodontos (Creodonta). Paleoceno a Mioceno.

Suborden 2. Fisípedos (Fissipedia). Incluye perros, gatos y osos. Dedos separados; Eoceno a Reciente; propios de todos los continentes excepto Australia y Nueva Zelanda, donde se han introducido algunos; animales depredadores, pero algunos comen vegetales; la piel de muchos de ellos es muy apreciada en peletería, son los principales animales peleteros. Paleoceno a Reciente.

Cánidos (Canidae). *Canis lupus,* lobo, antes común en Europa y América, actualmente muy reducido; *C. latrans,* coyote, suele pesar menos de 14 kg; regiones abiertas del árido oeste, pero se ha extendido hasta Alaska y la parte oriental de América del Norte; come roedores, ciervos, antílopes, corderos domésticos y algo de plantas; *Canis,* perro doméstico, derivado en el Viejo Mundo; *Urocyon,* zorra gris (fig. 34-28*A*), en las regiones de matorrales; *Vulpes,* zorra roja, principalmente en las regiones boscosas, domesticada, con variedades «negra» y «plateada» actualmente comunes en las granjas especializadas en su cría.

Úrsidos (Ursidae). Osos. *Ursus (Thalarctos) maritimus,* oso polar, regiones árticas hasta el lí-

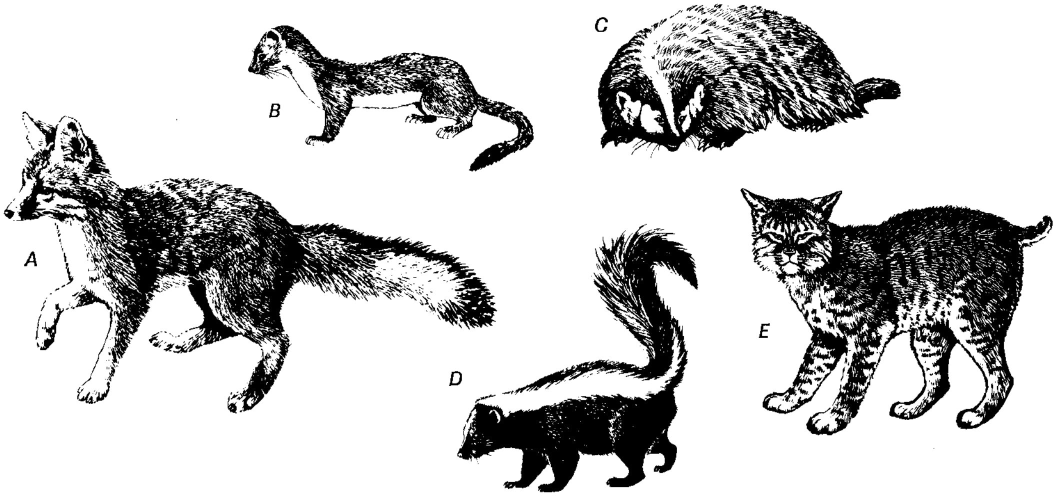


Fig. 34-28 Orden CARNÍVOROS. Carnívoros terrestres. *A.* Zorra gris *(Urocyon cinereoargenteus)*, cabeza y cuerpo 56-69 cm. *B.* Comadreja de cola larga *(Mustela frenata)*, cabeza y cuerpo 23-27 cm. *C.* Tejón americano *(Taxidea taxus)*, cabeza y cuerpo 60-75 cm. *D.* Mofeta listada *(Mephitis mephitis)*, cabeza y cuerpo 30-43 cm, cola 25-33 cm. *E.* Gato montés *(Lynx rufus)*, cabeza y cuerpo 65-75 cm, cola 10-15 cm.

mite sur del hielo, pelaje blanco y denso, patas completamente recubiertas de pelo, dientes puntiagudos, se alimenta de peces y focas; *Ursus (Euarctos) americanus,* oso negro (también con fase de color canela o parda) en los bosques de Norteamérica, desde las regiones subárticas hasta México, trepa rápidamente, los adultos suelen alcanzar 275 kg, inverna en medio del invierno, cuando nacen las crías, omnívoro; *Ursus arctos,* oso pardo de Eurasia y región occidental de América del Norte, incluye el *Ursus horribilis,* muy grande, gris, algunos ejemplares de Alaska pesan más de 545 kg, de México al Ártico, en áreas abiertas y de matorral, terrestre, casi exterminado en los Estados Unidos.

PROCIÓNIDOS (PROCYONIDAE). *Procyon lotor,* racún o mapache (fig. 34-15), en la mayor parte de los Estados Unidos, especialmente cerca de las corrientes de los ríos, cola con bandas blancas y negras, se alimenta de ranas, peces, cangrejos de río y frutos; se caza mucho de noche con perros; *Ailurus,* panda, en el Himalaya; *Ailuropoda,* panda gigante, en las montañas del oeste de China, se alimenta de bambú.

MUSTÉLIDOS (MUSTELIDAE). Animales de peletería. Muchos estrictamente depredadores, comen aves, mamíferos o peces. *Martes,* marta, pescadora, en los bosques; *Gulo,* glotón; *Mustela,* comadrejas (fig. 34-28*B*), turones y armiños, viven en madrigueras; *Taxidea,* tejón (fig. 34-28*C*), en los terrenos abiertos; *Mephitis,* mofeta listada (fig. 34-28*D*) y *Spilogale,* mofeta moteada, ambas con una secreción nauseabunda (que contiene mercaptanos), comen pequeños vertebrados, insectos y frutos; *Mustela vison,* visón, y *Lutra,* nutria, ambos acuáticos; *Enhydra lutris,* nutria marina, California a Alaska, vive en la región de las mareas, se alimenta de invertebrados marinos.

VIVÉRRIDOS (VIVERRIDAE). Generalmente pequeños, cuerpo alargado, África y sur de Asia; *Herpestes mungo,* mangosta común de la India, introducida en Jamaica y Hawai; *Viverra,* civeta, sus glándulas olorosas se emplean para hacer perfume.

HIÉNIDOS (HYAENIDAE). Hienas. *Hyaena,* África y sur de Asia, de tamaño y forma parecidas al perro, grises o pardas con manchas o listas, mandíbulas poderosas, dientes grandes.

FÉLIDOS (FELIDAE). Gatos. *Felis leo,* león, de África y *F. tigris,* tigre, Asia oriental y la India, ambos grandes y peligrosos para el hombre; *F. catus,* gato doméstico, en gran parte salvaje en los Estados Unidos; *F. concolor* etcétera, puma (también pantera), América pero exterminado en muchos Estados del este de los EE.UU. hasta 2 m de longitud y 72 kg, se alimentan de ciervos, algunas veces potros y animales de corral, prácticamente nunca ataca al hombre; *Lynx canaden-*

---

sis, lince del
gura 34-28*E*)

Orden 20. P
nes marinos. T
suelen ser mucl
fusiforme, extr
nadar, con los
terdigitales; co
océanos y cost
palmente de pe
OTÁRIDOS ((
miembros post
ción; pueden c
nosas. *Callorhi*
los adultos per
islas Pribylov,
verano, en ban
Un macho adu
de unas 60 hen
normalmente u
luego vuelve a
la población (l
allí nueve mese
2 600 000 indi
bierno de los l
chos de tres aí
ministrar las p
pias jubata (st
ra 34-29), desd
californianus,
queño, desde C

Fig.
(Mir
y ad

teus),
7 cm.
s me-
uerpo

fig. 34-28*C*), en
mofeta listada
moteáda, ambas
. (que contiene
vertebrados, in-
visón, y *Lutra,*
ra lutris, nutria
en la región de
brados marinos.
eneralmente pe-
y sur de Asia;
ún de la India,
; *Viverra,* cive-
lean para hacer

s. *Hyaena,* Áfri-
rma parecidas al
as o listas, man-
les.
lis leo, león, de
ental y la India,
a el hombre; *F.*
parte salvaje en
etcétera, puma
exterminado en
s EE.UU. hasta
entan de ciervos,
de corral, prácti-
Lynx canadensis, lince del Canadá, y *L. rufus,* gato montés (figura 34-28*E*), ambos con cola corta.

Orden 20. Pinnípedos (Pinnipedia). Focas y leones marinos. Tamaño medio o grande, los machos suelen ser mucho mayores que las hembras; cuerpo fusiforme, extremidades en forma de paletas para nadar, con los dedos incluidos en membranas interdigitales; cola muy corta; Mioceno a Reciente; océanos y costas, gregarios; se alimentan principalmente de peces.

OTÁRIDOS (OTARIIDAE). Focas con orejas. Los miembros posteriores tienen movimiento de rotación; pueden desplazarse por costas rocosas o arenosas. *Callorhinus ursinus,* foca peletera del norte, los adultos permanecen en las costas rocosas de las islas Pribylov, en el mar de Behring, durante el verano, en bandadas que llegan a ser de millares. Un macho adulto (toro) controla un grupo (harén) de unas 60 hembras (vacas); cada hembra produce normalmente una sola cría, que cuida en tierra, y luego vuelve a reproducirse; a fines de verano toda la población (bandada) se marcha al mar y pasa allí nueve meses; la población de verano es de unos 2 600 000 individuos, bajo la supervisión del gobierno de los Estados Unidos; más de 60 000 machos de tres años se capturan anualmente para suministrar las pieles de foca del comercio; *Eumetopias jubata (stelleri),* león marino de Steller (figura 34-29), desde California hasta Alaska; *Zalophus californianus,* león marino de California, más pequeño, desde California central hacia el sur.

ODOBÉNIDOS (ODOBENIDAE). Morsas. Piel gruesa, con pelos esparcidos, dos caninos superiores forman colmillos de hasta 90 cm de longitud, que emplean para desenterrar moluscos y crustáceos en el fondo del mar, el hombre los emplea como marfil. *Odobenus,* en el Ártico, hasta 3 m de longitud.

FÓCIDOS (PHOCIDAE). Focas peludas. Los pies posteriores no pueden girar hacia adelante por lo que son poco ágiles en tierra. *Phoca vitulina,* foca común en las costas y bahías de Norteamérica y en otras partes; *Mirounga,* elefante marino (fig. 34-29), hasta 5,5 m de longitud, en las islas costeras de California y hacia el sur.

Orden 21. †Condilartros (Condylarthra). Ungulados primitivos, algunos con caninos; dientes laterales con cúspides puntiagudas; Paleoceno-Eoceno. Algunos de cuerpo pequeño *(†Hyopsodus),* otros más de 1,5 m de longitud, semejantes a carnívoros, cola larga, 5 dedos *(†Phenacodus).*

Orden 22. †Litopternos (Litopterna). Forma como los ungulados, algunos alcanzan el tamaño de un camello; de 3 a 1 dedo, con pezuñas; incisivos superiores presentes; dientes laterales desarrollados, con esmalte formando pliegues; Paleoceno-Pleistoceno, Sudamérica. *†Thoatherium,* parecido a un caballo; *†Macrauchenia,* parecido a un camello.

Orden 23. †Notoungulados (Notoungulata). Forma variada, desde el tamaño de un conejo hasta

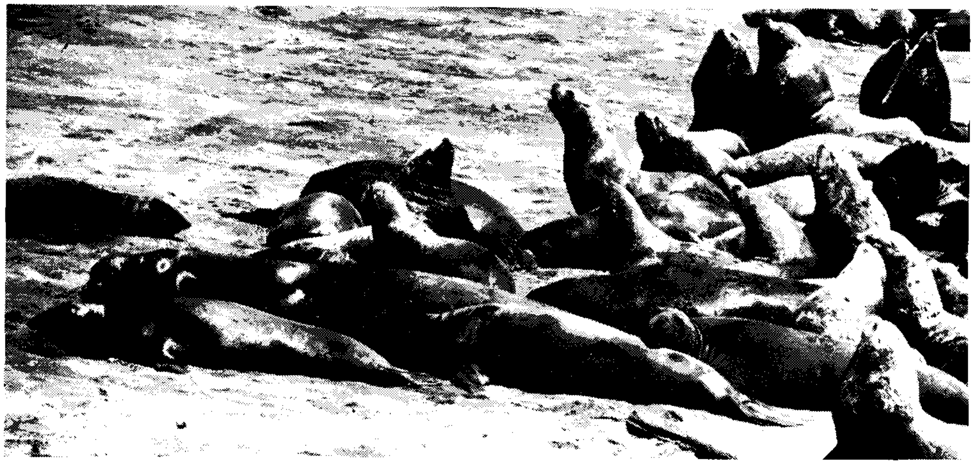


Fig. 34-29 Orden PINNÍPEDOS. Carnívoros marinos. *En primer plano:* elefantes marinos jóvenes *(Mirounga angustirostris). Al fondo:* leones marinos de Steller *(Eumetopias jubata),* machos jóvenes y adultos (toros). *(Foto de Robert T. Orr. isla de Año Nuevo, cerca de San Francisco.)*

6 m de longitud; algunos con el cuerpo pesado; digitígrados, en su mayoría tienen 3 dedos, con garras, algunos con pezuñas; cráneo corto y ancho; dientes variados, en algunos los incisivos son grandes, molares superiores curvados hacia dentro; Paleoceno-Pleistoceno, en su mayoría en Sudamérica. †*Palaeostylops,* Eoceno, Asia; †*Toxodon,* †*Typotherium.*

Orden 24. †Astrapoterios (Astrapotheria). Pequeños a grandes, partes traseras débiles; no hay incisivos superiores, los caninos y molares son grandes; 5 dedos, digitígrados; Paleoceno-Mioceno, Sudamérica. †*Astrapotherium.*

Orden 25. Tubulidentados (Tubulidentata). Cuerpo robusto, algo parecido al del cerdo, con pelos esparcidos; orejas y hocico largos; boca tubular, con una lengua larga, delgada y protráctil; numerosos dientes de leche, menos permanentes (sin incisivos y caninos), sin raíces ni esmalte; 4 o 5 dedos, con potentes garras; Eoceno a Reciente. África. *Orycteropus afer,* cerdo hormiguero del Cabo, nocturno, con las garras abre nidos de hormigas y termes y captura los insectos con la lengua pegajosa.

Orden 26. †Pantodontos (Pantodonta) o *Amblípodos (Amblipoda).* Tamaño mediano, miembros cortos, pies anchos, con pezuñas (algunos con garras); caninos grandes; dientes laterales con crestas; Paleoceno-Oligoceno. †*Pantolambda,* †*Coryphodon.*

Orden 27. †Dinoceros (Dinocerata) o *Uintaterios (Uintatheria).* Tamaño y forma de un rinoceronte; cráneo hasta 75 cm de longitud, con excrecencias óseas semejantes a cuernos; caninos grandes, molares superiores con doble cresta. †*Uintatherium.*

Orden 28. †Piroterios (Pyrotheria). Parecidos a un elefante en forma y tamaño; los incisivos son colmillos en forma de cincel; Paleoceno-Oligoceno; Sudamérica. †*Pyrotherium.*

Orden 29. Proboscidios (Proboscidea). Elefantes. Macizos; cabeza grande, orejas anchas y planas, cuello corto, cuerpo enorme, piernas en forma de pilares, piel gruesa (paquidermos), laxa y con pelos esparcidos; nariz y labio superior formando una probóscide musculosa, larga y flexible, que contiene los conductos nasales, con las aberturas en el extremo; dos incisivos superiores largos en forma de colmillos; cada molar con numerosas crestas transversales de esmalte en la superficie masticadora, sólo un diente (o dos) funcional en cada lado, en un momento dado; pies en forma de porra; 5, 3 (o 4) dedos en cada uno, con pequeñas pezuñas en forma de uñas, el peso descansa sobre un cojinete elástico detrás de los dedos. Eoceno a Reciente. África y sudeste de Asia; habita en los bosques y en las zonas de hierbas altas; gregarios, en manadas de 10 a 100; se alimentan de árboles, hierbas y bambús, los adultos comen de 275 a 325 kg cada día; el período de gestación es de unos veinte meses, los recién nacidos tienen alrededor de 1 m de altura y pesan unos 90 kg; la edad máxima registrada es de unos 50 años.

ELEFÁNTIDOS (ELEPHANTIDAE). *Elephas maximus,* elefante de la India, India a Sri Lanka y Borneo, colmillos de hasta 2,5 m de longitud; se emplea para transporte y en el circo; *Loxodonta africana,* elefante africano (fig. 34-30), sobrepasa los 3 m de altura, orejas enormes; los cartagineses y romanos lo empleaban para el transporte en la paz y en la guerra, pero no se ha usado posteriormente.

Orden 30. †Embritópodos (Embrithopoda). Tamaño de un rinoceronte, miembros anteriores más cortos que los posteriores, 5 dedos extendidos; un par de cuernos enormes sobre los huesos nasales y un par de cuernos pequeños sobre los frontales; dientes de tamaño uniforme; Oligoceno; África. †*Arsinotherium.*

Orden 31. Hiracoideos (Hyracoidea). Damanes. Pequeños; 4 dedos en el miembro anterior y 3 en el posterior; dedos con pequeñas pezuñas, excepto el segundo que tiene una curva; orejas y cola cortas; 1/2 incisivos; sin caninos; superficialmente semejan conejillos de Indias, pero están relacionados con los Proboscidios; Oligoceno a Reciente; África y Siria. *Procavia (Hyrax),* diurno en áreas rocosas; *Dendrohyrax,* en las cavidades de los árboles, nocturno.

Orden 32. Sirenios (Sirenia). Manatíes o vacas marinas. Tamaño grande, cuerpo fusiforme; extremidades anteriores en forma de paleta, sin extremidades posteriores; cola con lóbulos laterales, no escotada; hocico romo, boca pequeña, labios carnosos; sin orejas externas; dientes con esmalte; poco pelo, esparcido; estómago complicado; Paleoceno a Reciente; mares y ríos tropicales y subtropicales; herbívoros. 2 familias, 3 géneros; *Trichechus,* manatíes, en los ríos cálidos de Florida, Antillas, Brasil y África occidental; *T. latirostris,* manatí de Florida, h
dugong, dugong,
Nueva Guinea
tina) stelleri, vac
en las costas de
minada por los c

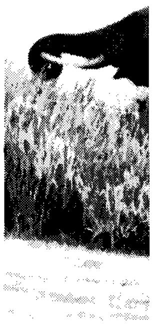


Fig. 34-30 Elefant
PROBOSCIDIOS). (

Orden 33. Pe
lados con númer
pies con un nú
por una pezuña
pasa por el cent
mago simple; E
y América tropi
ÉQUIDOS (EQUI
dedo funcional y
formas recientes)
en los desiertos,
ballo, ha sido el
trabajo utilizado
con 50 a 60 raza
Shetland que tie
sólo pesa unos 1
rones de 1,85 m
más; *E. asinus,*
to, domesticado,
la mula es un h
yegua, tiene el
caballo; *E. bur*
de las tierras ab
ticada.

TAPÍRIDOS (T.
en las patas ante
los bosques trop
ca Central y Am
Sumatra.

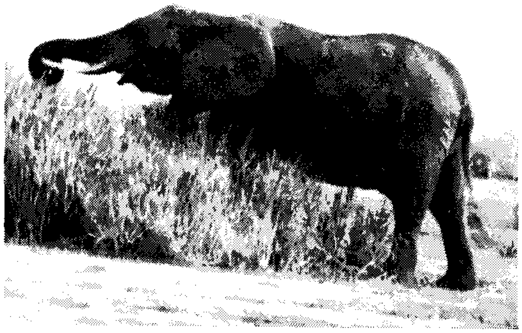


Fig. 34-30 Elefante africano *(Loxodonta africana,* **orden PROBOSCIDIOS)**. *(Foto de R. L. Usinger.)*

erficie mastica-
l en cada lado,
de porra; 5, 3
ñas pezuñas en
bre un cojinete
no a Reciente.
en los bosques
egarios, en ma-
e árboles, hier-
e 275 a 325 kg
de unos veinte
ededor de 1 m
dad máxima re-

ephas maximus,
anka y Borneo,
tud; se emplea
donta africana,
epasa los 3 m
gineses y roma-
te en la paz y
posteriormente.

rithopoda). Ta-
anteriores más
extendidos; un
uesos nasales y
e los frontales;
goceno; África.

idea). Damanes.
anterior y 3 en
ezuñas, excepto
rejas y cola cor-
superficialmente
están relaciona-
no a Reciente;
diurno en áreas
dades de los ár-

anatíes o vacas
usiforme; extre-
leta, sin extremi-
os laterales, no
ieña, labios car-
es con esmalte;
nplicado; Paleo-
picales y subtro-
géneros; *Triche-*
de Florida, Anti-
atirostris, manatí de Florida, hasta 3,5 m de longitud; *Dugong dugong,* dugong, Mar Rojo y costas de la India, Nueva Guinea y Australia; *Hydrodamalis (Rhytina) stelleri,* vaca marina de Steller, grande, antes en las costas de las islas del Pacífico Norte, exterminada por los cazadores en 1768.

Orden 33. Perisodáctilos (Perissodactyla). Ungulados con número impar de dedos. Tamaño grande; pies con un número impar de dedos, recubiertos por una pezuña córnea, el eje funcional de la pata pasa por el centro del dedo medio (tercero); estómago simple; Eoceno a Reciente; Eurasia, África y América tropical.

ÉQUIDOS (EQUIDAE). Caballos, asnos y cebras. Un dedo funcional y pezuña en todas las patas (en las formas recientes); habita en las llanuras abiertas o en los desiertos, es herbívoro. *Equus caballus,* caballo, ha sido el principal medio de transporte y de trabajo utilizado por el hombre durante siglos, con 50 a 60 razas domésticas, desde el poney de las Shetland que tiene 105 cm de altura a la cruz y que sólo pesa unos 135 kg hasta los Shire y los Percherones de 1,85 m de altura y un peso de 1180 kg o más; *E. asinus,* asno, adaptado a la vida del desierto, domesticado, empleado para tiro y transporte; la mula es un híbrido F_1 de un asno macho y una yegua, tiene el temple del asno y el tamaño del caballo; *E. burchelli,* cebra (fig. 34-31), indígena de las tierras abiertas de África, raramente domesticada.

TAPÍRIDOS (TAPIRIDAE). Tapires. Cuatro dedos en las patas anteriores y tres en las posteriores; en los bosques tropicales. *Tapirus,* 4 especies, América Central y América del Sur, Península malaya y Sumatra.

RINOCERÓTIDOS (RHINOCEROTIDAE). Rinocerontes. Cuerpo grande y pesado, pellejo grueso y parecido a una coraza; 1 o 2 cuernos en posición media sobre el hocico; 3 dedos; en zonas boscosas o en praderas. *Diceros* y *Ceratotherium* en África, al sur del desierto del Sahara; *Rhinoceros* y *Didermocerus* en el sudeste de Asia.

Orden 34. Artiodáctilos (Artiodactyla). Ungulados con número par de dedos. Tamaño variado; las patas suelen ser largas; 2 (raramente 4) dedos funcionales en cada pie, generalmente cubiertos por una pezuña córnea; eje de la pata entre los dedos; muchos con astas o cuernos en la cabeza; todos, excepto los cerdos, con la dentadura reducida, estómago con cuatro compartimientos, rumian; Eoceno a Reciente; todos los continentes excepto Australia. Tamaño desde el de un antílope no mayor que una liebre (dik-diks) hasta el del pesado búfalo o hipopótamo; algunos domesticados, otros importantes para la caza mayor deportiva; 3 subórdenes y 25 familias, 16 familias extinguidas y todas las demás con especies fósiles.

Suborden 1. Suiformes (Suiformes). Cerdos y formas afines. Sin cuernos o astas, 38 a 44 dientes, caninos grandes formando colmillos curvos.

SUIDOS (SUIDAE). Cerdos del Viejo Mundo. Muchos en el sur de Asia; *Sus scrofa,* jabalí de Europa, origen de la mayor parte de cerdos domésticos; *Phacochoerus,* jabalí verrugoso, en África.

TAYASUIDOS (TAYASSUIDAE). Pécaris o cerdos del Nuevo Mundo. Patagonia hasta el sur de los

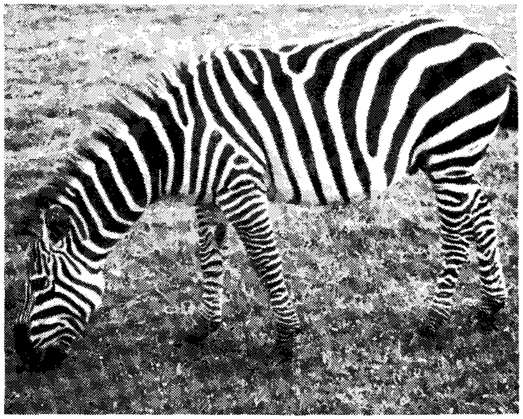


Fig. 34-31 Cebra *(Equus zebra,* **orden PERISODÁCTILOS), unos 120 cm de altura a la cruz, nativo de África.** *(Foto de T. I. Storer.)*

Estados Unidos; *Tayassu (Pecari) tajacu,* sur de Texas y Arizona, hasta Sudamérica.

HIPOPOTÁMIDOS (HIPPOPOTAMIDAE). Hipopótamos. Cuerpo y patas muy robustas, piel gruesa pero con poco pelo, adaptada a la natación, se alimentan de plantas acuáticas. *Hippopotamus amphibius,* río Nilo y más al sur, en África (figura 34-32), hasta 4 m de longitud; *Choeropsis liberiensis,* hipopótamo pigmeo, en el África occidental, menor.

Suborden 2. Tilópodos (Tylopoda). CAMÉLIDOS (CAMELIDAE). Camellos, dromedarios, llamas, alpacas. Pies blandos con uñas (sin pezuñas); un par de incisivos superiores; estómago con 3 compartimientos, son rumiantes; *Camelus,* camello y dromedario (fig. 34-33), en África y Asia, domesticados para cabalgar y para transporte; *Llama,* y alpaca, en el oeste de América del Sur, sirve para el transporte, suministra carne, cuero y lana.

Suborden 3. Rumiantes (Ruminantia). Pies con pezuñas; rumian.

Infraorden 1. Tragulinos (Tragulina). TRAGÚLIDOS (TRAGULIDAE). Pilandocs. Intermedios entre los cerdos, los camellos y los ciervos; sin cuernos; 34 dientes; hay caninos superiores, mayores en los machos; estómago de 3 compartimientos; algunas especies tienen el tamaño de roedores grandes. *Tragulus,* Asia sudoriental; *Hyemoschus,* vión, África occidental.

Infraorden 2. Pecorinos (Pecora). Rumiantes verdaderos. Generalmente están presentes cuernos o astas, al menos en los machos; 32 a 34 dientes; 4 pares de dientes parecidos a incisivos en la parte frontal de la mandíbula inferior (el cuarto par son caninos modificados); sin incisivos superiores, generalmente sin caninos superiores; estómago de 4 compartimientos (fig. 34-14).

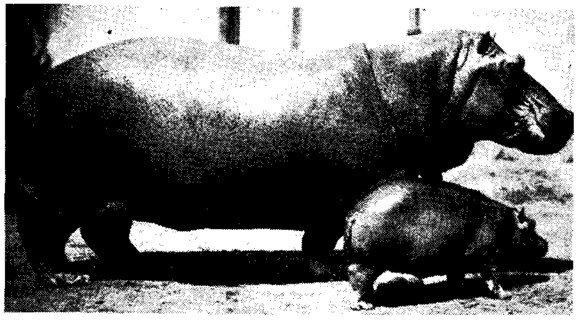


Fig. 34-32 Hipopótamo *(Hippopotamus amphibius,* **orden ARTIODÁCTILOS), hasta 3,5 m de longitud.** *(Fotografía del National Zoological Park.)*

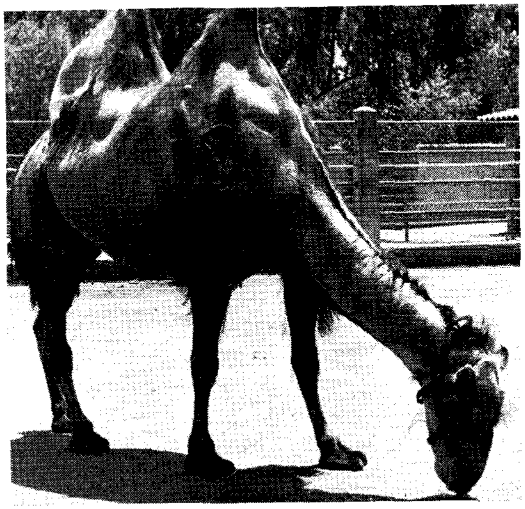


Fig. 34-33 Camello bactriano o de dos jibas *(Camelus bactrianus,* **orden ARTIODÁCTILOS), de Asia. La mayor parte del denso y largo pelaje de invierno ha mudado y la cubierta de verano es corta.** *(Foto de T. I. Storer.)*

CÉRVIDOS (CERVIDAE). Ciervos, etc. Cabeza de los machos con un par de astas óseas macizas que se mudan y crecen de nuevo cada año; en el hemisferio norte. *Rangifer,* reno y caribú, en las regiones del norte, astas en ambos sexos; *Alces alces,* alce, Alaska hasta Maine, Dakota del norte y Parque de Yellowstone, el macho adulto alcanza 2 m de altura a la cruz y pesa de 400 a 625 kg, entra en el agua, se alimenta de plantas acuáticas; *Cervus canadensis,* wapiti, antes en gran parte de los Estados Unidos excepto en los desiertos, actualmente restringido a las montañas del Oeste, los machos hasta 1,5 m de altura y 225 kg; *C. elaphus,* ciervo común europeo; *Odocoileus,* ciervo americano, los machos de las razas mayores hasta 1 m de altura y 135 kg de peso; *O. virginianus,* ciervo de cola blanca, costa del Atlántico hasta Oregón oriental; *O. hemionus,* ciervo de cola negra, oeste de Norteamérica (figura 34-8*C*).

GIRÁFIDOS (GIRAFFIDAE). Jirafas, okapis. África. Cuello y patas muy largas. *Giraffa camelopardalis,* jirafa (fig. 34-34), 5,5 a 6 m de altura, la cabeza con 3 a 6 «cuernos» cubiertos de piel; ramonea en el follaje de la mimosa y otros árboles; *Okapia,* okapi, menor, cuello más corto.

ANTILOCÁPR
cie viviente, *A*
gura 34-8*B*), s
y los desiertos
fornia, actualm
ciertas áreas;
55 kg de peso;
nos óseos, per
cuernos córne
laterales, que
BÓVIDOS (B
Cuernos huec
dos por querat
mente desde la
huesos frontal
pero mayores
en el hemisferi
Ovis canadensi
xico, Montaña
en las montañ
de altura y 135
de longitud; C
cabra montés,
lo largo, áspero
Bison bison (fi
falo, antes en
sur del Canadá
gos pelos rizad
los machos ac
800 kg de peso
antes se hallab
pero fueron ex
actualmente un

Fig. 34-34 Jirafa *(G*
TILOS), habita las p
(Foto de Stuart Ma

ıs jibas *(Camelus bac-*
Asia. La mayor parte
a mudado y la cubierta
ırer.)

ı inferior (el cuarto
); sin incisivos su-
ıinos superiores; es-
; (fig. 34-14).
vos, etc. Cabeza de
ıstas óseas macizas
evo cada año; en el
no y caribú, en las
ımbos sexos; *Alces*
ıe, Dakota del norte
nacho adulto alcan-
esa de 400 a 625 kg,
le plantas acuáticas;
ıntes en gran parte
ıto en los desiertos,
montañas del Oeste,
: altura y 225 kg;
ıropeo; *Odocoileus,*
ıs de las razas ma-
135 kg de peso; *O.*
lanca, costa del At-
; *O. hemionus,* cier-
Norteamérica (figura

irafas, okapis. Áfri-
ıas. *Giraffa camelo-*
ı,5 a 6 m de altura,
ı» cubiertos de piel;
mimosa y otros ár-
r, cuello más corto.

ANTILOCÁPRIDOS (ANTILOCAPRIDAE). Una especie viviente, *Antilocapra americana,* berrendo (figura 34-8*B*), se halla en las llanuras sin árboles y los desiertos desde las Great Plains hasta California, actualmente reducido y sólo abundante en ciertas áreas; adultos de 90 cm de altura y hasta 55 kg de peso; ambos sexos con un par de cuernos óseos, permanentes; sobre estos crecen unos cuernos córneos negros, comprimidos, con púas laterales, que se mudan cada año.

BÓVIDOS (BOVIDAE). Rumiantes cavicornios. Cuernos huecos, pares, no ramificados, formados por queratina y que crecen lenta y continuamente desde la base sobre unos ejes óseos de los huesos frontales, generalmente en ambos sexos pero mayores en los machos; más de 50 géneros en el hemisferio norte, sudeste de Asia y África. *Ovis canadensis* y otros bóvidos (fig. 34-8*A*), México, Montañas Rocosas y California a Alaska, en las montañas abruptas, los machos hasta 1 m de altura y 135 kg, con los cuernos de hasta 1 m de longitud; *Oreamnos americanus (montanus),* cabra montés, Idaho y Washington a Alaska, pelo largo, áspero y blanco, cuernos cortos, negros; *Bison bison* (fig. 34-35), bisonte americano o búfalo, antes en Texas y las Great Plains hasta el sur del Canadá, con una giba en la espalda y largos pelos rizados en la parte anterior del cuerpo, los machos adultos hasta 1,75 m de altura y 800 kg de peso, pero las hembras son menores; antes se hallaban a millones en las tierras llanas pero fueron exterminados por su carne y cuero, actualmente unos pocos en parques y reservas; *Bison bonasus,* bisonte europeo, casi extinguido; ganado vacuno doméstico, cordero, cabras (párrafos 34-29); *Bibos (Bos) gaurus,* India y Birmania; *Bibos sondaicus,* banteng, sudeste de Asia, Borneo y Java; *Bubalus bubalis,* búfalo acuático, nativo de la India, ampliamente domesticado, Italia a islas del Pacífico; *Ovibos moschatus,* buey almizclero, en las tierras árticas sin árboles, desde la Bahía de Hudson hasta los 83° N, hasta 1,30 m de altura y más de 225 kg; antílopes africanos y asiáticos, muchas especies de varios tamaños.

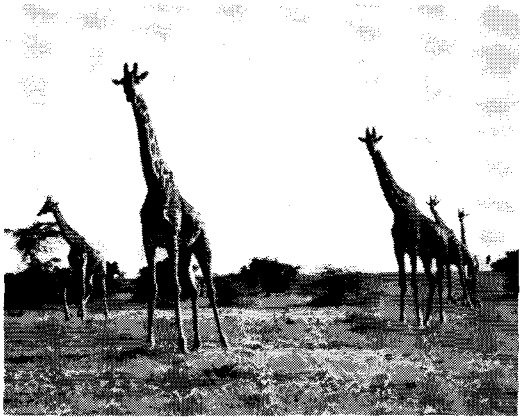


Fig. 34-34 Jirafa *(Giraffa camelopardalis,* **orden ARTIODÁCTILOS), habita las praderas con árboles del África oriental.** *(Foto de Stuart MacKay.)*

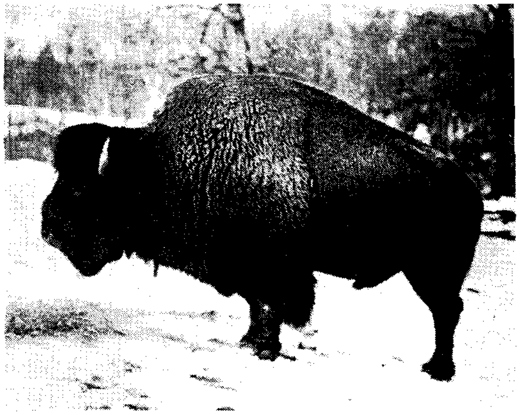


Fig. 34-35 Bisonte americano *(Bison bison,* **orden ARTIODÁCTILOS), con pelaje de invierno completo.** *(Fotografía del National Zoological Park.)*

Bibliografía

El *Journal of Mammalogy* (trimestral, desde 1919, publicado por la American Society of Mammalogists) es la revista más importante en inglés. Museos, universidades, etcétera, publican listas o libros sobre mamíferos. Los departamentos de Agricultura y del Interior publican numerosas circulares y boletines sobre la importancia económica y otros aspectos de los mamíferos. La *North American Fauna* (60 números, publicada por el U.S. Department of the Interior, Bureau of Sport Fisheries and Wildlife) incluye descripciones de los mamíferos de varios Estados y regiones. En los libros que tratan de distintas formas de apresar animales se encontrará información sobre animales de caza y peleteros.

Anderson, Sydney, y J. K. Jones, Jr. (dirs.). 1967. Recent mammals of the world: a synopsis of families. Nueva York, The Ronald Press Co. VIII + 453 pp., ilus.

Audubon, John James, y **J. Bachman.** 1851-1854. The quadrupeds of North America. 3 vols. Nueva York, V. G. Audubon. 155 láms. Apareció por primera vez (1845-1848) con el nombre *The viviparous quadrupeds of North America,* en 3 vols. folio, con 150 láms. y texto separado (1846-1853) de 3 vols. cuarto; combinado bajo el nombre *The quadrupeds...* en 3 vols. octavo. *Es la primera obra completa sobre mamíferos de Norteamérica.*

Barbour, R. W., y **W. H. Davis.** 1969. Bats of America. Lexington, University of Kentucky Press. 286 pp., ilus.

Blas Aritio, L. 1974. Guía de Campo de los Mamíferos españoles. 2.ª ed. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. 202 pp., 335 ilus., 163 en color, 136 mapas.

Bourlière François. 1970. The natural history of mammals. 3.ª ed. Nueva York, Alfred A. Knopf, Inc. XXI + 387 + XI pp., ilus.

Burt, W. H., y **R. P.** Grossenheider. 1976. A field guide to the mammals [north of Mexico]. 3.ª ed. Boston, Houghton Mifflin Co. 289 pp., numerosas figs. (algunas en color) y mapas.

Burton, M. 1978. Guía de los Mamíferos de España y de Europa. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. 278 pp., ilus. en color.

Cahalan, V. H. 1947. Mammals of North America. Nueva York, The Macmillan Company. X + 682 pp., ilus.

Cockrum, E. L. 1962. Introduction to mammalogy. Nueva York, The Ronald Press Co. VIII + 455 páginas, ilustraciones.

Davis, D. E., y **F. B. Golley.** 1963. Principles in mammalogy. Nueva York, Reinhold Publishing Corp. XIII + 335 pp., ilus. *Actividad, comportamiento, reproducción, poblaciones y adaptaciones.*

Dorst, J., y **P. Dandelot.** 1973. Guía de Campo de los Mamíferos Salvajes de África. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. 302 pp., ilus., 44 láms. en color, mapas de distribución.

Ewer, R. F. 1968. Ethology of mammals. Nueva York, Plenum Press, Plenum Publishing Corporation. XIV + 418 pp., 12 figs., 8 láms.

Flower, W. H., y **R. Lydekker.** 1891. An introduction to the study of mammals living and extinct. Londres, A. & C. Black, Ltd. XVI + 763 pp., 357 figs.

Glass, B. P. 1973. A key to the skulls of North American mammals. Stillwater, Okla., Oklahoma State University Press. III + 59 pp., ilus.

Grassé, Pierre-P. (dir.). 1955. Mammifères. *En* Traité de zoologie. París, Masson et Cie. Vol. 17 (2 pts.), 2300 pp., 2106 figs.

Grzimek, H. C. B. (dir.). 1972-1975. Grzimek's animal life encyclopaedia. Vols. 10-13. Mammals I-IV. Nueva York, Van Nostrand Reinhold.

Gunderson, H. L. 1976. Mammalogy. Nueva York, McGraw-Hill Book Company. VIII + 438 pp., ilus.

Hall, E. R., y **K. R. Kelson.** 1959. The mammals of North America. Nueva York, The Ronald Press Co. 2 vols. XXX + 1083 + 79., 553 figs. (cráneos), 500 mapas (distribución), 186 esquemas de tipos genéricos. *Claves, descripciones, distribución, bibliografía.*

Hamilton, W. J., Jr. 1939. American mammals: their lives, habits, and economic relations. Nueva York, McGraw-Hill Book Company, XII + 434 pp., 92 ilus.

———. 1943. The mammals of eastern United States. Ithaca, N.Y., Cornstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press. 7 + 432 pp., 183 figs. Reimpreso 1963. Nueva York, Hainer Publishing Co., Inc.

Kükenthal, Willy, y Thilo Krumbach. 1955-1969. Handbuch der Zoologie. Vol. 8. Mammalia, pts. 1 a 45. Berlin, W. de Gruyter. 4359 pp., ilus.

Matthews, H. L. The life of mammals. 1969. Vol. I. 340 pp., ilus. 1971. Vol. II. 400 pp., ilus., 1971. Nueva York, Universe Books.

Miller, G. S., Jr., y **Remington Kellogg.** 1955. List of North American recent mammals. *U.S. National Museum Bulletin* 205. XII + 954 pp. *Nombre científico y distribución geográfica de cada especie y subespecie.*

Napier, J. R., y **P. H. Napier.** 1967. A handbook of living Primates. Nueva York, Academic Press, Inc. XIV + 456 pp., 114 láms., 10 figs.

Orr, R. T. 1976. Vertebrate Biology. 4.ª ed. Filadelfia, W. B. Saunders Co. VII + 472 pp., ilus.

Palmer, R. S. 1954. The mammal guide... North America north of Mexico. Garden City. N.Y., Doubleday & Co., Inc. 384 pp., 40 láms. color, 37 figs., 145 mapas. *Identificación, biología y status económico.*

Seton, E. T. 1925-1928. Lives of game animals. Garden City, N.Y., Doubleday & Co., Inc. 4 vols., ilus. *Estudio extenso de los mamíferos ungulados, carnívoros y algunos roedores.*

Simpson, G. G. 1945. The principles of clasification and a classification of mammals. *American Museum of Natural History Bulletin* 85. XVI + 350 pp. *Técnico; grupos fósiles y del Reciente hasta el nivel del género.*

Slijper, E. J. 1962. Whales. Nueva York, Hillary House Publishers, Ltd. 475 pp., ilus.

Van der Brink, F. H., y **P. Barruel.** 1971. Guía de Campo de los Mamíferos salvajes de Europa occidental. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. 239 pp., ilus.

Vaughn, T. A. 1972. Mammalogy. Filadelfia, W. B. Saunders Co. VI + 463 pp., ilus.

Walker, E. P. y otros. 1975. Mammals of the world. 3.ª ed. 2 vols. Baltimore, The Johns Hopkins Press. XLVII + 1500 pp., ilus.

Young, J. Z. 1980. La Vida de los Mamíferos. Barcelona, Ediciones Omega, S. A. XVI + 611 pp., ilus. *Estructura y función de los órganos y sistemas.*

35

El Hom

35-1 Posición del

Desde antiguo el o
Homo sapiens, en
constituido un tem
mitivas tienen mit
hombre a partir de
Para otros pueblos,
poder sobrenatural.
y la posición del h
en el conocimiento
cuerpo humano, d
de los restos histór
acuerdo con estos
nece sucesivamente

1 Reino animal, p
complejo, etc.
2 Tipo CORDADOS,
bolsas branquial
nario, y un cereb
durante toda la
3 Subtipo VERTEB
lumna vertebral
4 Superclase TETRÁ
extremidades.

Ronald Press Co.
ıs. (cráneos), 500
ıas de tipos gené-
ribución, bibliogra-

ı mammals: their
ions. Nueva York,
+ 434 pp., 92 ilus.
ern United States.
ı Associates, a di-
ess. 7 + 432 pp.,
York, Hainer Pu-

.. 1955-1969. Hand-
nalia, pts. 1 a 45.
ilus.
nals. 1969. Vol. I.
) pp., ilus., 1971.

logg. 1955. List of
als. *U.S. National*
pp. *Nombre cien-*
le cada especie y

7. A handbook of
ademic Press, Inc.
.
. 4.ª ed. Filadelfia,
., ilus.
ıide... North Ame-
y. N.Y., Doubleday
olor, 37 figs., 145
status económico.
ıe animals. Garden
4 vols., ilus. *Estu-*
ngulados, carnívo-

es of clasification
ls. *American Mu-*
85. XVI + 350 pp.
ciente hasta el ni-

'ork, Hillary House

971. Guía de Cam-
e Europa occiden-
S. A. 239 pp., ilus.
Filadelfia, W. B.

ıals of the world.
ns Hopkins Press.

Mamíferos. Barce-
/I + 611 pp., ilus.
nos y sistemas.

35

El Hombre

35-1 Posición del hombre en la naturaleza

Desde antiguo el origen y la posición del hombre, *Homo sapiens,* en el reino de los seres vivos, ha constituido un tema de gran interés. Las razas primitivas tienen mitos que explican el origen del hombre a partir de animales, seres inanimados, etc. Para otros pueblos, el hombre es la creación de un poder sobrenatural. El biólogo considera el origen y la posición del hombre objetivamente, basándose en el conocimiento de la estructura y fisiología del cuerpo humano, de su desarrollo embrionario y de los restos históricos, prehistóricos y fósiles. De acuerdo con estos datos, la especie humana pertenece sucesivamente a los siguientes grupos:

1 Reino animal, por requerir alimento orgánico complejo, etc.
2 Tipo CORDADOS, por poseer notocordio, arcos y bolsas branquiales durante el desarrollo embrionario, y un cerebro dorsal y un cordón nervioso durante toda la vida.
3 Subtipo VERTEBRADOS, por poseer cráneo y columna vertebral segmentada.
4 Superclase TETRÁPODOS, por poseer dos pares de extremidades.
5 Clase MAMÍFEROS, por poseer pelos y glándulas mamarias.
6 Orden PRIMATES, por poseer cuatro extremidades generalizadas, cada una de ellas con cinco dedos provistos de uñas.
7 Superfamilia HOMINOIDEOS, por carecer de cola y de bolsas en las mejillas.
8 Familia HOMÍNIDOS (distinguiéndose de la familia PÓNGIDOS o monos antropomorfos), por poseer una serie de caracteres, entre los cuales están:

a Encéfalo con mayor capacidad funcional y tamaño más grande (tamaño humano mínimo, 1000 cm^3; máximo del gorila, 650 cm^3); caja cefálica mayor que la cara.
b Cara más plana y más vertical, arcos superciliares reducidos, mandíbula inferior menos saliente, dientes de tamaño más regular.
c Cabello largo y de crecimiento continuo en la cabeza, pero escaso y corto en el cuerpo.
d Manos más generalizadas, pulgares mejor desarrollados; piernas un 30 por ciento más largas que los brazos, y rectas; dedo grueso del pie no oponible a los demás dedos.
e Esqueleto y partes blandas de configuración y

proporciones distintas; cuerpo con grasa subcutánea.

f Infancia y maduración esquelética prolongada.

La especie humana suele andar erecta sobre los dos pies, tiene costumbres terrestres, es muy gregaria, de dieta omnívora, y, de ordinario, emplea alimento cocido. En contraste, los parientes más próximos del hombre, los monos antropomorfos (gorila, chimpancé, orangután y gibón) tienen postura semierecta y son literalmente cuadrumanos. El gorila y el chimpancé andan apoyándose sobre los nudillos, lo cual constituye un método único de locomoción. El gorila es un habitante del suelo, vegetariano, que raramente come frutos de los árboles y que sólo ocasionalmente trepa. El chimpancé es a un mismo tiempo arborícola y terrestre y se alimenta de frutos y también de materia animal. El orangután y el gibón son vegetarianos arborícolas y a menudo comen frutos. En general, los antropomorfos no son gregarios en el grado en que lo es el hombre, pero estudios recientes de los gorilas y los chimpancés revelan que existe una considerable cohesión y organización social.

Estudios realizados con macromoléculas, seroalbúminas, transferinas, hemoglobinas y DNA de monos del Viejo Mundo, monos antropomorfos y el hombre revelan que existe una relación más estrecha entre el hombre y los antropomorfos que entre los monos del Nuevo Mundo y los antropomorfos. La divergencia entre la línea que condujo al hombre y la que condujo a los antropomorfos africanos debió de iniciarse en un período que oscila entre los 5 y los 15 millones de años. Las pruebas bioquímicas hacen pensar que la última fecha es la más aceptable.

El hombre es superior a todos los demás seres vivos en muchas capacidades funcionales, tales como: 1) la construcción y el empleo de utensilios; 2) la modificación del ambiente para su beneficio, incluyendo la producción de alimento; 3) la posesión de lenguaje articulado; 4) la organización de una vida social complicada, y 5) la formación de conceptos mentales abstractos. Ello es posible debido a su mano generalizada, pero principalmente por el mayor desarrollo del encéfalo en tamaño, organización y capacidad funcional. Mediante el lenguaje articulado, la escritura y la memoria, la humanidad puede reunir y transmitir los conocimientos de generación en generación. De esta manera ha logrado los progresos materiales, sociales, culturales y éticos. En los demás animales, la transmisión de las capacidades de una generación a otra está limitada a los instintos y reflejos fijados por la herencia.

Estructura y fisiología

35-2 Tamaño

Los adultos humanos normales miden entre 1,42 y 1,98 m de estatura, aunque algunos enanos excepcionales miden sólo entre 46 y 98 cm, y gigantes excepcionales (debidos a una hiperfunción hipofisaria) crecen hasta 2,7 m. Las razas difieren en su estatura media, entre 1,28 m (pigmeos africanos) y 1,80 m (patagones y australianos aborígenes). Los pueblos que carecen del alimento apropiado y viven en climas extremos tienden a ser bajos, pero las razas activas de países templados y con mayores posibilidades de alimentación son más altas. En los Estados Unidos se ha comprobado un claro incremento de la estatura media en las últimas generaciones, que ahora parece haberse estabilizado, debido, probablemente, a una mejora en la alimentación y al control de las enfermedades. En la mayoría de las razas, los varones son más altos que las hembras. El peso varía con la raza, el sexo, la altura y la edad.

35-3 Cubierta del cuerpo [1]

La piel del hombre es fina y delicada, excepto en las zonas callosas (adaptaciones funcionales) que se producen en la palma de las manos debido a ciertos trabajos y en la planta de los pies, especialmente entre los que andan descalzos. El color de la piel resulta de la presencia de capilares sanguíneos que contienen glóbulos rojos (con hemoglobina), existentes en la dermis, y también de pigmento, melanina (negra) y caroteno (amarillo). Las razas blancas, amarillas, morenas y negras difieren en la cantidad de melanina en la piel. Los individuos rubios de raza blanca tienen menos melanina que los morenos y, generalmente, las mujeres menos que los hombres. El tono amarillo de las palmas, las plantas y los párpados se considera debido al caroteno. La pigmentación suele ser más intensa en las razas expuestas a fuerte luz solar. El oscureci-

---

[1] Muchos rasgos de la anatomía y fisiología humanas se describieron en los capítulos 4 a 10, y algunos aspectos de la herencia humana en el capítulo 11.

---

miento de la pi
un mecanismo
contra la exposi
violeta.
La piel huma
yor parte de m
ríparas que pro
tiene numerosa
evaporación del
gular la temper

35-4 Pelo

El pelo del ho
estructura y f
1) porque es la
beza; 2) en su
las distintas e
los sexos, en lo
tidad, y 4) en
tintas razas.
El cabello la
en la cabeza es
Las cejas y los
auditivos exter
pelo especial. E
haber un pelaje
plantas, las par
mentos termina
nitales carecen
El feto huma
ma semana de
blando *(lanugo,*
o al nacer. El
curo, pero lueg
del cuerpo es
la pubertad em
catorce años),
región del pubi
hombres, se le
pecho. La pilo
de los machos
la tienen más
sionalmente, «n
Posteriormen
se va volviend
co, debido a q
pacidad de fab
se vuelve blanc
cia popular. El
edad y entonce
racterístico: ca

los por la heren-

a y fisiología

iden entre 1,42
ınos enanos ex-
98 cm, y gigan-
perfunción hipo-
as difieren en su
meos africanos)
aborígenes). Los
apropiado y vi-
ser bajos, pero
los y con mayo-
on más altas. En
ado un claro in-
as últimas gene-
estabilizado, de-
en la alimenta-
des. En la mayo-
ás altos que las
, el sexo, la altu-

:ada, excepto en
funcionales) que
manos debido a
os pies, especial-
os. El color de la
ilares sanguíneos
n hemoglobina),
le pigmento, me-
illo). Las razas
as difieren en la
os individuos ru-
melanina que los
jeres menos que
las palmas, las
ra debido al ca-
más intensa en
lar. El oscureci-

fisiología huma-
4 a 10, y algunos
l capítulo 11.

miento de la piel en las personas blancas constituye un mecanismo de defensa que presenta el cuerpo contra la exposición a un exceso de radiación ultravioleta.

La piel humana (fig. 4-1) difiere de la de la mayor parte de mamíferos por poseer glándulas sudoríparas que producen una secreción acuosa que contiene numerosas sales y productos de excreción. La evaporación del sudor contribuye a enfriar y a regular la temperatura del cuerpo.

35-4 Pelo

El pelo del hombre es mamaliano en cuanto a su estructura y forma de crecimiento, pero difiere: 1) porque es largo y denso, especialmente en la cabeza; 2) en su cantidad, distribución y forma en las distintas edades de cada individuo; 3) entre los sexos, en lo que se refiere a su longitud y cantidad, y 4) en su cantidad y estructura en las distintas razas.

El cabello largo y de crecimiento casi continuo en la cabeza es un carácter distintivo del hombre. Las cejas y los párpados (pestañas), los conductos auditivos externos y las aberturas nasales poseen pelo especial. En las demás partes del cuerpo suele haber un pelaje escaso, y los labios, las palmas, las plantas, las partes externas (extensoras) de los segmentos terminales de cada dedo y parte de los genitales carecen de pelo.

El feto humano, aproximadamente en su vigésima semana de vida, se recubre de un fino pelaje blando *(lanugo)* que se pierde antes del nacimiento o al nacer. El recién nacido suele tener el pelo oscuro, pero luego puede cambiar de color. El pelo del cuerpo es escaso durante la infancia, pero en la pubertad empieza a crecer (más o menos a los catorce años), especialmente en las axilas y en la región del pubis. Cuando los muchachos se hacen hombres, se les desarrolla la barba y el pelo del pecho. La pilosidad facial densa es característica de los machos después de la pubertad; las mujeres la tienen más o menos desarrollada y existen, ocasionalmente, «mujeres barbudas».

Posteriormente ocurren nuevos cambios: el pelo se va volviendo paulatinamente gris, y luego blanco, debido a que las papilas pilíferas pierden la capacidad de fabricar pigmento; pero nunca el pelo se vuelve blanco en una noche, a pesar de la creencia popular. El pelo de la cabeza disminuye con la edad y entonces se va adquiriendo un aspecto característico: cabello y barba grises y, en los hombres, y ocasionalmente en las mujeres, calvicie. Estos cambios probablemente son hereditarios, aunque a veces también son patológicos; la calvicie es probable que la transmitan las hembras sin que se manifieste en ellas.

Como ejemplo de las diferencias raciales en el cabello puede citarse el cabello lacio y negro de los orientales e indios americanos, el cabello rizado de los negros y el amarillento de los escandinavos. La sección transversal del cabello varía desde casi circular en los mongólicos hasta elíptica en los hotentotes de cabello rizado.

Todos los pelos del hombre van siendo reemplazados a ciertos intervalos; el de las cejas y pestañas cada pocos meses, y el cabello desde cada pocos meses hasta cada cuatro o cinco años. Hay pruebas de una ligera muda en primavera y en otoño.

35-5 Esqueleto y dientes

El cráneo humano es una caja ósea redondeada que carece de la cresta sagital presente en muchos otros mamíferos. Los cóndilos occipitales son ventrales más que posteriores, en relación con la posición erecta; la caja encefálica es mayor, la región nasal corta y la mandíbula inferior tiene más bien forma de U que de V. El cráneo aumenta de tamaño hasta aproximadamente los siete años y aumenta de nuevo en la pubertad, y el cierre definitivo de las suturas puede retardarse hasta una avanzada edad. Otros rasgos notables del esqueleto humano son la ausencia de cola y el esqueleto completo y generalizado de las extremidades, manos y pies.

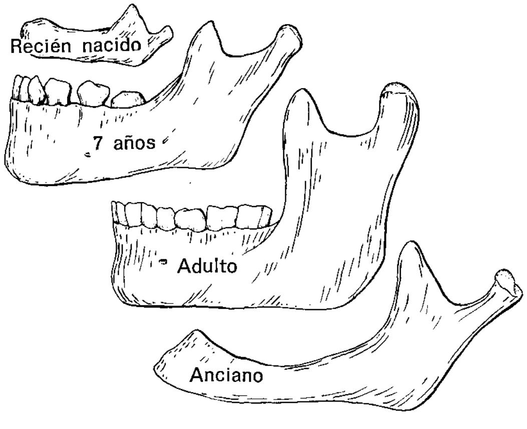


Fig. 35-1 Cambios, con la edad, en el perfil y en la forma de la mandíbula humana. *(Modificado de Heitzmann.)*

Los dientes humanos están menos claramente diferenciados que en otros mamíferos, y tienen todos aproximadamente la misma altura (fig. 35-1). La dentición permanente o adulta comprende de 28 a 32 piezas, según el número de terceros molares (muelas del juicio) que aparecen; éstos son irregulares en la época y manera de erupción.

35-6 Sistema muscular

Los quinientos o más músculos del cuerpo humano son muy parecidos a los de los demás mamíferos. En general, los nombres dados por los anatómicos antiguos a los músculos del hombre sirven también para los de los mamíferos; sólo existen pequeñas diferencias en el origen, inserción y tamaño. La mayor parte de las peculiaridades de los músculos del hombre están relacionadas con la posición erecta, el soporte del cuerpo, la locomoción con las extremidades posteriores y la gran flexibilidad de los brazos, manos y dedos. Tienen especial interés los numerosos músculos faciales, que hacen posibles las expresiones de placer, temor y otros estados emocionales. El hombre y los primates presentan el máximo desarrollo de estos músculos, unos pocos carnívoros, como el gato, pueden indicar placer o miedo, pero en todos los vertebrados por debajo de los mamíferos la cara es una máscara rígida.

35-7 Órganos internos

Los órganos situados dentro de la cavidad abdominal están sostenidos por mesenterios adheridos a la pared posterior y por un gran manto (epiplón mayor) que cuelga en forma de delantal entre los intestinos y la pared anterior del abdomen. Está compuesto por cuatro capas de peritoneo y contiene un depósito de grasa que sirve de cojinete para los órganos internos y les protege contra la pérdida de calor.

35-8 Sistema nervioso

El encéfalo humano (fig. 9-7) es notable por su tamaño relativamente grande y por el gran desarrollo de los hemisferios cerebrales (substancia gris), que poseen una superficie muy replegada y cubren completamente las demás partes del encéfalo.

El peso medio del cerebro humano es de unos 1250 (mujer) a 1350 gramos (varón) y el volumen es de 1200 a 1500 centímetros cúbicos. El tamaño del encéfalo y la capacidad mental no están estrechamente correlacionados. El encéfalo humano sobrepasa en mucho al de otros animales tanto en su tamaño relativo como en su desarrollo funcional. Así, un perro, un gorila y un hombre, de pesos aproximadamente iguales, tienen cerebros de 135, 430 y 1350 g respectivamente.

Historia natural

35-9 Distribución

El hombre tiene una distribución geográfica que va desde los hielos árticos hasta islas situadas más allá de los continentes australes, desde el nivel del mar hasta altitudes superiores a los 7000 m en algunas regiones montañosas, y desde las selvas tropicales húmedas hasta los desiertos más secos. Las razas locales que se hallan en tan diversos hábitats difieren por la estatura, la configuración, el color, el modo de vida, los alimentos y el cobijo utilizados, así como en su organización social y costumbres; no obstante, recientemente estas diferencias van desapareciendo.

35-10 Número

Se carece de una información precisa referente a los cambios en la población humana pero es evidente la tendencia principal. Después de un largo período de crecimiento gradual, el aumento de población empezó a acelerarse con el principio de la Era cristiana y actualmente el aumento se ha convertido en explosivo. La población mundial es de más de 4000 millones y en general se estima que crece a un ritmo de 70 a 80 millones por año. Estas cifras puede que sea moderadas puesto que generalmente se subestima el número de individuos. Puede ser que el aumento de población se haya producido a oleadas, como cuando, en los últimos tiempos, los inventos y los descubrimientos incrementaron las posibilidades de supervivencia del hombre y su capacidad para explotar el ambiente. Los aumentos más notables siguieron al desarrollo de utensilios, lenguaje, y se sabe que acompañaron al desarrollo de la agricultura, la industrialización, la sanidad, la medicina, y a la ciencia moderna.

A falta de importaciones, la población humana de cualquier región depende de la fertilidad del

suelo y tambié
ponibilidad de
blaciones huma
y algunos luga
crecido a caus
dida del suelo
creciente.

35-11 Factore poblaci

El hombre es
capacidad de d
te que le rode
(agricultura) y
cenes, conserva
tar la escasez
del mismo; 2)
los pequeños c
tra sus enemig
contra las inun
3) **destrucción**
ratas, ratones,
de la compete
las cosechas y
cies que ataca

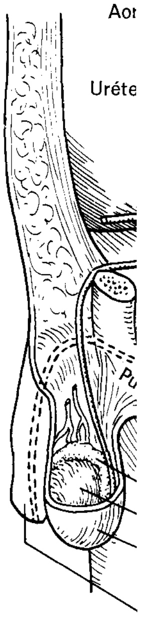


Fig.

:os. El tamaño
no están estre-
lo humano so-
les tanto en su
ollo funcional.
nbre, de pesos
rebros de 135,

ıtoria natural

geográfica que
as situadas más
sde el nivel del
7000 m en al-
las selvas tro-
más secos. Las
iversos hábitats
ación, el color,
l cobijo utiliza-
ocial y costum-
stas diferencias

cisa referente a
ına pero es evi-
ués de un largo
el aumento de
el principio de
aumento se ha
ción mundial es
al se estima que
s por año. Estas
esto que general-
individuos. Pue-
n se haya produ-
os últimos tiem-
ntos incrementa-
ncia del hombre
nbiente. Los au-
al desarrollo de
acompañaron al
ustrialización, la
a moderna.
oblación humana
la fertilidad del

---

suelo y también, en las regiones áridas, de la disponibilidad de agua para la irrigación. Algunas poblaciones humanas de Asia menor, norte de África, y algunos lugares de los Estados Unidos han decrecido a causa del agotamiento del suelo, la pérdida del suelo superficial por la erosión y la aridez creciente.

35-11 Factores que regulan las poblaciones humanas

El hombre es muy superior a los animales en su capacidad de dominar hasta cierto punto el ambiente que le rodea por: 1) **producción de alimento** (agricultura) y **almacenamiento de alimento** (almacenes, conservas, congelación) con el objeto de evitar la escasez en ciertas estaciones y el deterioro del mismo; 2) **cobijo** adecuado para los adultos y los pequeños contra el tiempo desfavorable y contra sus enemigos (construcción de casas, protección contra las inundaciones, policía, defensa nacional); 3) **destrucción de los animales «enemigos»** (lobos, ratas, ratones, insectos domésticos); 4) **reducción de la competencia** de otros animales (protegiendo las cosechas y el ganado y exterminando las especies que atacan su alimento almacenado, sus cultivos y sus animales domésticos), y 5) **lucha contra las enfermedades** que atacan al hombre (sanidad, inmunización). Con estos medios artificiales el hombre moderno de los países civilizados ha aumentado extraordinariamente de número respecto a la población posible en los pueblos primitivos.

Son varios los agentes que reducen el número de seres humanos y algunos de ellos son comparables a los que reducen el número de animales salvajes; entre ellos figuran: 1) **escasez de alimento,** o hambre, debido a pérdida de las cosechas por haber sido desfavorable el tiempo, especialmente en los países densamente poblados tales como India, China y partes de África, en los cuales las reservas de alimentos son escasas o están distribuidas desigualmente; la mala nutrición (dieta inadecuada) puede tener por consecuencia un mal estado físico con mayor susceptibilidad a las enfermedades y a la muerte; 2) **cobijo inadecuado,** especialmente durante el invierno en los países situados fuera de los trópicos; 3) **cataclismos naturales,** como inundaciones, huracanes, erupciones volcánicas, etc.; 4) **enemigos** tales como los grandes animales depredadores (cocodrilos, tiburones, lobos, leones, tigres) y serpientes venenosas, que causan muchas muertes en algunas regiones tropicales; 5) la **guerra,** una forma de competencia entre los pueblos o naciones,

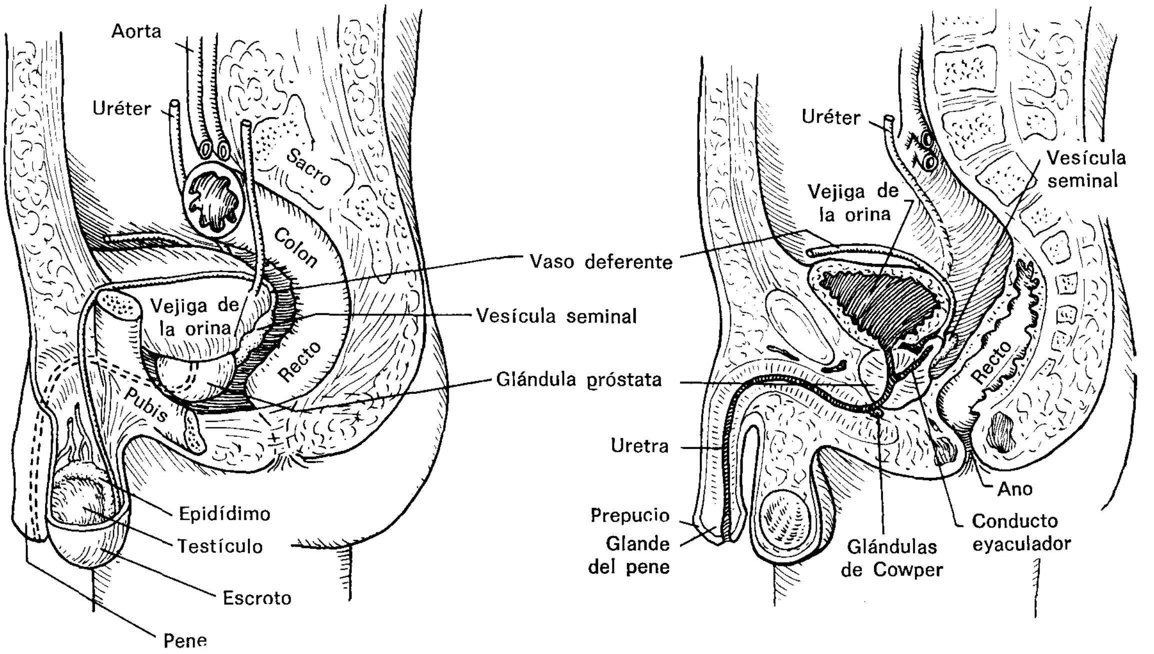


Fig. 35-2 El sistema urogenital masculino. *Izquierda:* En perspectiva. *Derecha:* Sección media.

por terreno, recursos naturales, rutas de comercio u otros factores deseables del ambiente humano (la guerra y la esclavitud han sido durante mucho tiempo los principales factores de despoblación); y 6) la **enfermedad** incontrolada, en los pueblos primitivos, o resultado de la negligencia común en los pueblos «civilizados», o incontrolable, como es el caso de la gripe epidémica.

En los países civilizados donde muchas enfermedades están vigiladas por medidas de sanidad pública, mueren pocos individuos en la infancia o en las primeras fases de la vida. Proporcionalmente, mueren más de enfermedades propias de la edad madura o de la senectud. Las explosiones, el fuego, los terremotos, los naufragios y los accidentes de circulación producen muchas muertes en los países civilizados. En los últimos años, la contaminación y las tensiones producidas por las aglomeraciones han estado contribuyendo al aumento de la mortalidad, pero el alcance de su importancia no se ha determinado adecuadamente.

35-12 Reproducción

Durante la infancia los caracteres sexuales del hombre no acostumbran a estar desarrollados. Al llegar a los catorce años (diez a diecisiete) se presentan notables cambios que conducen a la madurez sexual y a la facultad de reproducirse. Esta época se denomina **pubertad;** entonces aparecen gradualmente los caracteres que diferencian a los sexos. En los varones la barba y el pelo del cuerpo comienzan a crecer, las espaldas se ensanchan, la voz adquiere un timbre más grave y se presta más atención al otro sexo. En las hembras las glándulas mamarias y las caderas aumentan de tamaño, se deposita grasa subcutánea, en los conductos sexuales se inician una serie de cambios cíclicos y adquieren interés por las atenciones de los jóvenes del otro sexo.

A partir de la pubertad las hembras sanas experimentan una pérdida periódica de sangre, mucus y células epiteliales del revestimiento del útero, denominada **menstruación** (Lat. *menses,* meses); *por término medio esto ocurre cada veintiocho días* (un mes lunar) y dura cuatro o cinco días. La menstruación está regulada por secreciones endocrinas (gonadotropinas de la pituitaria y estrógeno y progesterona del ovario) y prepara al útero para la implantación del óvulo. Suele cesar durante el embarazo y la lactancia y se detiene si se extirpan los ovarios. La menstruación se va deteniendo gradualmente entre los cuarenta y cinco y cincuenta años y

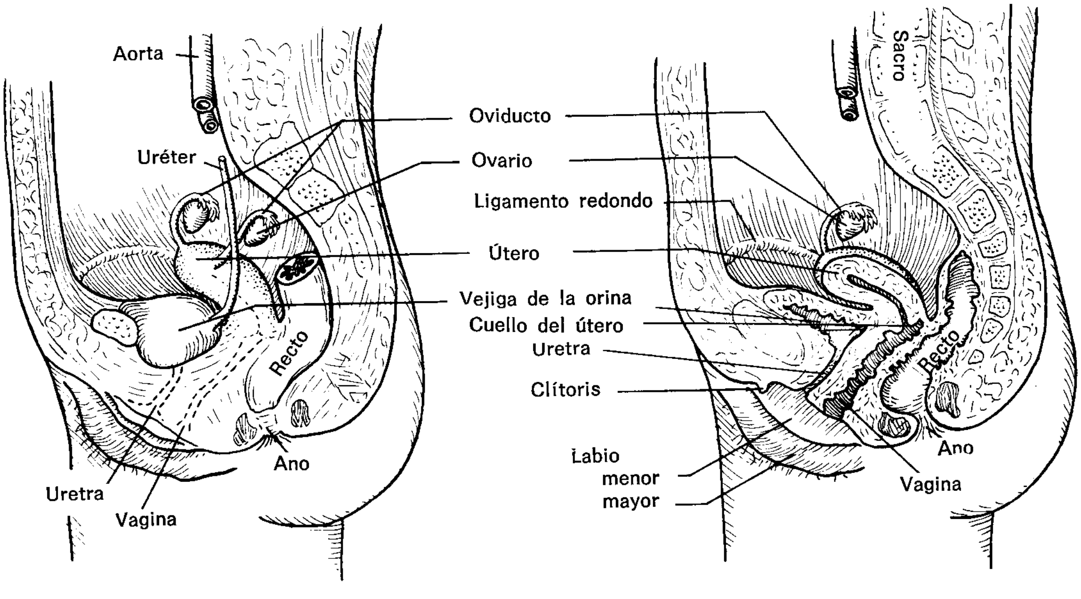


Fig. 35-3 El sistema urogenital femenino. *Izquierda:* En perspectiva. *Derecha:* Sección media.

---

su desaparición
la capacidad re
va acompañado,
ciones fisiológic
existe ningún ci
riaciones diurna
menopáusico en
Cada ovario
chos miles de óv
decreciendo con
sionalmente más
cia el oviducto,
truación; posibl
óvulos durante
En casos exc
nueve años de
porcentaje muy
de la iniciación
existe un períoc
lescente, antes
La edad en la
nuido en todo
estabilizado. La
procrear varía
ocurre con la p
nos hombres de
Si el óvulo d
implanta en la
llo embrionario
narias. Poco d
con lo que se a
la embrionaria
alimenticias, eli
posibilitar la re
gura 35-4). El e
280 días desde
En la gran may
Aproximadamen
nacen mellizos,
cuatrillizos en u
lias producen
Ocasionalmente
zos e incluso d
El peso medio
3000 gramos, p
alcanzar los 60
La proporció
105 a 106 varon
cimiento la desp
es mayor en los
rante los prime
aproximadamen

siete) se pre-
n a la madu-
ducirse. Esta
ices aparecen
rencian a los
pelo del cuer-
se ensanchan,
e y se presta
ıbras las glán-
ın de tamaño,
conductos se-
cíclicos y ad-
os jóvenes del

as sanas expe-
sangre, mucus
ito del útero,
nses, meses);
eintiocho días
días. La mens-
ies endocrinas
trógeno y pro-
útero para la
durante el em-
se extirpan los
iendo gradual-
ıcuenta años y

dia.

su desaparición (la menopausia) marca el final de la capacidad reproductora. Este *cambio de vida* va acompañado, en muchas mujeres, de perturbaciones fisiológicas y emocionales. En el varón no existe ningún ciclo comparable, aunque se dan variaciones diurnas y tal vez una respuesta de tipo menopáusico en algunos vertebrados macho.

Cada ovario de una hembra joven contiene muchos miles de óvulos no maduros, y este número va decreciendo con la edad. Un óvulo maduro (ocasionalmente más) se desprende para descender hacia el oviducto, algunos días después de cada menstruación; posiblemente esto ocurre con unos 400 óvulos durante la vida de una mujer normal.

En casos excepcionales niñas de sólo ocho o nueve años de edad han tenido hijos, pero, en un porcentaje muy alto de mujeres jóvenes, después de la iniciación de la menstruación (menarquía), existe un período, denominado de *esterilidad adolescente,* antes de que se produzca el embarazo. La edad en la que ocurre la menarquía ha disminuido en todo el mundo, pero actualmente se ha estabilizado. La época en que el varón es capaz de procrear varía según los individuos, y lo mismo ocurre con la pérdida de la potencia, ya que algunos hombres de edad avanzada pueden ser padres.

Si el óvulo de una hembra es fecundado, éste se implanta en la mucosa del útero, inicia el desarrollo embrionario y se rodea de membranas embrionarias. Poco después se desarrolla una placenta, con lo que se aproximan la circulación materna y la embrionaria a fin de transferir las substancias alimenticias, eliminar las substancias de desecho y posibilitar la respiración durante el embarazo (figura 35-4). El embrión humano suele requerir unos 280 días desde la concepción hasta el nacimiento. En la gran mayoría de los casos nace un solo niño. Aproximadamente en uno de cada 100 nacimientos nacen mellizos, trillizos en uno de cada 10 000 y cuatrillizos en uno de cada 600 000; algunas familias producen un mayor porcentaje de mellizos. Ocasionalmente se dan también casos de quintillizos e incluso de un número mayor de individuos. El peso medio de los niños al nacer es de unos 3000 gramos, pero puede ser de menos de 2300 o alcanzar los 6000 gramos.

La proporción de los sexos, al nacer, es de unos 105 a 106 varones por 100 hembras, y antes del nacimiento la desproporción es mayor. La mortalidad es mayor en los varones antes del nacimiento y durante los primeros años de vida, de manera que aproximadamente hacia la edad de 40 a 80 años el número de hembras es claramente superior al de varones.

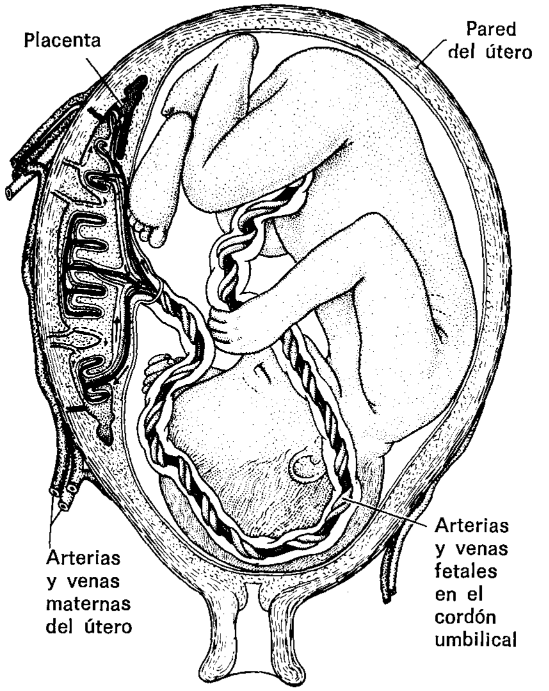

Placenta
Pared del útero
Arterias y venas maternas del útero
Arterias y venas fetales en el cordón umbilical

Fig. 35-4 Sección del útero humano con un feto conectado a la placenta por el cordón umbilical; la circulación sanguínea materna está indicada por flechas interrumpidas; la circulación embrionaria por flechas continuas. *(Adaptado de Ahlfeld and Spencer.)*

35-13 Control hormonal de la reproducción

Los hechos endocrinos que tienen lugar durante la ovulación y los cambios uterinos del ciclo menstrual son los siguientes (fig. 35-5): Durante la **fase folicular,** el folículo, el óvulo maduro y las células foliculares circundantes proliferan bajo la acción de la **hormona estimulante del folículo** (FSH) y la **hormona luteinizante** (LH) de la pituitaria y también debido al aumento de producción de **estrógeno,** secretado por las mismas células foliculares a medida que el folículo se agranda. La maduración requiere unos 14 días. Bajo la influencia de la FSH y la LH, la secreción de estrógeno por parte de las células foliculares y otros tipos de células del ovario aumenta sobremanera durante la última parte de la fase folicular (fig. 35-5). El estrógeno inicia la preparación del revestimiento uterino para la gestación. El revestimiento prolifera, se engruesa y

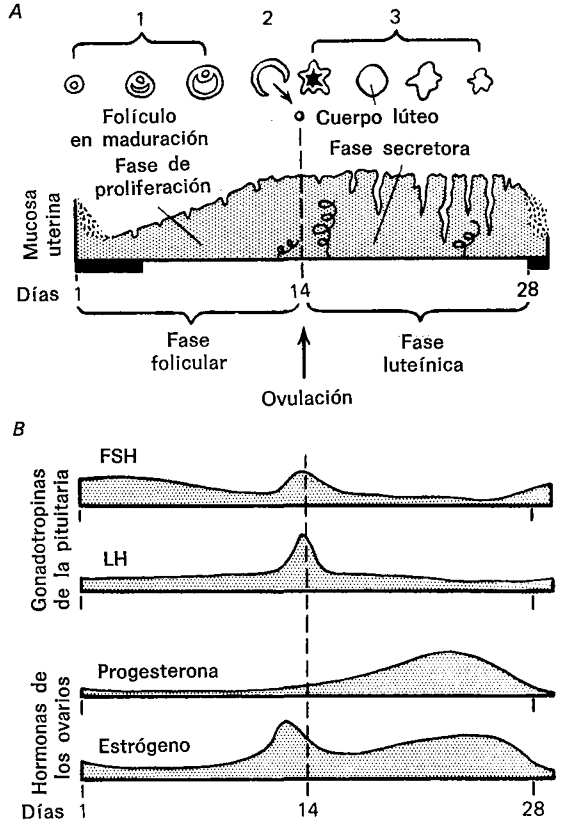


Fig. 35-5 Ovulación y ciclo menstrual en la mujer. *A*. Cambios en la mucosa uterina; período de menstruación (de 3 a 5 días de duración) indicado por una lista horizontal negra. Junto con los hechos que tienen lugar en el folículo, 1 a 3, se produce un agrandamiento de un folículo (1), la ovulación (2) y la formación y degeneración del cuerpo lúteo (3). *B*. Cambios de los niveles hormonales en la sangre durante el ciclo de 28 días.

se vasculariza más. El mucus del cuello uterino (fig. 35-3) se hace más fluido y copioso, preparándose para la entrada de los espermatozoides. ¿Qué es lo que provoca la ovulación? Está asociada con una brusca y breve efusión de grandes cantidades de LH. El rápido ascenso del nivel de estrógeno durante la última mitad de la fase folicular parece provocar la oleada de LH (fig. 35-5). El óvulo sale del folículo y atraviesa la pared del ovario. La ovulación tiene lugar unos 2 días después del máximo de estrógeno en el plasma y aproximadamente 1 día después del máximo de LH en el plasma.

La ovulación inicia la **fase luteínica** del ciclo. Las células foliculares del folículo (3 en fig. 35-*A*) proliferan, se agrandan, acumulan lípidos y forman una estructura denominada **cuerpo lúteo.** Éste secreta estrógeno y la hormona **progesterona.** El LH es necesario para la actividad del cuerpo lúteo. El estrógeno y la progesterona producidos inhiben la liberación de FSH y de LH, manteniéndolos a bajos niveles en la sangre e impidiendo así la maduración de otros óvulos. La progesterona parece impedir cualquier aumento adicional de LH, promotora de la ovulación. La progesterona, con una contribución menor de estrógeno, induce la fase secretora del ciclo uterino y estimula al útero para que se lleven a cabo las preparaciones finales para la gestación. Esto hace que el mucus cervical se vuelva más viscoso, un cambio tal vez importante para bloquear la penetración de bacterias en el útero durante el desarrollo embrionario. Si tiene lugar la implantación del embrión, el cuerpo lúteo continúa su actividad hormonal y mantiene el estado activo del revestimiento uterino. Su persistencia durante el embarazo se debe, al menos en parte, a la hormona placentaria, la **gonadotropina coriónica** (CG), cuya producción comienza en las fases más tempranas de la implantación. Hacia el tercer mes del embarazo, la placenta produce suficiente progesterona y estrógeno, de modo que puede asumir el papel del cuerpo lúteo, con lo que la producción de CG desciende rápidamente. Si la fecundación no se produce, el cuerpo lúteo degenera después de unos 10 o 12 días y bajan los niveles de progesterona y estrógeno en la sangre. El revestimiento uterino deja de conservarse en su estado receptivo y se produce el desprendimiento menstrual. El descenso de los niveles de progesterona y estrógeno, en forma de retroalimentación negativa, elimina la inhibición de la producción de FSH, y el ciclo se reanuda.

El ciclo menstrual es característico tan sólo de los primates. Otros mamíferos tienen un ciclo del **estro,** en el que la hembra es receptiva sólo durante el período de *celo,* y los revestimientos uterinos no se desprenden. No obstante, la regulación hormonal es semejante en todos los mamíferos.

Los machos también producen FSH y LH. La FSH estimula la espermatogénesis, y la LH, la producción de testosterona (pár. 8-11). Al ser necesaria la testosterona para la espermatogénesis, también interviene en este proceso la LH. La testosterona ejerce una inhibición de retroalimentación negativa sobre la secreción de LH a través de la pituitaria y el hipotálamo. El control endocrino de la reproducción en los machos actúa con un ritmo continuo y bastante fijo, en contraste con el control cíclico de las hembras.

Feto de 2 me

Fig. 35-

35-14 Crecimien

El hombre, despu
do de desarrollo
tura, y su curva
cuantitativa y cu
males (figs. 35-6
tal y el de la ad
rado, pero en la
el crecimiento es
los tejidos vivos
tima, y todo au

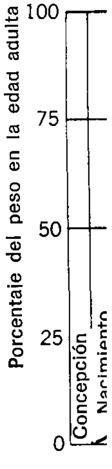


Fig. 35
jillo de

gesterona. El LH
l cuerpo lúteo. El
ucidos inhiben la
teniéndolos a ba-
ndo así la madu-
terona parece im-
l de LH, promo-
ona, con una con-
nduce la fase se-
ula al útero para
iones finales para
nucus cervical se
al vez importante
acterias en el úte-
rio. Si tiene lugar
cuerpo lúteo con-
antiene el estado
. Su persistencia
menos en parte,
adotropina corió-
ienza en las fases
n. Hacia el tercer
roduce suficiente
lo que puede asu-
lo que la produc-
nte. Si la fecun-
íteo degenera des-
jan los niveles de
angre. El revesti-
e en su estado re-
miento menstrual.
gesterona y estró-
ción negativa, eli-
ción de FSH, y el

ístico tan sólo de
enen un ciclo del
eptiva sólo duran-
timientos uterinos
la regulación hor-
namíferos.
ı FSH y LH. La
sis, y la LH, la
3-11). Al ser nece-
matogénesis, tam-
la LH. La testos-
retroalimentación
H a través de la
ntrol endocrino de
túa con un ritmo
raste con el con-

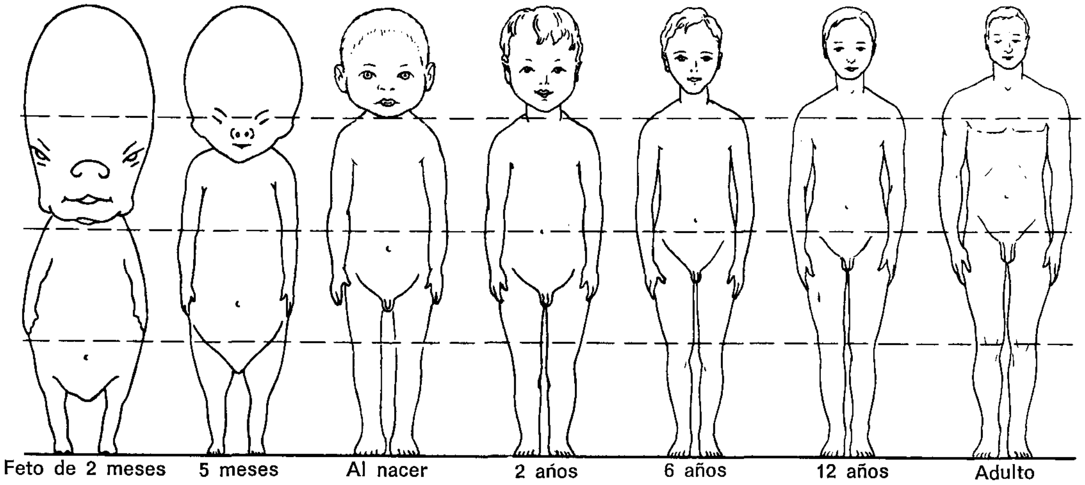


Fig. 35-6 Cambios en las proporciones del cuerpo humano con la edad. *(Según Stratz.)*

35-14 Crecimiento

El hombre, después del nacimiento, tiene el período de desarrollo más largo que cualquier otra criatura, y su curva de crecimiento (edad/peso) difiere cuantitativa y cualitativamente de la de otros animales (figs. 35-6 y 35-7). Durante el período prenatal y el de la adolescencia el crecimiento es acelerado, pero en las fases juvenil y postadolescente el crecimiento es retardado. Son pocos o ninguno los tejidos vivos que se añaden después de esta última, y todo aumento posterior de peso se debe principalmente a adición de grasa, deshidratación de los tejidos y mayor mineralización de los huesos.

35-15 Duración de la vida

El límite extremo de la vida es de unos cien años en el hombre. El hombre se encuentra entre los animales más longevos. Pocas personas sobrepasan los 100 años, pero las citas de personas que han sobrepasado los cien años carecen a menudo de documentos comprobadores. La duración de la

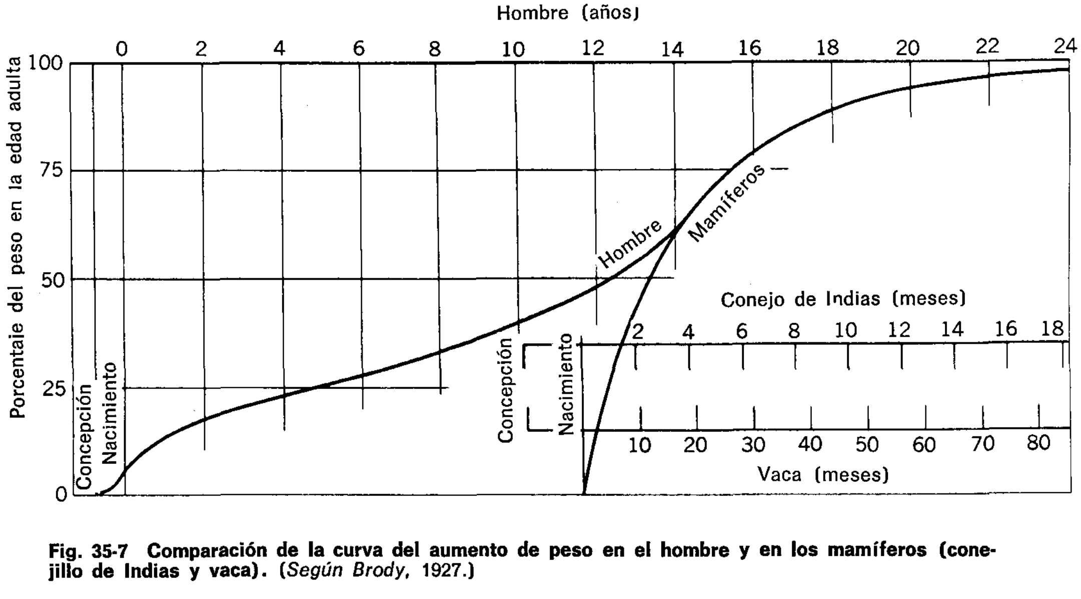


Fig. 35-7 Comparación de la curva del aumento de peso en el hombre y en los mamíferos (conejillo de Indias y vaca). (*Según Brody,* 1927.)

vida humana prácticamente no ha cambiado desde los tiempos históricos. Así, la edad que cita la Biblia de tres veintenas y diez continúa siendo vigente.

La **duración media de la vida** es el promedio de años vividos por todas las personas nacidas durante un período determinado. Es menor en las poblaciones primitivas y tropicales. En las poblaciones blancas de las regiones templadas del norte ha aumentado durante el siglo xx debido a la mejora de la sanidad, la lucha contra las enfermedades infecciosas, la cirugía y la mejor nutrición. Para los blancos de los Estados Unidos, en 1900 era de 49 años; en 1954, 67 para los varones y 74 para las hembras. El efecto del continuo incremento de la duración media de la vida ha sido un envejecimiento general de la población. Así, las personas de más de 65 años representaban sólo un 4 por ciento de la población de los Estados Unidos en 1900, un 6 por ciento en 1935 y un 9 por ciento en 1962 y aumentaron hasta un 11 por ciento en 1978.

En el antiguo Egipto y en Roma la **esperanza media de vida** no era nunca de más de treinta años probablemente, mientras que en los Estados Unidos, actualmente, es de 68 años para los varones y de 76 para las hembras. Ello resulta de la gran reducción en la mortalidad infantil y de los demás factores que se acaban de mencionar.

Historia del hombre

La ciencia de la antropología trata del estudio del hombre, tanto actual como prehistórico o fósil, y la ciencia de la arqueología se ocupa de sus utensilios y obras.

35-16 Fuentes

Los restos del hombre primitivo consisten en un número limitado de cráneos, a menudo incompletos, y algunos otros huesos. Más numerosos son los esqueletos completos y cráneos de períodos posteriores, cuando el enterrar a los muertos se convirtió en una práctica común. Las obras del hombre prehistórico proporcionan mucho material, que permite sacar conclusiones acerca de su tipo de vida y de sus actividades. La fabricación de algunos utensilios de piedra por *Australopithecus* tuvo su comienzo, probablemente, hace tres millones de años como mínimo, y continuó hasta los tiempos históricos en algunas razas vivientes. Muchos de estos utensilios se han encontrado en la superficie del suelo y otros debajo de la superficie, asociados a hornos primitivos, fragmentos de esqueletos y restos de antiguos campamentos y comunidades. Basándose en los cambios sufridos por los tipos de utensilios a través de los tiempos, los paleoantropólogos y arqueólogos han establecido una secuencia de estadios culturales (Paleolítico, etc.) y de tipos de cultura (Achelense... Magdaleniense) como una guía para la clasificación de los objetos hallados en diversos puntos (figs. 35-8 y 35-9).

Las excavaciones de las habitaciones prehistóricas de las cuevas europeas y de los refugios habitados durante la última glaciación, así como de las comunidades sedentarias del Próximo Oriente, India y China, han revelado muchos datos acerca de los comienzos de la civilización. Algunos puntos del Viejo Continente muestran una sucesión vertical de ciudades, cada una de las cuales fue edificada sobre los restos de su predecesora, y este hecho ocurrió durante varios milenios. Los comienzos de la producción de alimentos, de la escritura, de las matemáticas y de algunos ritos religiosos han podido determinarse gracias al C^{14} (carbono 14) y otros métodos. En el continente americano el hallazgo de restos es mucho menor, los utensilios y las localidades ocupadas son mucho más escasas y los cráneos y esqueletos primitivos son raros. Los conocimientos de la prehistoria humana están avanzando rápidamente puesto que cada vez es mayor el número de investigaciones que realizan excavaciones y luego estudian e interpretan sus hallazgos.

35-17 Características humanas

En cuanto a sus características físicas, la línea humana, en contraste con la de los antropoides, muestra una serie de cambios progresivos. El rostro se hace plano, sin hocico, los arcos superciliares se reducen y desaparecen y el cráneo se levanta considerablemente por encima de las órbitas para dar cabida a un cerebro mayor. En la región occipital, el cráneo se redondea y el foramen magnum y los cóndilos occipitales se desplazan ventralmente para ir a encontrarse con la columna vertebral, que ahora es vertical. Bajo la región auditiva se desarrolla una apófisis mastoides. Los dientes reducen su tamaño y son de la misma longitud, desapareciendo los largos caninos y situándose todos ellos sobre

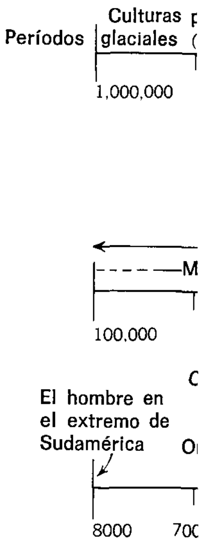


Fig. 3
y ante
inciert
repres

un arco en form
tan proporcional
dos están alinea
mejorar la inserc
sición erecta y l
la columna vert
directamente enc
sobre las piernas
cha que larga,
más amplia para
contribuyen al
la forma de una
tuadas ahora so

Los sonidos e
tropomorfos exp
pero no pueden
des logros del h
en palabras, sím
Mediante el habl
neficia a la sigui
transición del n
también el desc
bablemente a la
Esta postura per
35-9), ver y evit
cución de la pre

uó hasta los tiempos
vivientes. Muchos de
trado en la superficie
a superficie, asociados
os de esqueletos y res-
s y comunidades. Ba-
dos por los tipos de
pos, los paleoantropó-
blecido una secuencia
ítico, etc.) y de tipos
daleniense) como una
los objetos hallados
y 35-9).
abitaciones prehistó-
s y de los refugios
glaciación, así co-
dentarias del Próxi-
, han revelado mu-
omienzos de la civi-
el Viejo Continente
al de ciudades, cada
a sobre los restos de
ocurrió durante va-
de la producción de
las matemáticas y de
podido determinarse
otros métodos. En el
zgo de restos es mu-
as localidades ocupa-
los cráneos y esque-
os conocimientos de
vanzando rápidamen-
yor el número de in-
avaciones y luego es-
zgos.

as

; físicas, la línea hu-
s antropoides, mues-
resivos. El rostro se
cos superciliares se
neo se levanta consi-
as órbitas para dar
la región occipital,
amen magnum y los
n ventralmente para
vertebral, que aho-
aditiva se desarrolla
entes reducen su ta-
tud, desapareciendo
e todos ellos sobre

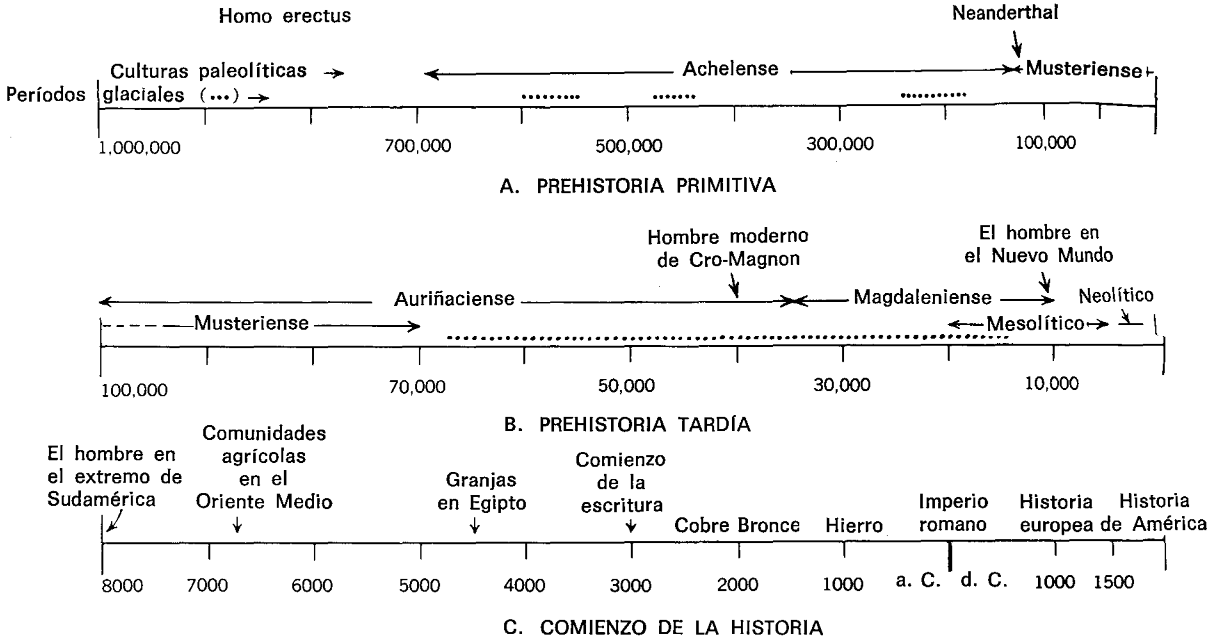


Fig. 35-8 Escalas cronológicas de la historia del hombre. En *A* y *B* los años son aproximados y antes del Presente. Los tipos de cultura se refieren a Europa occidental y los límites son algo inciertos. *Australopithecus,* con su cultura de utensilios toscos de piedra de Oldoway (que no se representa aquí), fue reemplazado por el *Homo erectus* hace aproximadamente un millón de años.

un arco en forma de U. Los brazos y dedos se acortan proporcionalmente, el pie no es prensil, los dedos están alineados, y el calcáneo se alarga para mejorar la inserción muscular, que permitirá la posición erecta y la marcha. Una ligera curvatura de la columna vertebral sitúa la cabeza y el tronco directamente encima de la pelvis, centrando el peso sobre las piernas. La cavidad pelviana es más ancha que larga, proporcionando así una inserción más amplia para los grandes músculos glúteos, que contribuyen al equilibrio. Toda la pelvis adoptó la forma de una cesta, que sostiene las vísceras, situadas ahora sobre ella.

Los sonidos emitidos por los grandes monos antropomorfos expresan ciertos deseos y emociones pero no pueden describir objetos. Uno de los grandes logros del hombre fue transformar los sonidos en palabras, símbolos para indicar cosas o ideas. Mediante el habla la experiencia se acumula y beneficia a la siguiente generación de individuos. La transición del mono a los prehomínidos incluye también el descenso de los árboles al suelo, probablemente a las praderas, y la posición erecta. Esta postura permitió el uso de utensilios (figura 35-9), ver y evitar el peligro, y posibilitó la persecución de la presa. El mayor desarrollo del cerebro contribuyó al uso de los utensilios y al perfeccionamiento de la caza. Y el uso de herramientas, el desarrollo del cerebro y el bipedalismo actuaron conjuntamente y estimularon así el avance evolutivo. La fabricación de utensilios es una empresa a largo plazo, pues se emplea tiempo y trabajo para hacer instrumentos que permitirán realizar las tareas más eficientemente. Estos avances en las actividades humanas vinieron acompañados por un incremento en el tamaño y en la complejidad funcional del cerebro.

35-18 Registro fósil y subfósil

La aparición de los primates data del Paleoceno, y los primeros antropoides, pequeños *(†Parapithecus, †Propliopithecus* y *†Aegyptopithecus),* están representados por mandíbulas del Oligoceno de Egipto. Durante el Mioceno, los antropoides fósiles de África y Europa mostraron una diversidad considerable; algunos *(†Proconsul)* condujeron a los grandes antropomorfos y otros presentaron rasgos prehumanos en el rostro y en las mandíbulas, dientes y extremidades. *†Dryopithecus,* del tamaño de un chimpancé, se halla junto al punto de diver-

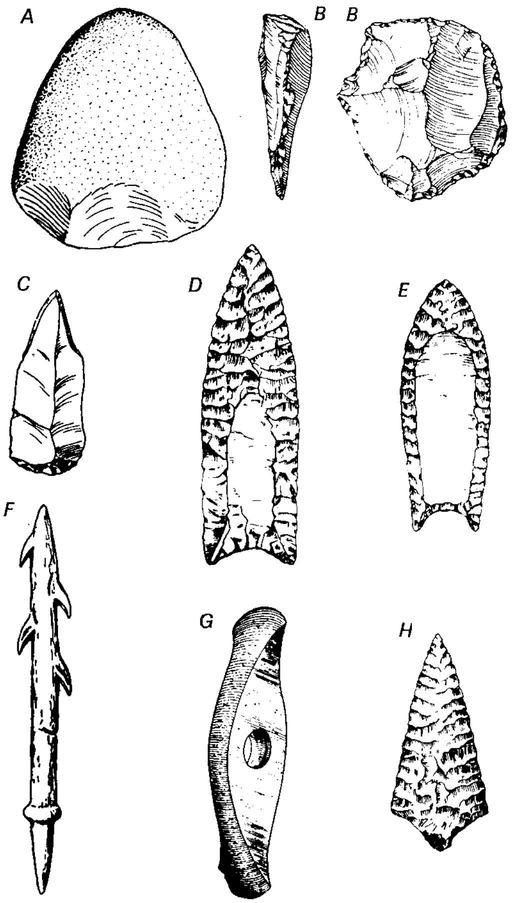


Fig. 35-9 Algunos utensilios del hombre prehistórico; no a escala. *A.* «Chopper». *B, B'.* Raedera, de canto y de cara. *C.* Raedera auriñaciense. *D.* Punta de Clovis. *E.* Punta de Folsom. *F.* Arpón de hueso (Magdaleniense). *I.* Hacha de piedra pulimentada del Neolítico. *H.* Punta de flecha (Gypsum Cave). *A, B, B', C, F* y *G* son del Viejo Mundo; *D, E* y *H,* del Nuevo Mundo. *(A, B, según R. J. Braidwood, 1961, Prehistoric men, 5.ª ed., Chicago Natural History Museum; C, F, según Miles Burtkitt, 1963, The Old Stone Age, 4.ª ed., Atheneum Publishers; D, E, H, según J. M. Wormington, 1957, Ancient man in North America, 4.ª ed., Denver Museum of Natural History.)*

gencia. †*Ramapithecus,* un primate, homínido, puede estar en la línea directa que condujo hasta el hombre.

Al tratar de los antepasados ancestrales del hombre moderno, algunos antropólogos tienden a reconocer un nuevo género y especie para cada nueva clase que se encuentra. (Una tendencia similar ocurrió en los primeros tiempos de la zoología sistemática.) Otros investigadores emplean una agrupación más amplia, con menos nombres, facilitando así una comprensión y exposición clara de las relaciones entre ellos; aquí seguiremos este último método. El lugar y el momento en que apareció el hombre moderno, el *Homo sapiens,* son discutidos; se estima que el hombre de Neanderthal apareció hace unos 100 000 años. Los esqueletos de tipo moderno de fines de la época prehistórica son bastante comunes desde la Europa occidental y el África septentrional hasta Mesopotamia. Los nuevos descubrimientos modificarán y mejorarán nuestras ideas de la evolución humana. Las formas principales registradas hasta hoy (fig. 35-10) son las siguientes:

Australopitecinos. Se encontraban en Sudáfrica, África oriental ecuatorial y Java (?). *Australopithecus africanus,* de hace 3 millones a 1 millón de años, medía probablemente 1,50 m de estatura, pesaba de 27 a 32 kg, era delgado y ágil y evolucionó rápidamente, convirtiéndose en formas cada vez más humanas. *A. africanus* utilizaba sencillos utensilios de piedra y, quizá, de hueso y madera. *A. robustus (Paranthropus),* de hace 3 millones de años a 500 000 años, vivió en el mismo tiempo que *A. africanus;* esta forma no se halla en la línea directa de la evolución humana, probablemente tenía una estatura de 1,50 m, pesaba de 59 a 68 kg, era semejante a un gorila, quizás andaba sobre los nudillos y era vegetariano, y probablemente utilizaba utensilios. Estos seres cambiaron muy poco y puede que fueran eliminados por el *Homo erectus.* El *Homo habilis* puede haber sido una forma de transición *Australopithecus africanus* y *Homo erectus.*

Homo erectus. Tiene de 1 millón a 100 000 años de antigüedad; la mayoría de los fósiles son de hace unos 500 000 años; *H. erectus* probablemente fue el antepasado de *H. sapiens.* Esta forma se hallaba en Europa, sudeste de Asia, y África; su estatura era de aproximadamente 1,50 m, tenía las piernas delgadas y era mejor andador que los australopitecinos; su cerebro era mayor, de 775 a 1300 cm^3 (*H. sapiens* de 1200 a 1500 cm^3). El *H. erectus* incluye el Hombre de Java *(Pithecanthropus erectus)* de Dubois y el Hombre de Pekín *(P. pekinensis)* de Black. Sus utensilios eran más elaborados que los de los australopitecinos e incluían hachas de mano; los hogares y los huesos calcinados encontrados demuestran el uso del fuego. Hay pruebas de la caza en grupo y de cooperación para ahuyentar las fieras. Probablemente salían en grupo para cazar y regresaban luego a sus lugares de establecimiento. Cazaban ciervos, caba-

---

Fig. 35-
erectus

llos, rinocerontes
chacados sugierei
Homo sapiens
de Neanderthal c
la última glaciaci
100 000 a 35 00
mente del registr
de el Turquestán
tal y el norte de
bre de Solo) y
esta subespecie e
hace 75 000 año
de 1,50 a 1,70 m,
estos hombres e
macizos, con de
pies y un cráneo
y arcos supercili
racterísticas eran
hacia el final de
tencia allí. En la
bución eran más
neo menos recic
dado origen al
uso de utensilios
dores, ciervos, c
monteses; hay al
lizaban el fuego
vían en cuevas y
nen los primero
timiento religios

e las relacio-
último méto-
eció el hom-
iscutidos; se
pareció hace
tipo moder-
son bastante
y el África
nuevos des-
án nuestras
rmas princi-
) son las si-

n Sudáfrica,
Australopi-
1 millón de
estatura, pe-
y evolucionó
as cada vez
ncillos uten-
madera. *A.*
millones de
tiempo que
la línea di-
emente tenía
a 68 kg, era
sobre los nu-
nte utilizaba
poco y pue-
o erectus. El
a forma de
s y *Homo*

100 000 años
siles son de
obablemente
ta forma se
y África; su
m, tenía las
que los aus-
r, de 775 a
00 cm^3). El
a *(Pithecan-*
re de Pekín
os eran más
ecinos e in-
y los huesos
uso del fue-
de coopera-
blemente sa-
luego a sus
iervos, caba-

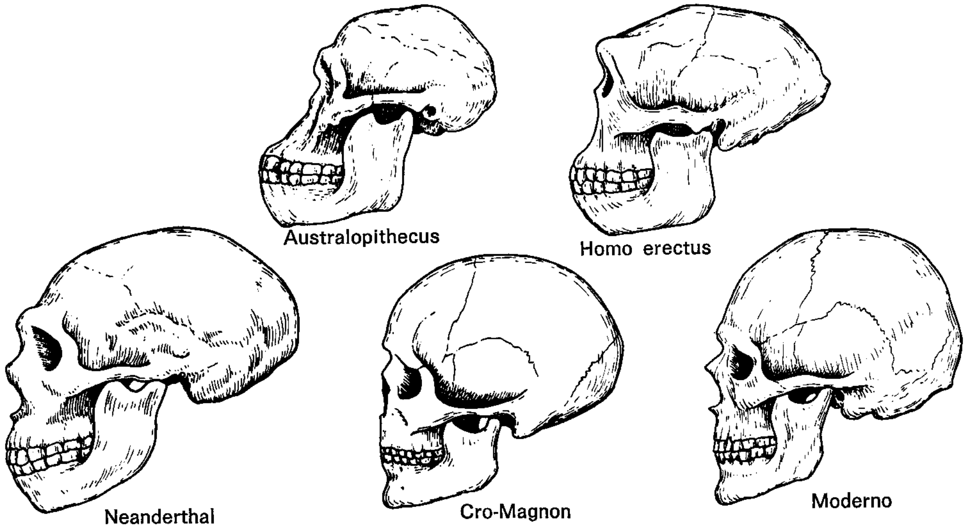


Fig. 35-10 Cráneos de especies y razas prehistóricas humanas. *Arriba: Australopithecus* y *Homo erectus* restaurados parcialmente. *Abajo:* Formas sucesivas de *H. sapiens. (Según varios autores.)*

llos, rinocerontes y elefantes; algunos cráneos machacados sugieren el canibalismo.

Homo sapiens neanderthalensis. Es el Hombre de Neanderthal del Pleistoceno tardío, de antes de la última glaciación y durante la misma, hace unos 100 000 a 35 000 años, y que desapareció bruscamente del registro fósil. Esta forma se hallaba desde el Turquestán y el Irán hasta la Europa occidental y el norte de África, en Asia meridional (Hombre de Solo) y Sudáfrica (Hombre de Rodesia); esta subespecie estaba bien establecida en Europa hace 75 000 años. Los varones tenían una estatura de 1,50 a 1,70 m, pero las hembras eran más bajas; estos hombres eran fuertes y robustos, de huesos macizos, con dedos cortos en las manos y en los pies y un cráneo macizo, largo, de bóveda aplanada y arcos superciliares marcados y continuos. Sus características eran extremas en la Europa occidental hacia el final de la época en que se registra su existencia allí. En la parte oriental de su área de distribución eran más altos, menos robustos, con el cráneo menos recio; la forma oriental puede haber dado origen al hombre moderno. Hacían amplio uso de utensilios (cultura musteriense). Comían roedores, ciervos, caballos, renos, gamuzas y cabras monteses; hay algunas pruebas de canibalismo. Utilizaban el fuego, llevaban vestidos de pieles y vivían en cuevas y en campo abierto. De ellos se tienen los primeros indicios de vida social y de sentimiento religioso, con enterramiento de los muertos, a menudo en posición durmiente; con ellos se enterraban también alimentos y utensilios e instrumentos decorados.

Homo sapiens sapiens. Este es el Hombre de Cro-Magnon (hace 37 000 a 15 000 años). Los ejemplares hallados en Europa se consideran *sapiens.* Poblaciones semejantes existieron en Asia y África. La mayor información acerca de ella proviene de la Europa occidental. Los varones tenían una estatura de aproximadamente 1,70 m, con un rostro de aspecto moderno, sin arcos superciliares prominentes, barbilla saliente, ojos grandes, nariz con un puente alto, occipucio redondeado y volumen del cerebro como el hombre moderno. Sus utensilios eran avanzados e incluían útiles de piedra delicadamente tallada y de hueso trabajado. Sus vestidos eran hechos con pieles y utilizaban el fuego. Su sentido religioso y estético estaba muy bien desarrollado; realizaron pinturas en las cuevas, representando principalmente animales cazados, que ocupaban los lugares más recónditos y que probablemente eran a modo de altares o santuarios; también practicaban la escultura (figuritas de mujeres). Hay pruebas de tótems, tabúes, magia y, quizá, de canibalismo ritual. Parece que se adoraba al oso de las cavernas. Cazaban caballos, renos, ciervos, cabras monteses, bisontes, ganado salvaje, rinocerontes y mamuts, e iniciaron la vida sedentaria. Después de esta época, todas las poblaciones se consideran como *H. sapiens sapiens.*

35-19 El hombre moderno

Después del Paleolítico hubo un corto período de transición, llamado Mesolítico, con pedernales muy pequeños (fig. 35-9), y luego, con la desaparición del frío glacial, vino el Neolítico, en el cual los utensilios de piedra se pulimentaron. El hombre empezó a plantar cereales y a domesticar ganado, y se convirtió en productor de alimento en lugar de ser recolector. Fabricó cerámica, aprendió a tejer telas y a construir casas, y se inició la vida en comunidades organizadas. A continuación vinieron las Edades del Cobre, del Bronce y del Hierro. La historia escrita empieza en momentos diferentes en diferentes regiones del Próximo Oriente, Egipto, Europa y Asia. A partir de entonces el hombre ha progresado hasta la Edad de Acero y de la aleación de metales, así como hasta los plásticos actuales.

35-20 El hombre en el nuevo mundo

La ruta y la época en que el hombre llegó al hemisferio occidental son desconocidas. Se necesitó un largo período para que se establecieran los primeros hombres que llegaron, para que se multiplicaran y para que sus descendientes ocuparan finalmente los dos continentes americanos. Es seguro que se produjo una sucesión de entradas que duró muchos miles de años.

Los antropólogos creen que la ruta más probable fue a través del estrecho de Behring, donde sólo 48 km de agua poco profunda separan Siberia de Alaska. En invierno a veces el hielo forma un puente que une las dos, y en la última época glacial es posible que una faja de tierra hubiera unido los dos continentes. En dicho período existía un paso libre de glaciares que atravesaba Alaska central y continuaba al este de la parte septentrional de las Montañas Rocosas; por esta ruta pudieron haber llegado pueblos cazadores, que encontraron en esta región grandes animales para la caza. Algunas indicaciones culturales sugieren una emigración ocasional desde las islas del Pacífico Sur hasta Centroamérica y Sudamérica.

Los primeros habitantes nativos eran dolicocéfalos, y hombres de este tipo han persistido hasta el tiempo presente. Estos individuos diferían notablemente de los indios mongoloides posteriores, que eran braquicéfalos.

La prueba de las actividades humanas primitivas en el Nuevo Mundo se basa primariamente en un arma puntiaguda, una punta arrojadiza finamente trabajada y hecha a base de obtener lascas finas por presión. Las puntas de Clovis (fig. 35-9*D*), algunas de ellas asociadas con restos de mamut, se han hallado distribuidas por todos los Estados Unidos y la parte septentrional de México, lo cual indica la existencia de una cultura cazadora (el Llano) entre 11 000 y 11 500 años de antigüedad. Se estima que esta cultura persistió durante 500 años. Luego la caza del mamut dejó paso rápidamente a la caza del bisonte *(Bison antiquus)* y a las puntas arrojadizas de Folsom (fig. 35-9*E*). Esta cultura existió desde hace 11 000 a 10 000 años y duró unos 1000 años. El cambio cultural está relacionado con la desaparición brusca de los mamuts. Las puntas estriadas y en forma de cola de pescado de la primitiva cultura del Llano se extendieron a Sudamérica. Las puntas de la Patagonia tienen algo más de 10 000 años de antigüedad y constituyen la industria de puntas arrojadizas más antigua de Sudamérica con datación digna de crédito.

Si bien los paleocazadores parece ser que se dedicaron preferentemente a grandes animales como el mamut y el bisonte, es indudable que también cazaban otros animales como el mastodonte, el camello, el caballo y otros miembros de la megafauna pleistocénica. Los grandes mamíferos desaparecieron hace unos 8000 a 7000 años, quedando solamente el bisonte de las praderas que sobrevive todavía en reservas.

La extinción de estos mamíferos puede haber sido el resultado de cambios en las condiciones climáticas y ecológicas, o a la presión de la caza. Luego, en el Oeste americano, el alimento de los nativos consistió en ciervos, conejos y otros pequeños animales, juntamente con semillas, nueces y bayas. El cultivo de maíz primitivo se inició hacia el 2500 a. C. en algunas parte de Arizona y Nuevo México, al que luego se añadieron los cultivos de judías, cucurbitáceas y otros, todos quizá de Centroamérica. Más adelante, y en menor grado, la agricultura se extendió hacia el este del país. En Centro y Sudamérica los principios de la agricultura datan del mismo tiempo aproximadamente. En las regiones boscosas del este de los Estados Unidos los nativos disponían, para la caza, de ciervos y de caza menor, de muchas clases de peces y crustáceos y de varias cosechas de semillas, bayas, nueces y bellotas. Los pueblos que vivían a lo largo de las costas oceánicas, al este y al oeste, subsistían a base de la rica fauna marina de peces, aves marinas, mamíferos y crustáceos, como se demuestra por los amontonamientos de conchas acumula-

---

dos con los años.
cas, cuando fuero
los antropólogos,
amplia variedad
a sus rasgos físic
turales.
En la época pr
Nuevo Mundo d
de los Mayas en
las alturas andina
taban en la Penín
en las áreas limít
mayas establecida
200 d. C., tenían
paja; cultivaban
cosechas, fabricab
feccionaban cesta
300 al 900 d. C.
escritura jeroglífic
cepto de cero, un
grandes edificios
pirámide, en Tica
vilización se derr
tercera civilizació
pañola. Tenían p
todos propios del
las judías, las ca
boniato, la pimie
el algodón y el t
Los incas del
queológicos puest
lendario. En los
1200 a. C.) cultiv
cerámica, trabaja
edificios de piedr
A través de vario
el imperio inca (
crito en docume
área de 2220 por
que comunicaban
ciudades había
bloques regulares
política y religios

35-21 Cobijo

Los monos antrop
picales y necesita
yen toscos nidos
hombre, que habi
ra de ellos, requie
riaciones atmosfé
Durante el períod

ener lascas finas
fig. 35-9*D*), algu-
e mamut, se han
Estados Unidos
o, lo cual indica
ra (el Llano) en-
iedad. Se estima
500 años. Luego
amente a la caza
as puntas arroja-
a cultura existió
duró unos 1000
acionado con la
uts. Las puntas
escado de la pri-
ndieron a Suda-
nia tienen algo
y constituyen la
más antigua de
crédito.
e ser que se de-
animales como
le que también
astodonte, el ca-
os de la mega-
mamíferos desa-
0 años, quedan-
deras que sobre-

puede haber si-
condiciones cli-
ión de la caza.
alimento de los
jos y otros pe-
semillas, nueces
nitivo se inició
te de Arizona y
adieron los cul-
os, todos quizá
en menor grado,
ste del país. En
de la agricultu-
madamente. En
Estados Unidos
a, de ciervos y
le peces y crus-
llas, bayas, nue-
vían a lo largo
al oeste, subsis-
de peces, aves
mo se demues-
nchas acumula-

dos con los años. Los indígenas de las dos Américas, cuando fueron estudiados por primera vez por los antropólogos, se habían ya diversificado en una amplia variedad de tribus que diferían en cuanto a sus rasgos físicos, su lenguaje y sus modelos culturales.

En la época precristiana se habían iniciado en el Nuevo Mundo dos grandes centros de cultura: la de los Mayas en Centroamérica y la de los Incas en las alturas andinas de Sudamérica. Los mayas habitaban en la Península de Yucatán, en Guatemala y en las áreas limítrofes. Las primeras comunidades mayas establecidas, posiblemente del 1000 a. C. al 200 d. C., tenían casas con paredes y techos de paja; cultivaban el maíz y probablemente otras cosechas, fabricaban utensilios de obsidiana y confeccionaban cestas, esteras y tejidos. Luego, del 300 al 900 d. C. floreció una alta civilización con escritura jeroglífica, aritmética que incluía el concepto de cero, un calendario complejo, escultura y grandes edificios de piedra dedicados al culto (una pirámide, en Tical, tenía 70 m de altura). Esta civilización se derrumbó súbitamente y le siguió una tercera civilización que duró hasta la conquista española. Tenían perros domesticados. Sus cultivos, todos propios del Nuevo Mundo, incluían el maíz, las judías, las calabazas, la manioca o casava, el boniato, la pimienta, los tomates, los cacahuetes, el algodón y el tabaco.

Los incas del Perú son conocidos por restos arqueológicos puesto que no tenían escritura ni calendario. En los inicios de su civilización (unos 1200 a. C.) cultivaban maíz y manioca, fabricaban cerámica, trabajaban el oro, tejían telas y poseían edificios de piedra. Habían domesticado la llama. A través de varios estadios progresaron hasta crear el imperio inca (aproximadamente 1438-1532) descrito en documentos españoles. Comprendía una área de 2220 por 815 km, con carreteras estrechas que comunicaban las ciudades entre sí; en dichas ciudades había casas y templos construidos con bloques regulares de piedra. La organización social, política y religiosa era compleja.

35-21 Cobijo

Los monos antropomorfos viven en los bosques tropicales y necesitan poco cobijo; a lo sumo construyen toscos nidos de hojas y ramas en los árboles. El hombre, que habita tanto en los trópicos como fuera de ellos, requiere protección tanto contra las variaciones atmosféricas como contra sus enemigos. Durante el período glacial el hombre primitivo de Europa vivía en cavernas naturales o en abrigos rocosos. Los indios cazadores de las llanuras de Norteamérica, que perseguían al búfalo y a otros animales, construían tiendas cónicas (teepees) con pieles de animales, sostenidas por varas; las tribus nómadas que se dedican al pastoreo de corderos y cabras en el Asia central actualmente emplean tiendas rudas de pieles o de tejidos de fibras animales. Las viviendas fijas más antiguas de Egipto eran de ramas entrelazadas; más adelante se emplearon ladrillos secados al sol (adobe) como material de construcción en los países del este del Mediterráneo y en los pueblos del sudoeste americano. Toscos trozos de piedra se emplearon por primera vez para construir tumbas en la región del Mediterráneo, en Inglaterra y en Escandinavia. En las regiones boscosas se levantaron construcciones totalmente de madera como las que construía el pueblo del Danubio, que remontó dicho río aproximadamente hacia el 2600 a. C.; actualmente los indios de la costa del noroeste del Pacífico levantan construcciones semejantes. El hombre ha continuado empleando todos estos materiales, mejorando sus construcciones de madera y piedra con el descubrimiento y perfeccionamiento de instrumentos de hierro y de acero. A esos se ha añadido en el pasado siglo, el cemento (armado), el hierro y el acero empleados en la construción.

35-22 Alimento

El hombre era en un principio un **recolector** de alimento, ya sea cazando animales salvajes por su carne y tuétano (empleando los pellejos para vestidos), o recogiendo raíces, semillas y frutos, como hacían muchas tribus de indios americanos en siglos recientes. Luego se convirtió en un **productor de alimento,** cuando domesticó a los animales productores de carne, criándolos en cautividad, y plantó semillas para recoger cosechas más abundantes. En Arizona estas dos fases coexistieron hasta el pasado siglo con los apaches cazadores y los papagos agricultores. La producción racional de alimento constituye un atributo exclusivo de las razas humanas más recientes. Actualmente, el hombre vive en simbiosis con los cereales cultivados, ya que ninguno de los dos podría vivir sin el otro. Los únicos animales que, instintivamente, son productores de alimento, son unas pocas hormigas y termes especializados en el cultivo de hongos, y algunas hormigas que cuidan colonias de pulgones *(vacas de las hormigas)* sobre las plantas, para obtener la secreción azucarada que éstos producen.

La domesticación de animales (párs. 33-24 y 34-29) para producir carne para alimento, cueros para vestidos y fibras para tejer, así como para emplearlos para la carga y transporte, empezó en un pasado muy lejano. Después del período glacial, los pueblos mesolíticos de Europa poseyeron los primeros perros, 7500 años a. C., o antes, y los indios americanos todos poseían perros. Los caballos para el transporte y el ganado vacuno para la producción de leche se registran en el Asia Menor hacia el 3000 a. C. En Persia se tenían rebaños de corderos en torno al 6000 a. C. Los asnos estaban ya domesticados en el Egipto predinástico. La recolección y la siembra de semillas de trigo y de cebada nativos empezó hace muchísimo tiempo, así como el uso, por los escitas, de madera con láminas de pedernal. El almacenamiento de grano en silos revestidos de barro y paja se inició en Egipto entre 5000 y 4000 a. C. De todas las criaturas vivientes, sólo el hombre utiliza alimento cocido.

35-23 Instrumentos

El uso del fuego se asocia con el hombre de Pekín de principios del Pleistoceno; posteriormente su uso se extendió a todos los pueblos. El arpón se conoce desde el Mesolítico y probablemente ya era utilizado mucho antes por los hombres de Neanderthal. De la asociación con los restos humanos más antiguos puede seguirse una serie progresiva en el desarrollo de los utensilios hasta nuestros días (figura 35-9). Es muy verosímil que en un principio se escogieran piedras de tamaño y forma convenientes (eolitos) como instrumentos. Estos fueron seguidos por utensilios de piedra toscamente desbastada, tales como los que fabricaba el hombre primitivo y los australopitecinos hace unos 2 millones y medio de años. Los toscos instrumentos de pedernal u otras rocas con una textura vítrea se obtenían por exfoliación mediante golpes dados con otra piedra (método de percusión del Paleolítico, en la primera Edad de piedra). El hacha de mano cuneiforme fue una de las primeras herramientas así producidas. Más adelante las piedras fueron más elaboradas, arrancando las lascas mediante presión con un trozo de hueso, madera o asta (método de presión del Paleolítico tardío). Más adelante estos instrumentos fueron pulidos golpeándolos con alguna piedra abrasiva (piedra pulimentada del Neolítico o Nueva Edad de piedra). Entretanto, algunas razas prehistóricas hacían leznas, agujas y anzuelos de hueso, asta o concha de molusco. Finalmente se descubrió el cobre, que, al principio, fue forjado y convertido en útiles sencillos hacia el 4000 a. C. Pronto se aprendieron métodos para fundir el metal, y esta práctica se extendió ampliamente para fabricar hachas, cinceles, otras herramientas y arpones. Más adelante se añadieron al cobre pequeñas cantidades de estaño con lo que se obtuvo el bronce, una aleación de menor punto de fusión y, no obstante, de mayor dureza, y apropiado para fabricar instrumentos cortantes. Luego vino la extracción de hierro por fusión (1000 a. C.) y mucho después la producción de acero añadiendo un poco de carbono al hierro. Las aleaciones especiales del acero con otros metales, obtenidas en el siglo XX, no son sino un desarrollo ulterior de esta antigua práctica.

Otros inventos primitivos de importancia fundamental para el desarrollo social de la humanidad fueron: 1) el dibujo, practicado por primera vez en las paredes de las cuevas por el hombre paleolítico de Francia y España; 2) los registros pictóricos (jeroglíficos), que condujeron a los signos fonéticos y a la escritura (Egipto, unos 3500 a. C.); 3) la cocción de la arcilla para fabricar cerámica, y 4) las tablillas de arcilla y luego las hojas de papiro en las cuales se conservaron los registros escritos. En el terreno de la mecánica, la rueda para carros y, muy posteriormente, para máquinas, y el arco en la construcción en piedra constituyeron grandes avances, como lo fueron también el bote y la vela para el transporte por agua. El aprender a contar y el desarrollo de los sistemas de cálculo fueron el instrumento necesario para calcular los movimientos de los cuerpos celestes, la determinación de la duración del año, el tamaño de la Tierra, etc., y lentamente prepararon el camino para la investigación científica y el conocimiento técnico actual.

35-24 Fuentes de energía

Durante los pasados 500 millones de años, una fracción de los organismos vivientes en la Tierra quedaron enterrados en sedimentos, en condiciones que conservaron algo de su energía derivada de la radiación solar. El carbón, la pizarra bituminosa, el petróleo y el gas natural son ricos en esta *energía fósil.*

Durante su larga historia primitiva el hombre existió casi sin otra fuente de energía que la del alimento, quizás unas 2000 calorías por día, a lo que más adelante se añadió algo de calor procedente del fuego que el hombre hacía quemando

troncos. En el cc
era sólo una espe
demás por los p
solar. La civiliz
para emplear m
origen fósil. Ha
para favorecer el
humana a exper
continúa a un rit
to y del agua de
y la madera par
para una peque
de carga se sosti
energía solar exi
pero con cierta d
tierras de cultivo
sus poblaciones h
actividades, depe
ción de la energí
pasados, una fue

35-25 El futuro

En contraposició
ventar máquinas
su trabajo, deben
aumento de la p
cia, la mayor co
y los recursos na
derna. Ya ha m
biente por la agri
el riego, la tala d
útiles y la const
múltiples requeri
empleo desacerta
cidad productora
del suelo superfic
y del viento. El c
dido las plagas,
a países y contin
de diezman a la
les domésticos y
para aliviar la e
cando los descub
han cambiado al
ral, que antes el
aptos de la pob
duos producen d
menos aptos pa
modernos sobre
aplicación en el c
menzado a obten
adversos.

cobre, que, al
en útiles senci-
prendieron mé-
práctica se ex-
achas, cinceles,
delante se aña-
s de estaño con
ación de menor
mayor dureza,
entos cortantes.
rro por fusión
producción de
ono al hierro.
con otros me-
son sino un de-
práctica.
ortancia funda-
la humanidad
or primera vez
l hombre paleo-
registros pictó-
a los signos fo-
os 3500 a. C.);
icar cerámica, y
hojas de papiro
gistros escritos.
eda para carros
inas, y el arco
stituyeron gran-
ién el bote y la
El aprender a
s de cálculo fue-
calcular los mo-
a determinación
le la Tierra, etc.,
para la investi-
técnico actual.

s de años, una
tes en la Tierra
, en condiciones
a derivada de la
arra bituminosa,
s en esta *energía*

itiva el hombre
rgía que la del
as por día, a lo
de calor proce-
acía quemando

troncos. En el complejo ecológico de la Naturaleza era sólo una especie animal en competencia con las demás por los productos inmediatos de la energía solar. La civilización es esencialmente un medio para emplear más energía, tanto actual como de origen fósil. Ha cambiado el equilibrio ecológico para favorecer el aumento en número de la especie humana a expensas del ambiente, y este proceso continúa a un ritmo acelerado. La energía del viento y del agua derivan de fuentes que no se agotan y la madera para combustible puede reemplazarse para una pequeña población humana. Las bestias de carga se sostienen por el continuo suministro de energía solar existente en sus alimentos vegetales, pero con cierta disminución en la fertilidad de las tierras de cultivo. Mas la civilización moderna, con sus poblaciones humanas crecientes y sus complejas actividades, depende, en gran parte, de la explotación de la energía fósil de los períodos geológicos pasados, una fuente que no se puede reponer.

35-25 El futuro del hombre civilizado

En contraposición al ingenio del hombre para inventar máquinas que aumenten los resultados de su trabajo, deben tenerse en cuenta los efectos del aumento de la población humana y, en consecuencia, la mayor competencia por la tierra (territorio) y los recursos naturales necesarios para la vida moderna. Ya ha modificado profundamente su ambiente por la agricultura, la desecación de terrenos, el riego, la tala de bosques, la siembra de especies útiles y la construcción de enormes ciudades con múltiples requerimientos biológicos (cap. 36). El empleo desacertado del suelo ha destruido la capacidad productora de muchas áreas por la pérdida del suelo superficial, debido a la erosión del agua y del viento. El comercio y la agricultura han extendido las plagas, los parásitos y las enfermedades a países y continentes donde no se hallaban y donde diezman a la población humana, a sus animales domésticos y a su agricultura. Los esfuerzos para aliviar la enfermedad y los sufrimientos aplicando los descubrimientos de la medicina moderna han cambiado algunos efectos de la selección natural, que antes eliminaban a los individuos menos aptos de la población. Actualmente estos individuos producen descendientes que es posible sean menos aptos para sobrevivir. Los conocimientos modernos sobre el mecanismo de la herencia y su aplicación en el campo de la eugenesia sólo han comenzado a obtener resultados contra estos factores adversos.

Después de los lejanos tiempos en que el hombre vivió como los demás mamíferos carnívoros, sus descendientes progresaron mucho en el desarrollo de las bellas artes, como se demuestra en los restos de cerámica y de edificios hallados en el Próximo Oriente, en Egipto y en Centroamérica. No obstante, una afición sangrienta a los sacrificios animales y humanos se extendió juntamente con este desarrollo, de lo cual son ejemplos los imperios romano y azteca; actualmente este instinto sólo está encubierto por una delgada capa de civilización. En los países más adelantados, gran parte de la población muestra respeto por la ley y el orden, pero cuando se excitan las pasiones en los casos de violencia desatada por las masas o cuando las naciones recurren a la guerra para dirimir sus diferencias, el barbarismo básico aflora de nuevo. Frente a la explosión de población actual queda por ver si se empleará la mesa de conferencias o si se desatarán los instintos primitivos para solucionar las diferencias referentes a la posesión de territorios y de fuentes de alimento y al desarrollo de los gobiernos en las naciones recién establecidas.

Clasificación

Todos los seres humanos pertenecen a una especie muy variable: *Homo sapiens.* Se dividen en numerosas razas, todas capaces de producir descendencia fértil cuando se cruzan entre sí. Una **raza** es una estirpe con antepasados comunes y caracteres físicos semejantes, mientras que un **pueblo** es el conjunto de individuos que ocupan una área determinada; los dos términos no son sinónimos. La cultura y lenguaje de un pueblo tienen interés sociológico pero no indican necesariamente su origen, puesto que algunas costumbres e inventos proceden de otros pueblos y otras se han desarrollado independientemente. Las razas probablemente han sido siempre variables y han estado separadas entre sí por límites poco claros, lo mismo que en otras especies de plantas y animales. En los pocos milenios transcurridos, las migraciones, la guerra, la conquista y la esclavitud probablemente han hecho que éstas sean aún menos diferentes. Su número es incierto, la clasificación es difícil y los antropólogos están en desacuerdo respecto a cómo deben dividirse. Los caracteres que se han utilizado para la clasificación son: 1) la forma del cabello —rígido, liso, ondulado o rizado—; 2) pigmentación

—piel, pelo y color de los ojos—; 3) abundancia del pelo y su distribución; 4) forma de la cabeza, según diversas medidas; 5) caracteres faciales, como son la forma general, forma de la frente, forma y proporciones de la nariz, labios, mandíbulas y de los ojos; 6) estatura o altura media de los varones adultos, y 7) frecuencias génicas (grupos sanguíneos, enzimas, etc.; véase pár. 6-8).

Bibliografía

Barnett, L., y otros. 1961. The epic of man. Nueva York, Time, Inc. 307 pp., Numerosas ilustraciones en color. *Obra gráfica y de divulgación.*

Brues, A. M. 1977. People and races. Nueva York, The Macmillan Company. VI + 336 pp., 60 figs.

Campbell, B. G. 1976. Humankind emerging. Boston, Little, Brown and Company. XII + 463 pp.

Clark, J. D. 1970. The prehistory of Africa. Southhampton, Thames & Hudson. 302 pp., 48 láms., 72 figs.

Clark, J. G. D. 1952. Prehistoric Europe: the economic basis. Nueva York, Philosophical Library, Inc. XIX + 349 pp., 16 láms., 180 figs. *Trata de la caza, pesca, recolección del alimento,* etc.

———, y **S. Piggot.** 1967. Prehistoric societies. Nueva York, Alfred A. Knopf, Inc. 357 pp., 95 figs.

Clark, W. E. Leg. 1960. The antecedents of man and introduction to the evolution of the Primates. 2.ª ed. Edinburg, Edinburgh University Press. VII + 374 pp., 152 figs.

———. 1962. History of the Primates: an introduction to the study of fossil man. 8.ª ed. Londres, British Museum (Natural History). 5 + 119 páginas, 40 figuras.

Day, M. H. 1965. Guide to fossil man. Cleveland, The World Publishing Company, 289 pp., 94 figs.

Dobzhansky, T. 1955. Evolution, genetics, and man. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. 8 + 398 pp., ilus. Science paper edition, 1963.

———. 1962. Mankind evolving. New Haven, Conn., Yale University Press. IX + 381 pp., 10 figs.

Eckhardt, R. B. 1972. Population genetics and human origins. *Sci. Am.*, vol. 226, núm. 1, pp. 94-103. *Cuando se tiene en consideración la variabilidad genética, parece imposible decidir cuál de los antropoides fósiles fue nuestro antepasado hominido.*

Garn, S. M. 1971. Human races. 3.ª ed. Springfield, Ill., Charles C. Thomas. Editor. XIV + 196 pp., 28 figs.

Graham, J. A., y **R. F. Heizer.** 1967. Man's antiquity in North America: views and facts. *Quaternaria,* vol. 9, pp. 225-235.

Howell, F. C., y **The Editors of Time-Life.** 1965. Early man. Nueva York, Time-Life Books. 200 pp., muchas ilus. *El hombre fósil y sus herramientas.*

Howells, W. W. 1960. The distribution of man. *Sci. Am.*, vol. 203, núm. 3, pp. 112-127. *El hombre se originó en el Viejo Mundo, pero desde entonces se ha convertido en la especie animal más ampliamente distribuida; se ha diferenciado en tres grupos principales.*

———. 1967. Mankind in the making. (Ed. rev.) Garden City, Nueva York, Doubleday & Company, Inc. 384 pp.

Hulse, F. S. 1971. The human species: an introduction to physical anthropology. 2.ª ed. Nueva York, Random House, Inc. XVI + 524 pp.

Luckett, W. P., y **F. S. Szalay** (dir.). 1975. Phylogeny of the primates: A multidisciplinary approach. Nueva York, Plenum Press. XVI + 483 pp.

Macgowan, Kenneth, y **J. A. Hester, Jr.** 1962. Early man in the New World. Ed. rev. Garden City, N.Y. Doubleday & Co., Inc. XXIII + 330 pp., ilus.

Scientific American. 1960. The human species. Vol. 103, núm. 3. *Publicación enteramente dedicada al hombre.*

Simmons, E. L. 1964. The early relatives of man. *Sci. Am.*, vol. 211, núm. 1, pp. 50-62. Nuevas pruebas distinguen el tronco antropoide a partir del cual surgió la línea humana.

———. 1967. The earliest apes. *Sci. Am.*, vol. 217, núm. 6, pp. 28-35. *Un precursor de los póngidos y del hombre hallado en Egipto.*

———. 1977. Ramapithecus. *Sci. Am.*, vol. 236, número 5, pp. 28-35. *Este primate del Mioceno es el miembro típicamente humanoide más antiguo del árbol genealógico humano.*

Stewart, T. D. 1973. The people of America. Nueva York, Charles Scribner's Sons. X + 261 pp.

36

Poblaci

La población hu
principios del sig
llones, y a mediad
blado. En los últ
hasta alcanzar un
es de más de 400
70 a 80 millones
exceden con muc
plazo del mundo
tual producción a
al máximo posibl
dos una dieta ade
cursos naturales
biente disminuye.
Thomas R. Ma
sobre los Princip
maba que la pobl
trica (sec. 12-14)
tos lo hace en pr
dios de vida se d
menos que se ma
ción, sea por cau
o de la guerra. Po
sensibles escribie
poblaciones exces
sos, pero sus voc

). 94-103. *Cuan-*
riabilidad gené-
de los antro-
do hominido.
ed. Springfield,
+ 196 pp., 28

n's antiquity in
uaternaria, vol.

ife. 1965. Early
. 200 pp., mu-
rramientas.
n of man. *Sci.*
El hombre se
lesde entonces
ıal más amplia-
lo en tres gru-

(Ed. rev.) Gar-
Company, Inc.

s: an introduc-
d. Nueva York,

1975. Phylogeny
approach. Nue-
p.
Jr. 1962. Early
rden City, N.Y.
p., ilus.
n species. Vol.
nte dedicada al

es of man. *Sci.*
Nuevas pruebas
partir del cual

Am., vol. 217,
los póngidos y

., vol. 236, nú-
Mioceno es el
ás antiguo del

America. Nueva
+ 261 pp.

36

Población y medio ambiente

La población humana en todo el mundo era, a principios del siglo XVIII, de unos quinientos millones, y a mediados del siglo XIX sólo se había doblado. En los últimos cien años se ha triplicado, hasta alcanzar unos 3000 millones y actualmente es de más de 4000 millones. Crece a un ritmo de 70 a 80 millones cada año. Estas enormes cifras exceden con mucho la capacidad de carga a largo plazo del mundo como hábitat humano[1]. La actual producción alimenticia, aun cuando se llegue al máximo posible, es insuficiente para dar a todos una dieta adecuada. El agotamiento de los recursos naturales se acelera, y la calidad del ambiente disminuye.

Thomas R. Malthus (1766-1834), en su *Ensayo sobre los Principios de la Población* (1798), afirmaba que la población crece en progresión geométrica (sec. 12-14) pero la producción de alimentos lo hace en progresión aritmética, y que los medios de vida se degradan y se hacen inadecuados a menos que se mantenga el crecimiento de la población, sea por causa del hambre, de enfermedades o de la guerra. Posteriormente, unas pocas personas sensibles escribieron acerca de los males de las poblaciones excesivas y del agotamiento de recursos, pero sus voces fueron en gran parte ignoradas. Desde la Segunda Guerra Mundial un número creciente de observadores ha insistido en la carrera hacia la bancarrota a que se ha lanzado la civilización; en la actualidad hay una preocupación cada vez mayor por el tema y la palabra ecología se ha hecho familiar. ¿Cuál es la gravedad de los daños? ¿Hacia qué futuro está abocada nuestra economía? ¿Qué cambio y mejoras son posibles? Los problemas no son todos nuevos; algunos comenzaron hace mucho tiempo, pero hoy todos ellos se han hecho acuciantes. Este capítulo describe los orígenes de algunas dificultades y menciona algunos medios para aliviarlas.

---

[1] Las poblaciones humanas, al igual que las de otros organismos, probablemente, siempre han tendido a multiplicarse hasta alcanzar la capacidad de carga del medio (sec. 12-14). En este sentido las altas densidades de población humana no son algo nuevo. Si exceptuamos ocasionales períodos de recuperación tras catastróficas reducciones de la población, épocas de expansión en nuevos ambientes favorables y períodos consecutivos al desarrollo de nuevas técnicas, las poblaciones han sido prácticamente todo lo numerosas que era posible de acuerdo con la tecnología y las condiciones de vida existentes en cada momento.

36-1 Población

A diferencia de la mayoría de animales, el hombre no tiene reducción estacional en la actividad sexual o en el nacimiento de hijos. Una hembra puede criar una docena o más de hijos y un macho polígamo puede engendrar muchos más. El potencial reproductor humano es elevado, a pesar de los 9 meses de duración del embarazo y de que las generaciones se suceden con un ritmo de 20 ó 25 años. A lo largo de la historia, cuando aumentaban los recursos alimenticios a causa de los progresos en la agricultura, las poblaciones humanas crecían proporcionalmente a tales aumentos. Unas prácticas agrícolas más eficaces, incluida la mecanización, junto con la mejora genética de los cultivos, han tenido como consecuencia la obtención de producciones relativamente enormes. Un segundo factor para el aumento de la población durante el pasado siglo ha sido la mejora sanitaria debida a las medidas higiénicas y los cuidados médicos.

En el pasado, la fertilidad inherente del hombre era contrarrestada por las defunciones debidas al hambre, las epidemias y las guerras. Las malas cosechas, seguidas de hambre, se dan desde los inicios de la agricultura. La peste, la Muerte Negra, mató a 25 millones de personas en el siglo XIV, causó menos muertes en años posteriores y sigue produciéndolas todavía. Hoy hay una mayor producción agrícola, es posible transportar alimentos a zonas amenazadas por el hambre, y se han vencido muchas enfermedades, pero existen ya demasiadas personas para que puedan mantenerse de modo adecuado con los recursos finitos del mundo. Los incrementos previstos empeorarán la situación. Todos los problemas considerados en este capítulo son agravados por el crecimiento de la población.

El único modo racional de disminuir la presión demográfica estriba en reducir los nacimientos. Con este fin son útiles los anticonceptivos médicos o mecánicos. Ningún método conocido es infalible. El anticonceptivo ideal debería ser fácil de administrar, ofrecer garantía, tener efectos duraderos pero reversibles cuando así se deseara, carecer de efectos secundarios y resultar económico. Todavía no se ha logrado.

36-2 Alimentos

Alrededor de la mitad de la población mundial vive en Asia, África y Latinoamérica, en países con escasa industria, agricultura básicamente de susbsistencia, baja renta per cápita, muchos analfabetos y elevado índice de natalidad. Alrededor de una quinta parte de la población mundial está subalimentada y tres quintas partes carecen de suficientes proteínas en sus dietas. El kwashiorkor, una enfermedad que se produce en los niños por deficiencias calóricas y proteínicas, en actualmente el principal problema del mundo en cuanto a la salud se refiere. Las naciones ricas en cereales (Estados Unidos, Canadá, Australia, Argentina) hasta ahora vendían o daban sus excedentes a aquellos países, pero esto no puede continuar. Dentro de una década o dos los Estados Unidos pueden carecer de trigo para exportar. Se espera que la población mundial supere los 6000 millones hacia el año 2000. En dicho momento la alimentación de la población, incluso a los insuficientes niveles actuales, exigiría un aumento del 40 al 50% en la producción de alimentos; el aumento esperado en la tierra cultivable se calcula en un 5%. En el mecanizado Occidente resulta particularmente peligrosa la dependencia que tiene la agricultura para la siembra y cosecha respecto de un recurso finito y en disminución, el petróleo. Son probables nuevos períodos de hambre.

Los suministros mundiales de alimentos pueden ser algo aumentados seleccionando variedades de cultivo mejoradas, con mayores producciones, y extendiendo la superficie de tierra cultivada. Los efectos de un suministro incluso moderadamente superior serán rápidamente contrarrestados por la multitud de nuevas bocas que la explosión demográfica aporta. Se han sugerido otros medios de afrontar la crisis alimentaria, pero algunos no han sido experimentados y otros requieren mucho más capital y tiempo, del que no disponemos, para resolver el problema. Entre ellos se cuenta un mayor uso de los abonos, el cultivo de algas en aguas residuales, el cultivo de microorganismos, la fabricación de alimentos sintéticos a partir del petróleo, el aumento de la irrigación con agua marina desalinizada, la substitución de los bosques tropicales por cultivos y la busca de mayores producciones en los océanos. Comentaremos los dos últimos medios.

Los vastos océanos (71% de la superficie del planeta) no pueden constituir, como se llegó a pensar una fuente inagotable de alimentos para el hombre. Por el contrario, las pesquerías marinas están hoy próximas a alcanzar la máxima producción que puede mantenerse. Las aguas oceánicas, o abiertas, que son el 90% del total, tienen una producción anual bruta estimada en sólo 1,6 millones de toneladas de pescado.
la plataforma co
producen la mita
de toneladas. Un
de pequeñas zona
0,1% de la super
lo largo de las cos
África Occidental
casi la mitad est
—por depredació
ros marinos. El h
75 millones de to
los 100 millones
de seguridad para
nas zonas costera
explotadas. La i
pronto a causa de
nación es también
abierto como en l
recer ya ha destru
California, y quiz
dina. La vida mar
gro porque los c
contenido de oxíg
sario para el mar
rismas saladas, zo
por las mareas s
Debido a que se
contaminación y e
rras, resultan part
degradación pued
mucho más allá de
del mar, incluso e
a gran escala. Los
a lo largo de las c
nas proteínas ani
regiones vecinas,
de. Se ha sugerid
en la alimentación
des cantidades de
sultaría agradable
ciría daños a los
sión, los océanos
tierra.

Algunas person
el secreto de un g
alimentos. El bosq
tratificado de árbo
sos, sometidos a f
turas elevadas y c
es continua pero
gánico del suelo f

analfabetos y
r de una quin-
stá subalimen-
ıficientes pro-
una enferme-
leficiencias ca-
e el principal
alud se refiere.
tados Unidos,
ahora vendían
aíses, pero esto
década o dos
de trigo para
n mundial su-
2000. En dicho
blación, inclu-
es, exigiría un
lucción de ali-
ierra cultivable
zado Occidente
a dependencia
nbra y cosecha
disminución, el
íodos de ham-

mentos pueden
variedades de
lucciones, y ex-
cultivada. Los
moderadamente
restados por la
xplosión demo-
tros medios de
algunos no han
ren mucho más
nemos, para re-
uenta un mayor
ąas en aguas re-
mos, la fabrica-
· del petróleo, el
marina desalini-
s tropicales por
lucciones en los
timos medios.
ıperficie del pla-
e llegó a pensar
ɔs para el hom-
ıs marinas están
ima producción
eánicas, o abier-
una producción
nillones de tone-

---

ladas de pescado. Las aguas costeras a lo largo de la plataforma continental (9,9% de la superficie) producen la mitad de las capturas, 120 millones de toneladas. Una cantidad equivalente se obtiene de pequeñas zonas locales de afloramiento (sólo el 0,1% de la superficie) muy ricas en nutrientes, a lo largo de las costas occidentales (California, Perú, África Occidental). Del total de 241,6 millones, casi la mitad está destinado a mortalidad natural —por depredación de otros peces, aves y mamíferos marinos. El hombre captura hoy alrededor de 75 millones de toneladas al año y probablemente los 100 millones de toneladas constituyen el límite de seguridad para mantener el rendimiento. Algunas zonas costeras atlánticas están ya demasiado explotadas. La industria ballenera puede morir pronto a causa del exceso de capturas. La contaminación es también un problema, tanto en el océano abierto como en la proximidad de la costa. Al parecer ya ha destruido las pesquerías de caballas de California, y quizás esté amenazando a las de sardina. La vida marina en el Báltico se halla en peligro porque los contaminantes han disminuido el contenido de oxígeno hasta cerca del mínimo necesario para el mantenimiento de la vida. Las marismas saladas, zonas pantanosas y zonas inundadas por las mareas son importantes zonas de desove. Debido a que se hallan próximas a las fuentes de contaminación y están sometidas a vertidos de tierras, resultan particularmente fáciles de dañar. Su degradación puede afectar a la vida marina hasta mucho más allá de sus propios límites. El «cultivo» del mar, incluso en aguas costeras, no es rentable a gran escala. Los viveros de estuarios establecidos a lo largo de las costas asiáticas proporcionan algunas proteínas animales para los habitantes de las regiones vecinas, pero el total mundial no es grande. Se ha sugerido el empleo de plancton marino en la alimentación humana, pero ello requiere grandes cantidades de energía, y el concentrado no resultaría agradable de comer; su extracción produciría daños a los ecosistemas marinos. En conclusión, los océanos no pueden borrar el hambre de la tierra.

Algunas personas creen que los trópicos guardan el secreto de un gran aumento de la producción de alimentos. El bosque tropical tiene un vuelo pluriestratificado de árboles perennifolios, a menudo densos, sometidos a fuertes precipitaciones y temperaturas elevadas y casi uniformes. La caída de hojas es continua pero a menudo lenta y el mantillo orgánico del suelo forestal se oxida con rapidez. Los suelos tropicales normales, llamados lateritas, o «latisols», son rojizos; contienen una arcilla porosa rica en hidróxidos de aluminio y hierro, con diferentes cantidades de arenas y limos. Suelen ser pobres en humus y en nutrientes, y son lixiviados fácilmente por las intensas lluvias. Cuando el bosque no ha sido alterado, constituye una cobertura protectora en la que los nutrientes circulan con rapidez desde la planta al suelo y viceversa.

Cuando se talan grandes superficies, se recalienta el suelo y se acelera su lixiviación. Se pierden con rapidez los nutrientes. Aumentan los óxidos de hierro y aluminio y, si se prolonga la exposición, algunos suelos se endurecen, proceso denominado **lateritización.** Cuando ésta es severa, se forma un pavimento con aspecto de escorias o ladrillo, y se produce un daño permanente.

Los nativos de zonas tropicales desbrozan pequeñas superficies y cultivan en ellas durante uno a tres años, luego se desplazan a otro sitio. La zona desbrozada vuelve rápidamente a convertirse en bosque, la fertilidad se recupera a su vez y al cabo de algunos años el lugar puede ser utilizado de nuevo; así se evita la lateritización. Hoy, sin embargo, se hace cada vez más difícil dejar tierras en barbecho a causa del crecimiento de la población.

La moderna maquinaria de desmonte puede preparar para el cultivo grandes superficies de jungla, pero cuando se ha intentado hacerlo con frecuencia se han obtenido resultados desastrosos debido a la degradación del suelo. El desmonte químico por medio de defoliantes (2, 4, 5 - T, etc.), como el empleado en Vietnam, ha esterilizado fundamentalmente algunos lugares para un período de 6 años. En algunas regiones probablemente lo mejor sea explotar cultivos arbóreos que simulen la cobertura forestal natural, pero la capacidad de carga humana es baja. Hay una gran necesidad de investigación en la agricultura tropical.

36-3 Restos

Pocos animales salvajes acumulan suficientes restos de alimentos para marcar por mucho tiempo su cubil, en cambio el hombre a menudo ensucia su lugar de residencia. Así, nuestro conocimiento del hombre prehistórico se basa en restos hallados en antiguos habitáculos: partes del esqueleto de animales que fueron usados como alimento, utensilios hechos de piedra, y, ocasionalmente, sepulturas humanas. El «Kjoekkenmoedding», que fue una especie de combinación de morada, vertedero de basura y cementerio prehistóricos es un claro ejemplo de antiguas acumulaciones de desperdicios. La Roma antigua, entre el 264 y el 69 antes de Cristo, tenía alrededor de un millón de habitantes, que probablemente alimentaban cerdos y aves con basuras frescas, y tiraban a la basura innumerables vestigios de cerámica rota, ladrillos y trozos de piedra. Durante 20 siglos todas las demás comunidades, grandes o pequeñas, hicieron lo mismo y en cantidades crecientes; últimamente se han añadido también muchos nuevos materiales. En el mundo industrializado los desperdicios son hoy prodigiosos. Un vertedero de basuras como los de Estados Unidos, con refrigeradores abandonados, aparatos de televisón, trozos de metal y otros materiaes recuperables no sería tolerado en un país menos pródigo en cuanto a desperdicios.

36-4 Degradación y pérdida del suelo

A lo largo de los tiempos geológicos masas de roca han sido levantadas y luego erosionadas por el viento, el agua y otros agentes, formando suelos que luego han sido lavados y arrastrados por los cursos de agua hasta el mar. Cuando el hombre empezó a desbrozar y cultivar, la fértil capa superior del suelo que se había formado por meteorización y por acción de los organismos durante milenios se vió lixiviada cada vez con mayor intensidad por el agua de lluvia. La eliminación de bosques, la quema de malezas, el arado de prados que pueden considerarse pastos naturales y el pastoreo excesivo agravó la situación, con el consiguiente descenso de la fertilidad. En otras zonas, regadas intensamente para obtener ciertos cultivos e insuficientemente avenadas, se llevaron a la superficie acumulaciones subterráneas de álcali, disminuyendo o arruinando la producción. Los tratamientos químicos de corrección son costosos y no siempre tienen éxito. El uso intenso de abonos inorgánicos puede conducir a la compactación de ciertos suelos a falta de esfuerzos por conservar el humus y restaurar la fertilidad mediante estiércol y otros materiales orgánicos. El control químico de plagas de insectos y hongos en agricultura puede dañar permanentemente la capa superficial del suelo. Las aplicaciones reiteradas de derivados arseniacales a los manzanos para el control del gusano de las manzanas en el este de Washington cargó de tal modo el suelo con estos productos que los árboles jóvenes de sustitución no se desarrollaron. Con la explosión demográfica, actualmente muchas superficies están siendo cubiertas de modo permanente por construcciones urbanas y suburbanas, calles pavimentadas y grandes autopistas. En California durante el último cuarto de siglo se han perdido de 20 000 a 60 000 Ha de tierra de este modo. Expansiones menores han producido resultados similares en muchos otros estados y países desarrollados.

En los países ricos, especialmente en aquéllos que poseen extensas zonas públicas como los Estados Unidos, Canadá y Australia, ha surgido una nueva amenaza contra el suelo: la afición de conducir a campo traviesa. Existen en la actualidad más de 12 millones de vehículos a todo terreno —motocicletas, vehículos de cuatro ruedas motrices, etc.— que circulan sólo por los Estados Unidos. En menos de una década, esta afición se ha convertido en una gran fuerza política y económica. Si una sola motocicleta conducida a campo traviesa por unos 21 km afecta a más de 4000 metros cuadrados de tierra y un vehículo de cuatro ruedas motrices medio produce el mismo efecto en 6,4 km de viaje, el efecto total de una cantidad de vehículos tan grande empleados repetidamente es grande. Hasta ahora el daño producido por esta actividad es mayor en las zonas áridas del sudoeste de los Estados Unidos, en las tierras desérticas con una ecología frágil, que se recupera lentamente de las perturbaciones mecánicas. No obstante, hay indicios crecientes de daños importantes y duraderos en otros ambientes, desde los senderos de bosques y los prados hasta las dunas costeras, praderas y chaparrales. La erosión aumenta, particularmente en las cuestas, y produce la degradación de suelos fértiles estabilizados de las cuencas fluviales, al cubrirlos con materiales menos fértiles procedentes de tierras altas. La aceleración de la erosión del suelo viene provocada por la pérdida de la cubierta vegetal protectora y por la destrucción de costras químicas y biológicas (líquenes, hongos, etc.), que protegen a la superficie de la acción del viento y del agua, y por el desalojo mecánico del suelo, especialmente en las cuestas, debido a la acción de las ruedas de los vehículos. En algunos suelos produce una grave compactación, que interfiere con el crecimiento de las raíces de las plantas, la construcción de madrigueras por los animales, la penetración del agua y la estabilidad de la temperatura del suelo. Además del daño que produce al suelo, en las zonas utilizadas repetidamente, se ha registrado un descenso de la diversidad de las especies animales y vegetales (fig. 36-1). Las perturbaciones creadas por estas actividades fa-

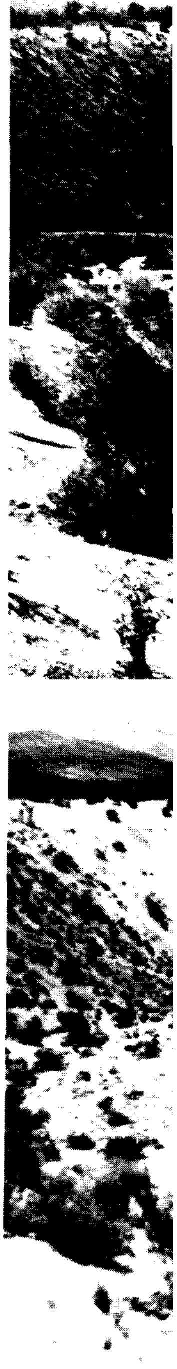


Fig. 36-1
por los v
un períoc
dades de
(pág. 878

do permanente
anas, calles pa-
California du-
han perdido de
e modo. Expan-
ltados similares
esarrollados.

nte en aquéllos
como los Esta-
ha surgido una
afición de con-
n la actualidad
a todo terreno
o ruedas motri-
os Estados Uni-
ta afición se ha
ica y económica.
a a campo tra-
de 4000 metros
de cuatro ruedas
efecto en 6,4 km
antidad de vehí-
damente es gran-
do por esta acti-
s del sudoeste de
s desérticas con
ra lentamente de
o obstante, hay
rtantes y durade-
senderos de bos-
s costeras, prade-
nenta, particular-
la degradación
las cuencas flu-
es menos fértiles
aceleración de la
a por la pérdida
y por la destruc-
lógicas (líquenes,
perficie de la ac-
el desalojo mecá-
as cuestas, debido
ehículos. En algu-
ompactación, que
las raíces de las
drigueras por los
a y la estabilidad
más del daño que
tilizadas repetida-
nso de la diversi-
getales (fig. 36-1).
tas actividades fa-

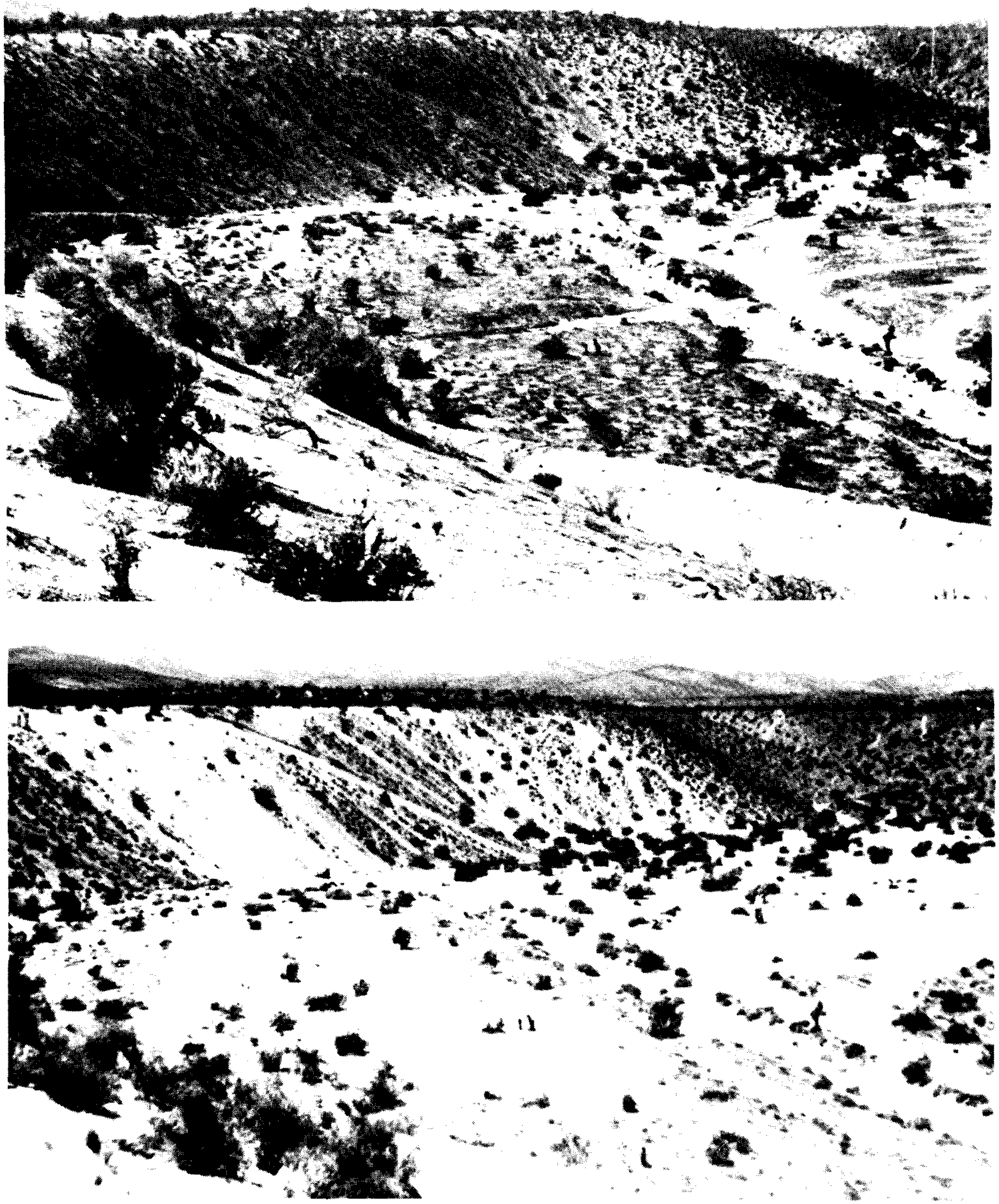
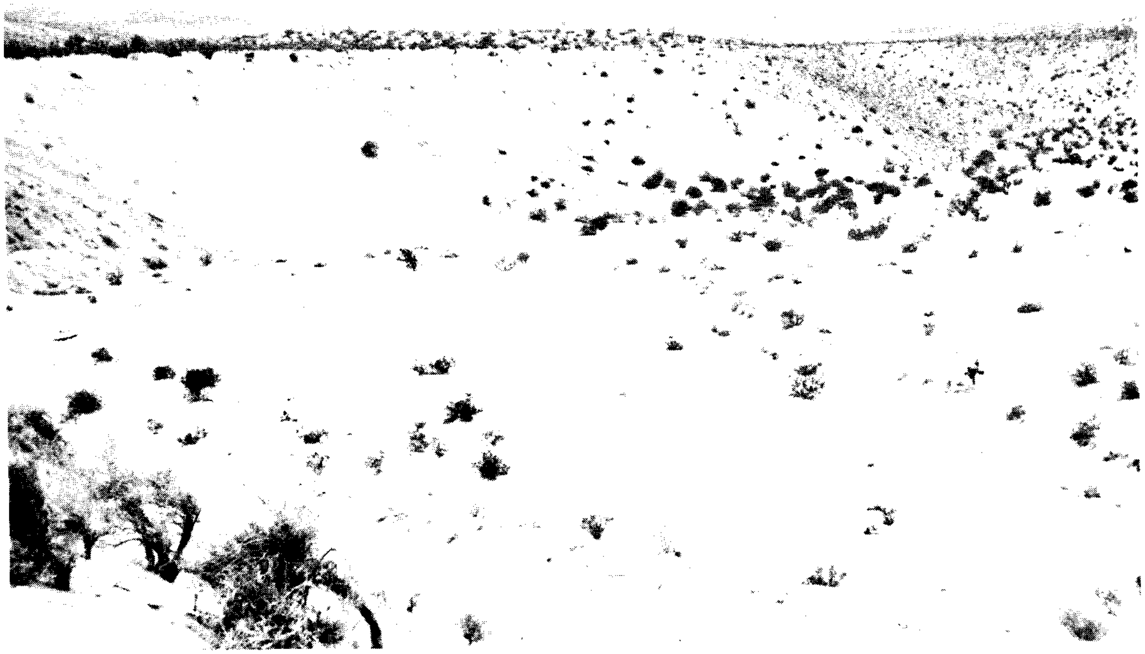


Fig. 36-1 Deterioro ambiental en Dove Springs, en el desierto de Mohave, California, provocado por los vehículos a todo terreno. La pérdida casi completa de la cubierta vegetal tuvo lugar en un período de cuatro años y vino acompañada por un notable descenso de la fauna. Las posibilidades de recuperación son escasas. Fotografías tomadas en 1968 (arriba), 1970 (abajo) y 1972 (pág. 878). *(Cortesía del U.S. Bureau of Land Management in California.)*



vorecen la expansión de malas hierbas. La barrilla pinchosa *(Salsola kali)* se está extendiendo por el desierto de California a partir de los lugares en donde se efectúa este tipo de conducción y se la ha encontrado incluso sólo en los senderos por donde discurren las motocicletas. Esta planta ha provocado ya un notable deterioro y simplificación del ecosistema natural desértico del valle de Coachella de California, donde se ha extendido a partir de las zonas aclaradas para el cultivo y la construcción de casas y carreteras.

36-5 Contaminación del agua

La mayoría de ciudades en todo el mundo usan la bahía, lago o río más próximos como desagüe público, y muchos siguen vertiendo aguas residuales sin depurar. Estas aguas residuales llevan consigo la amenaza de infecciones tifoideas y de hepatitis. En algunos casos las mismas aguas pueden ser usadas como fuente de abastecimiento. Una molécula de agua del río Misisipí puede atravesar en su camino muchos circuitos del tipo: central potabilizadora —uso humano— central depuradora —descarga al río—. En el Oriente el «suelo de noche» (heces) sirve para fertilizar huertas y viveros y los contaminantes pueden alcanzar a los suministros de agua. Cuando la orina y heces no tratadas contaminan las aguas los parásitos intestinales se propagan con facilidad.

Las primeras factorías americanas fueron construidas junto a ríos para obtener energía a partir de molinos de agua. Los desperdicios de la producción se vertían al agua en aserraderos, fábricas de papel, industrias del metal y otras. Ya desde entonces los conservacionistas habían obligado a la corrección de algunas poluciones, pero otras persisten.

Los plaguicidas son arrastrados por el agua hasta los ríos; estos van a los océanos, donde en la actualidad dichos productos se hallan ampliamente difundidos, afectando a diversos tipos de animales. También se adsorben en partículas en suspensión en el aire durante la fumigación y caen de la atmósfera. Los objetos de plástico abandonados en tierra firme o en cualquier otro sitio se acumulan en el fondo de las aguas costeras y no se desintegran. Se vierte petróleo en cantidades cada vez mayores desde buques cisterna averiados o naufragados y desde pozos petrolíferos situados en la plataforma continental. Los crudos arruinan muchas playas,

---

ensucian pequeñ
matan a innumer
rinos y otros a
pueden flotar en
se en forma de
briendo el fond
bentónicos.

Muchas aguas
artificial o eutrofi
phos, alimentar).
tadas, la escorren
dustriales produc
tratos inorgánico
(sobre todo de
Ciertas plantas a
tan frecuentes los
Cuando las plant
ta oxígeno al agu
van a abonar el
nuevos crecimient
notablemente alte
con elevadas nece
que necesitan me
Erie (248 600 km
to por la excesiv
de montaña limpi
trientes, puede qu
Con los actuales
geno de la mayor
Unidos puede ve
La eutrofización
sabores desagrad
de la vida acuáti
para el hombre.

Se pueden logr
Lago Washington
y turbio, perdió at
los nadadores. Lo
ribereñas decidier
taron conduccione
yeron modernas c
aguas vuelven a
estaciones de trat
primen, secan y
para usarlos com
abonos químicos.
basuras o residuo
resultan de real
por la restauració
oceánicas. La estr
petróleo en los o
dría reducir much

ıs y viveros y los
ı los suministros
no tratadas con-
ıtestinales se pro-

ınas fueron cons-
· energía a partir
ɔios de la produc-
ɪeros, fábricas de
. Ya desde enton-
obligado a la co-
pero otras persis-

por el agua has-
nos, donde en la
ıllan ampliamente
ipos de animales.
ıas en suspensión
caen de la atmós-
ındonados en tie-
ɔ se acumulan en
ıo se desintegran.
cada vez mayores
o naufragados y
en la plataforma
ı muchas playas,

ensucian pequeñas embarcaciones y recubren y matan a innumerables aves marinas, mamíferos marinos y otros animales. Los petróleos residuales pueden *flotar en masas blandas amorfas* o hundirse en forma de un viscoso manto que va recubriendo el fondo y elimina algunos organismos bentónicos.

Muchas aguas dulces sufren un enriquecimiento artificial o eutrofización (del griego *eu*, bien, y *trophos*, alimentar). Las aguas residuales brutas o tratadas, la escorrentía de cultivos, y los residuos industriales producen una aportación excesiva de nitratos inorgánicos (de abonos agrícolas), fosfatos (sobre todo de detergentes) y otros compuestos. Ciertas plantas acuáticas son estimuladas, y resultan frecuentes los crecimientos explosivos de algas. Cuando las plantas mueren, la descomposición quita oxígeno al agua en tanto que nitratos y fosfatos van a abonar el fondo para más tarde provocar nuevos crecimientos. La comunidad acuática se ve notablemente alterada, los peces y otros organismos con elevadas necesidades de oxígeno mueren, y los que necesitan menos oxígeno aumentan. El Lago Erie (248 600 km^2) está casi biológicamente muerto por la excesiva contaminación. Incluso un lago de montaña limpio, si se ve sobrealimentado en nutrientes, puede quedar asfixiado por la vegetación. Con los actuales índices de contaminación, el oxígeno de la mayoría de los grandes ríos de Estados Unidos puede verse casi agotado en una década. La eutrofización tiñe el agua potable con olores y sabores desagradables y afecta a la composición de la vida acuática y al suministro de alimentos para el hombre.

Se pueden lograr mejoras muy importantes. El Lago Washington, en Seattle, quedó contaminado y turbio, perdió atractivo y se hizo inadecuado para los nadadores. Los habitantes de las comunidades ribereñas decidieron que se imponía limpiarlo. Votaron conducciones de aguas residuales, se construyeron modernas centrales de tratamiento, y hoy las aguas vuelven a estar limpias y seguras. Algunas estaciones de tratamiento de aguas residuales comprimen, secan y esterilizan los residuos orgánicos para usarlos como abonos en sustitución de los abonos químicos. Las leyes contra el vertido de basuras o residuos industriales a las aguas, cuando resultan de real aplicación, pueden hacer mucho por la restauración de nuestros lagos, ríos y costas oceánicas. La estricta regulación del transporte de petróleo en los océanos y aguas continentales podría reducir mucho los daños.

36-6 Contaminación del aire

Antes de la aparición del hombre, el aire de la atmósfera recibía cenizas, humos y gases procedentes de volcanes y de incendios en praderas y bosques. Los pueblos prehistóricos quemaban madera como combustible y algunos incendiaban zonas de malezas o herbazales para favorecer la producción de alimentos y su recolección, costumbre que se mantiene hoy en muchas partes del mundo. Todas las civilizaciones hasta el Renacimiento usaron maderas para cocinar y calentarse, siendo poco frecuentes los efectos notables en el aire o en el hombre. Cuando la hulla, con alto contenido en azufre, se convirtió en un combustible esencial, el hollín oscureció los cielos y los edificios (también los árboles, pár. 13-24), especialmente durante la Revolución Industrial de Europa y el este de Norteamérica. En algunas regiones se prohibió el uso del carbón como combustible y se sustituyó por gas. Los combustibles de petróleo también reducen el humo pero liberan nuevos residuos invisibles. Al aumentar los vehículos de motor y luego los aviones durante las décadas centrales del siglo XX, sus emanaciones contribuyeron enormemente a la contaminación. Al propio tiempo, los residuos industriales, al proliferar en cantidad y variedad —incluidos plásticos y otros productos enteramente nuevos— han añadido cantidades de residuos aéreos de potencial desconocido. El resultado final es el «smog» (literalmente humo —smoke— más niebla —fog—), mezcla visible de partículas finas con varios aditivos químicos invisibles, que hoy cubre muchas ciudades del mundo y sigue extendiéndose. Oscurece el cielo, irrita los ojos y la nariz y produce dolencias respiratorias.

Los fuegos de madera o basuras en combustión producen partículas de carbón (C) en forma de humo o cenizas, anhídrido carbónico (CO_2) y monóxido de carbono (CO). Al quemar hulla se produce mucho hollín (C), los gases que acabamos de citar y dióxido de azufre (SO_2). En las condiciones más normales del aire, el dióxido de azufre produce ácido sulfúrico (SO_4H_2) que ataca a las construcciones de piedra y metal. Las emanaciones de los vehículos de motor y los aviones contienen óxidos de nitrógeno (por ejemplo N_2O) y plomo procedente de las gasolinas enriquecidas en este elemento. Los plaguicidas al ser aplicados se adsorben en partículas atmosféricas y quedan en suspensión. Los bifenilos policlorados (BPC), emparentados con ciertos plaguicidas persistentes, llegan al aire como residuos industriales, por la combustión de plásticos y por el desgaste de los neumáticos de automóviles. Los hidrocarburos y otros residuos orgánicos son también comunes en el «smog» ciudadano.

El humo de madera, a los niveles que se experimentaban normalmente, probablemente sólo era desagradable, pero los modernos contaminantes del aire afectan gravemente al hombre. Algunos corroen pinturas, metales y tejidos. Otros amenazan la salud del hombre, los animales y las plantas. Bosques de *Pinus ponderosa* de las montañas del sur de California, a 100 km de Los Angeles están muriendo por los efectos del «smog». Muchos cultivos no se desarrollan en el aire contaminado; en todo el mundo se atribuyen a esta causa pérdidas anuales de 500 millones de dólares. Los efectos a largo plazo de muchos contaminantes son desconocidos, pero las estadísticas sugieren que son importantes en el incremento de los efectos de ciertas enfermedades. El monóxido de carbono se combina fácilmente con la hemoglobina en la sangre, reduciendo su capacidad de transporte de oxígeno, con lo que aumenta el trabajo del corazón. Unido esto a dificultades respiratorias puede aumentar las afecciones cardíacas en zonas urbanas. El dióxido de azufre es un fuerte irritante de los tejidos respiratorios. Los óxidos de nitrógeno tienen efectos similares a los del monóxido de carbono. Los BPC, como los plaguicidas persistentes, se dan hoy en la leche de las madres lactantes y están implicados en las dificultades de reproducción de algunas aves. La salud de poblaciones humanas enteras puede hallarse en decadencia. Es común la irritación diaria de ojos y nariz. Las dificultades se agravan en los niños, los ancianos y los enfermos crónicos. Enfermedades respiratorias como el asma, la bronquitis y el enfisema pueden ser inducidas o severamente agravadas. Las personas con estas enfermedades reciben a menudo el consejo médico de desplazarse a ambientes menos contaminados. Algunos contaminantes son cancerígenos en los animales de laboratorio.

Pueden darse varios pasos con el fin de disminuir la contaminación del aire. La prohibición de quemar basuras excepto en incineradores de alta temperatura reducirá mucho la producción de cenizas en partícula. Los motores de combustión interna, a pistones o a reacción, deben ser rediseñados para producir menos contaminantes. Los sistemas de motores de inyección del combustible pueden reducir los contaminantes indeseables. Es posible emplear la energía eléctrica para los automóviles y tiene menos subproductos industriales. La prohibición del uso de combustibles ricos en azufre y el paso a la utilización de energía eólica, geotérmica o solar para la generación de electricidad reducirían los contaminantes. La tendencia general favorece a la energía atómica, pero la tecnología nuclear actual aumenta los riesgos de exposición a las radiaciones de alta energía y presenta graves problemas referentes a la eliminación de los residuos atómicos y a la restricción de su uso para fines pacíficos y útiles, pero aumentarían los riesgos de exposición a radiaciones de alta energía. Algunas agrupaciones ciudadanas pueden presionar al gobierno con el fin de conseguir que las centrales industriales y las refinerías vuelvan a planificar sus operaciones, de modo que los residuos peligrosos sean reciclados o reducidos a productos finales inofensivos, y es preciso el esfuerzo individual de cada uno para reducir el consumo innecesario y pródigo de combustibles fósiles.

36-7 Efectos climáticos

El anhídrido carbónico y los materiales en partículas finas están aumentando en la atmósfera. Se espera un aumento del 18 % en el anhídrido carbónico procedente de la quema de combustibles fósiles y la destrucción de los bosques para el año 2000, a causa de la combustión de combustibles fósiles. Es probable que ello tenga un efecto en la temperatura general al producir una variación en el equilibrio entre absorción atmosférica y reflexión de luz solar. La dirección de la variación, sin embargo, no puede predecirse. Una gran parte de la energía solar (60%) es reflejada al espacio por las nubes. La que alcanza la tierra y eleva su temperatura es esencialmente de corta longitud de onda —visible y ultravioleta cercano— pero la que se radia al calentarse la superficie está formada por infrarrojos de onda más larga. Esta última tiende a ser atrapada en la atmósfera por el anhídrido carbónico y el vapor de agua, que absorben el infrarrojo radiado y lo devuelven en parte hacia la superficie terrestre. Este es el **efecto de invernadero:** una cobertura de vidrio es transparente a las longitudes de onda corta pero absorbe y vuelve a radiar las más largas, de modo que el aire interior se calienta más que el aire exterior. Los subproductos de la quema de combustibles fósiles podrían contribuir al efecto de invernadero, mientras que los restos de reactores en la estratosfera podrían aumentar la nubosidad, con lo que se interceptaría más energía solar. La reflectancia atmosférica es

aumentada por la
crece con la exten
restación. Existe o
clima: la acumula
dual procedente d
hombre. Ya se d
«islas térmicas» q
Una variación tér
en la temperatura
corrientes de conv
máticas y los casq
do efecto sobre la
dumbre que rodea
hombre sobre el cl
de dólares en la m
po atmosférico sin
sibles efectos adve

36-8 Plaguicidas

Prácticamente toda
tres en la naturale
más clases de inse
ques de enfermeda
cas. Los daños sue
plantas están dispe
ataques, y además
mos ayudan a man
la agricultura se pl
individuos de una
esta especie se ha
estrecho margen d
gida por otros or
las plagas de inse
vegetales pueden
daños económicos,
cultivo. El control
buena producción.
ría a los atacantes,
cultivo y sería biol
reducible a residu
co no se disponía
cidas hechos a bas
cen prometer que
Antes de 1940 el
todos derivados v
en los jardines ca
con rapidez. La
agricultura se bas
de arsénico, cobre,
mezclas de cal y a
ginosos.

ricos en azufre y
gía eólica, geotér-
de electricidad re-
tendencia general
ero la tecnología
s de exposición a
y presenta graves
ación de los resi-
de su uso para
entarían los ries-
e alta energía. Al-
pueden presionar
ir que las centra-
elvan a planificar
s residuos peligro-
a productos fina-
sfuerzo individual
umo innecesario y

ateriales en partí-
la atmósfera. Se
el anhídrido carbó-
combustibles fó-
sques para el año
de combustibles
ga un efecto en la
una variación en
mosférica y refle-
le la variación, sin
Una gran parte de
ada al espacio por
ra y eleva su tem-
a longitud de onda
— pero la que se
está formada por
Esta última tiende
por el anhídrido
ue absorben el in-
en parte hacia la
to de invernadero:
parente a las longi-
e y vuelve a radiar
aire interior se ca-
Los subproductos
ósiles podrían con-
, mientras que los
osfera podrían au-
ue se interceptaría
cia atmosférica es
aumentada por la de la superficie terrestre, la cual crece con la extensión de los desiertos y la deforestación. Existe otro factor que podría afectar al clima: la acumulación atmosférica del calor residual procedente de la energía empleada por el hombre. Ya se dan anomalías climáticas en las «islas térmicas» que rodean las grandes ciudades. Una variación térmica de sólo unos pocos grados en la temperatura atmosférica podría cambiar las corrientes de convección y afectar a las zonas climáticas y los casquetes polares. Tendría un marcado efecto sobre la biosfera. A pesar de la incertidumbre que rodea los efectos no intencionales del hombre sobre el clima, se están gastando millones de dólares en la modificación intencional del tiempo atmosférico sin esforzarse en determinar los posibles efectos adversos.

36-8 Plaguicidas

Prácticamente todas las especies de plantas silvestres en la naturaleza sirven de alimento a una o más clases de insectos y están sometidas a los ataques de enfermedades bacterianas, fúngicas y víricas. Los daños suelen ser poco notorios porque las plantas están dispersas y adaptadas a resistir tales ataques, y además una gran variedad de organismos ayudan a mantener controladas las plagas. En la agricultura se plantan juntos miles o millones de individuos de una especie de cultivo. A menudo esta especie se halla especializada a soportar un estrecho margen de condiciones y está poco protegida por otros organismos. En tales condiciones, las plagas de insectos o agentes patógenos de los vegetales pueden multiplicarse y producir grandes daños económicos, incluso la destrucción total del cultivo. El control de plagas es esencial para una buena producción. El plaguicida ideal sólo mataría a los atacantes, no dejaría residuos tóxicos en el cultivo y sería biológicamente degradable (es decir, reducible a residuos no peligrosos); hasta hace poco no se disponía de este material. Hoy los plaguicidas hechos a base de hormonas de insectos parecen prometer que este ideal puede ser alcanzado. Antes de 1940 el piretro, la rotenona y la nicotina, todos derivados vegetales, tenían un uso limitado en los jardines caseros. Todos ellos se degradan con rapidez. La protección de los cultivos en la agricultura se basaba en algunas sales inorgánicas de arsénico, cobre, plomo y cinc además de azufre, mezclas de cal y azufre y algunos fumigantes oleaginosos.

Tras la Segunda Guerra Mundial aparecieron los insecticidas hechos con hidrocarburos clorados (DDT, dieldrín, aldrín, lindán, clordán, etc.) y los herbicidas (2, 4-D, 2,4,5-T). El DDT liberó de parásitos a grandes poblaciones humanas con el fin de controlar el tifus en los países mediterráneos devastados por la guerra y redujo considerablemente la malaria en muchos países tropicales y algunas zonas de Estados Unidos al exterminar a los mosquitos. Prácticamente limpió los establos de moscas (hasta que aparecieron moscas resistentes al DDT). Pronto los hidrocarburos clorados se convirtieron en los principales plaguicidas empleados en agricultura y jardinería. Estos productos químicos sintéticos fueron fabricados en cantidades enormes y ampliamente diseminados en forma de pulverizaciones o fumigaciones realizadas, a veces con exceso, desde el aire.

Por desgracia estos insecticidas originaron la destrucción de insectos beneficiosos y de otros animales no observados en la zona o considerados poco interesantes. Los olmos de los estados del norte y centro y del este de Estados Unidos fueron empapados anualmente en enormes cantidades de DDT durante los esfuerzos por lograr el control del escarabajo portador del virus que produce la enfermedad holandesa del olmo. Las pérdidas de aves canoras se hicieron evidentes al consumir las insectívoras el veneno en dosis suficientes. Las lombrices de tierra ingerían hojas recubiertas del DDT fumigado y concentraban el veneno en sus cuerpos. Cuando los petirrojos comían lombrices se les producían síntomas característicos de la intoxicación por DDT y morían. Los anfibios y pequeños peces morían también en ríos y estanques intoxicados por este producto.

Las pruebas de que disponemos hasta la fecha indican que los hidrocarburos clorados se degradan con gran lentitud. De los millones de kilos fumigados o espolvoreados en tierra, una gran parte ha sido arrastrada a los lagos, ríos y océanos. Durante su estancia en el aire, en el curso de la fumigación, estos plaguicidas son adsorbidos sobre partículas de polvo en suspensión en el aire y son arrastrados por los vientos hasta depositarse o caer con la lluvia a muchos kilómetros de su lugar de origen. Se ha encontrado DDT lanzado sobre campos de algodón de Texas en polvo procedente de este estado incluso hasta en los suelos de Ohio. Actualmente hay DDT en todos los mares, literalmente de un polo a otro. Los experimentos han demostrado que el fitoplancton marino (algas, diatomeas, etc.) es afectado de modo adverso por concentraciones de sólo unas pocas partes por mil millones. A causa de su carácter persistente, este veneno se acumula en los niveles superiores de la cadena de alimentación, o sea en los animales carnívoros.

Las pruebas acumuladas desde 1967 muestran que un número creciente de especies de aves sufren dificultades en la reproducción porque la cáscara de los huevos se adelgaza y se rompe, muriendo los polluelos. Se han producido graves disminuciones en las poblaciones del halcón peregrino, el águila calva y el pelícano pardo, todos ellos amenazados de posible extinción. El adelgazamiento y fragilidad de la cáscara están asociados a elevados residuos de DDE (derivado del DDT) y otros compuestos clorados en los huevos y adultos. Se han producido experimentalmente huevos de cáscara delgada en gavilanes y ánades dándoles cantidades subletales de DDT o DDE. Se han encontrado huevos de cáscara delgada en los nidos de por lo menos otras 12 especies de rapaces y aves piscívoras que ocupan niveles elevados en las cadenas de alimentación, entre ellas el pandión, el ibis de cara blanca y varias especies de garzas y garcetas. A menos que se tomen pronto medidas para impedir la contaminación ambiental por los plaguicidas responsables, serán de esperar cada vez más fallos reproductivos en estos grupos de aves depredadoras. El hombre, al ocupar una posición alta en la cadena de alimentación, acumula DDT, pero los efectos de éste sobre él resultan poco claros. En un muestreo de población realizado en 1964, se halló que la concentración de DDT y los productos de descomposición tóxicos en la grasa del cuerpo era de 26 partes por millón (ppm) en la India, 19 ppm en Israel y 7,6 ppm en los Estados Unidos.

36-9 Envenenamiento por metales pesados

Los metales pesados, mercurio y plomo, son contaminantes ambientales cada vez más abundantes y están sufriendo procesos de concentración en las cadenas alimentarias. Las centrales químicas e industrias que producen cloro, papel, aparatos eléctricos, baterías, etc., vierten mercurio en lagos y ríos. Se creía que este se depositaba sin peligro en los limos del fondo, donde permanecía inerte. Estudios recientes demuestran que, en realidad, hay bacterias anaerobias del limo que lo convierten en una forma volátil, el dimetilmercurio, que pasa al agua y a las cadenas alimentarias o bien es directamente absorbido a través de las agallas de los peces. Se ha prohibido el transporte interestatal de algunos embarques de pescado a causa de las elevadas concentraciones de mercurio en los peces destinados al consumo humano. El mercurio ha sido responsabilizado de mortandades de peces y de águilas calvas. En el hombre, el mercurio inorgánico causa espasmos musculares, depresión y lesiones renales; el metilmercurio perjudica el cerebro.

Las fuentes de contaminación por plomo incluyen la combustión de gasolinas antidetonantes, las centrales de fusión, plaguicidas, soldaduras de latas y meteorización de pinturas a base de plomo. En las últimas décadas el automóvil ha sido uno de los principales contribuyentes. El plomo contamina el aire, el agua y los alimentos. La exposición a través del tubo digestivo y los pulmones es crónica, y más severa en las zonas urbanas. El plomo es un veneno acumulativo y puede causar debilidad, lesiones tisulares y muerte. La nieve recogida a niveles cada vez más profundos en el casquete de hielo de Groenlandia indica un aumento exponencial de plomo atmosférico desde mediados del siglo XVIII: un reflejo de su utilización industrial creciente y de su desprendimiento de los tubos de escape de los automóviles.

36-10 Agotamiento de recursos

Las poblaciones aborígenes dispersas rara vez afectaban a su medio ambiente o a sus recursos. Un mínimo de madera bastaba como combustible; las plantas nativas daban alimento, fibras, materiales para hacer instrumentos y cubrían otras necesidades; y unas moderadas capturas de animales locales proporcionaban carne y pieles. Todos estos suministros eran regenerables. El auge de la moderna civilización ha producido un consumo constantemente creciente de recursos no regenerables: suministros de metales y de «combustibles fósiles», carbón, gas natural y petróleo. Al ritmo actual de extracción y utilización, y dadas las actuales estructuras de mercado, se ha previsto que las reservas de cobre, plomo, cinc, estaño, plata, tungsteno y petróleos crudos estarán agotados hacia el año 2000, algunos antes. Las reservas de carbón, lignito, mineral de hierro de buena calidad y cromo durarán más. Los importantes descubrimientos recientes de petróleo en el norte de Alaska y en otros sitios y los grandes yacimientos de hierro en el oeste de Australia supondrán una ayuda considerable. Petróleo y cobre son especialmente importantes. El petróleo suministra energía para la

agricultura de las
posible la producc
necesita para man
población. El cob
ción. Si los sumini
comodidades de la
den desaparecer:
trico y otros. Se h
conservar y recicl
seguir echándose
naciones subdesar
veles materiales d
seos no cambian y
gue en su actual
ner muchos de lo
meter a tratamien
comunes. Esto no
demente la conta
agua.

La situación de
igualmente desequ
tes son madera, ca
gía atómica, geotér
mera y la última
bles fósiles se hal
leo crudo y la gas
tes dentro de una
mica depende de
Al producir energí
mes cantidades de
en circulación y de
oceánica. La vida
o exterminada po
bién problemas pa
tivos, que deben
muchos años, y pr
de cantidades noci
funcionamiento de
muchos contamina
radiactivas experi
lo largo de las ca
los problemas de c
sólo puede desemp
pecto a las necesic
mático saber en q
la agricultura para
de la energía sola
prometedora, pero
cala.

En zonas menos
linarios son sencil
combustión de la

de los peces. Se
tatal de algunos
las elevadas con-
os peces destina-
urio ha sido res-
peces y de águi-
curio inorgánico
esión y lesiones
a el cerebro.
oor plomo inclu-
ntidetonantes, las
oldaduras de la-
base de plomo.
óvil ha sido uno
El plomo conta-
ntos. La exposi-
los pulmones es
nas urbanas. El
y puede causar
rte. La nieve re-
fundos en el cas-
dica un aumento
desde mediados
utilización indus-
niento de los tu-

sas rara vez afec-
sus recursos. Un
combustible; las
fibras, materiales
n otras necesida-
le animales loca-
. Todos estos su-
ge de la moder-
onsumo constan-
regenerables: su-
ustibles fósiles»,
Al ritmo actual
das las actuales
previsto que las
, estaño, plata,
rán agotados ha-
Las reservas de
de buena calidad
rtantes descubri-
norte de Alaska
nientos de hierro
drán una ayuda
on especialmente
a energía para la

agricultura de las sociedades industrializadas y hace posible la producción de alimentos de masas que se necesita para mantener las actuales densidades de población. El cobre es importante en la electrificación. Si los suministros de metal se agotan, muchas comodidades de la vida del mundo occidental pueden desaparecer: electrodomésticos, equipo eléctrico y otros. Se hace imperativo hallar medios de conservar y reciclar los metales críticos. No deben seguir echándose al vertedero de basuras. Muchas naciones subdesarrolladas esperan alcanzar los niveles materiales de las industrializadas. Si sus deseos no cambian y el mundo industrializado prosigue en su actual rumbo, será necesario, para obtener muchos de los minerales imprescindibles, someter a tratamientos grandes cantidades de rocas comunes. Esto no puede hacerse sin aumentar grandemente la contaminación de la atmósfera y el agua.

La situación de los suministros energéticos es igualmente desequilibrada y lamentable. Las fuentes son madera, carbón, petróleo, gas natural, energía atómica, geotérmica, mareal y solar. Sólo la primera y la última son regenerables. Los combustibles fósiles se hallan en cantidad finita. El petróleo crudo y la gasolina pueden resultar insuficientes dentro de una o dos décadas. La energía atómica depende de los minerales uranio y plutonio. Al producir energía, un reactor nuclear libera enormes cantidades de calor. Éste es eliminado por agua en circulación y descargado en un río, lago o costa oceánica. La vida acuática local puede ser dañada o exterminada por el exceso de calor. Hay también problemas para eliminar los residuos radiactivos, que deben ser aislados del medio durante muchos años, y problemas para evitar la liberación de cantidades nocivas de radiación debido al mal funcionamiento de los reactores. Al igual que otros muchos contaminantes ambientales, las substancias radiactivas experimentan una bioconcentración a lo largo de las cadenas alimentarias. A causa de los problemas de contaminación, la energía atómica sólo puede desempeñar un pequeño papel con respecto a las necesidades mundiales. Resulta problemático saber en qué grado puede ser utilizada en la agricultura para sustituir al petróleo. El control de la energía solar es sólo una posibilidad más prometedora, pero todavía no realizada a gran escala.

En zonas menos industrializadas los métodos culinarios son sencillos, se basan sobre todo en la combustión de la madera (o del estiércol de vaca en el sur de Asia), y se usa poco combustible para calefacción. En todas partes el consumo de combustible refleja de algún modo la economía de la nación. Las naciones pobres en recursos ahorran el combustible al cocinar. Las grandes ciudades consumen mucho más por persona en cocinar, calentarse y producir luz. El caso más extremo es el de Estados Unidos, donde el 5 % de la población mundial gasta el 30 % del suministro energético. Ello se debe a la supercalefacción de las casas en invierno, el acondicionamiento de aire en verano, la gran iluminación dentro y fuera de las casas y la fuerte demanda de combustible para el transporte y esparcimiento. Las largas hileras de automóviles con una persona por coche que van y vuelven del trabajo pueden pasar pronto a la historia. Hace una generación, los tranvías y trenes eléctricos urbanos y suburbanos transportaban trabajadores de un lado a otro con mucho menos consumo de energía y con escasa contaminación atmosférica. Un transporte eléctrico rápido puede hacer mucho en favor de la reducción de las demandas de energía y de la limpieza del aire en aquellas zonas en que es posible usar energía hidráulica para generar electricidad.

36-11 Cambios en la flora y fauna

A medida que las poblaciones humanas aumentan y el desarrollo tecnológico trata de mantener su ritmo, desaparecen las plantas y animales salvajes y sus hábitats. Se eliminan bosques, se desecan y rellenan marismas, los ríos son bloqueados por presas y se aran y siembran grandes superficies para producir cereales y otros cultivos. Otras zonas son utilizadas para producir ganado doméstico en cantidad. Cada alteración modifica las condiciones precisas para la supervivencia de varias especies nativas. La extinción de especies de aves y mamíferos ha seguido muy de cerca la curva de crecimiento de la población humana durante los tres últimos siglos. Muchas otras especies también han desaparecido.

Los casos de extinción sólo representan aquellos daños que son evidentes. Hay además una gran reducción y fragmentación de las poblaciones específicas que perturba el funcionamiento de los ecosistemas y priva al hombre de fuentes de conocimiento y diversión. A menudo la destrucción es inconsciente y puede tener efectos de largo alcance. Un organismo aparentemente insignificante puede ser de gran importancia. Por ejemplo, durante un milenio las gentes han destruido los nidos de hormigas (especies del género *Formica*) en los bosques de Europa para obtener pupas de hormigas con que alimentar a las gallinas, aves enjauladas y peces, y hormigas adultas para obtener ácido fórmico con que tratar el reumatismo y la artritis. Se evidenció entonces una disminución en el vigor de los árboles del bosque. Su crecimiento era menos exuberante y los ataques de plagas más graves. Las hormigas actúan favorablemente en los bosques de muchas maneras. Sus nidos abren el suelo al aire y al agua. Remueven el suelo, entierran hojas y aceleran la formación de humus, al tiempo que los residuos y cadáveres de las hormigas y de los insectos que ellas capturan aportan nitrógeno. El crecimiento de los árboles es estimulado cerca de los nidos. Las hormigas transportan semillas y contribuyen a la diseminación de los árboles. Ayudan a controlar a las orugas cuando estas aumentan de número. Los bosques europeos han vivido durante miles de años del capital edáfico al que contribuyen las hormigas. Los bosques son vitales para la economía de Europa, y la hormiga es una parte importante del ecosistema forestal del que depende el hombre.

A lo largo de toda la evolución ha habido una tendencia al aumento de la diversidad orgánica y a producir ecosistemas complejos, integrados y estables. El hombre está invirtiendo esta tendencia. Continuamente ha venido desviando cantidades crecientes de energía hacia su sistema agrícola-industrial. La consecuencia ha sido una reducción en la variedad orgánica y una pérdida de estabilidad de los ecosistemas. Son menores las cantidades de energía fijadas por los ecosistemas que le resultan hoy fácilmente alcanzables, y sus productos residuales interfieren cada vez más con sus esfuerzos para obtener energía para sí mismo. El establecimiento de zonas no alteradas y reservas naturales constituye un intento de proteger los ambientes naturales por sus valores científicos, económicos y estéticos. Esta práctica está extendida en Estados Unidos, pero muchos países, muy superpoblados, no tienen zonas «salvajes» que conservar. En unas pocas regiones todavía se dan las condiciones originales; en otras, parcialmente alteradas, pueden reconstruirse todavía con la imaginación las primitivas; pero en muchos lugares, habitados desde antiguo y modificados por el hombre, no es posible hacer ninguna deducción al respecto.

¿Cuál es la importancia de los ambientes naturales y la soledad? La urbanización es un fenómeno que tiene sólo unos miles de años de antigüedad; la ciudad gigante (megalópolis) sólo tiene unas pocas décadas; pero la vida del hombre como cazador o recolector de alimentos, como miembro de una pequeña banda, se remonta a un millón de años. Su evolución le ha preparado para realizar actos que exijan gran esfuerzo y para la necesaria cooperación con el fin de matar animales peligrosos. Nuestros antepasados persiguieron a la megafauna pleistocénica durante milenios. ¿Cuáles son los efectos del hacinamiento, la impersonalidad, la falta de identidad y las limitaciones físicas que constituyen la suerte de muchas personas en las grandes ciudades? El hacinamiento produce contactos frecuentes. Se estimulan emociones pero casi siempre son reprimidas y rara vez se ven seguidas de acción. Una línea sana de acción estribaría en evitar las megalópolis y mantener bajas densidades de población para poder ofrecer ambientes naturales en el interior y los alrededores de las ciudades y la posibilidad de un rápido desplazamiento del público a los mismos.

La conservación de la naturaleza y nuestra propia autoprotección requiere que se haga algo más que establecer reservas para salvar lo que queda de los sistemas naturales. Debemos reducir en todas partes nuestra influencia sobre los ambientes naturales. El ecosistema humano debe alcanzar un estado de equilibrio, con una entrada y salida de energía equilibradas, basado en el empleo de los recursos renovables. Para que el sistema tenga una larga duración, tendrá que tener probablemente un nivel de flujo energético mucho más bajo que el actual. Para llegar a esto, la población mundial se ha de reducir y se han de alterar significativamente los modelos culturales. Deberá cambiar el punto de vista general que iguala el crecimiento con el progreso.

36-12 Límites para el crecimiento

En una tierra finita ninguna especie puede extenderse indefinidamente. En la naturaleza, a medida que aumenta el número de una especie, se incrementa la resistencia ambiental (pár. 12-14) y el crecimiento de la población se detiene finalmente; la población alcanza entonces un nivel de sustentación. Tiende a mantenerse un equilibrio entre el tamaño de la población y los recursos ambientales disponibles. El hombre está sujeto a muchos de los mismos controles, aunque nuestro éxito actual para mantener el crecimiento de la población me-

diante los avan
invención) pare
mente, a largo p
mente la acciór
Muchos de nues
ambientales (la
recen relacionar
entre los nacimi
de la expansión
fomentada por e
que esto no se l
nología ha mitig
obstáculos natur
abundancia mate
nuevos aumento
industrializadas
éxito por mante
la población. Nc

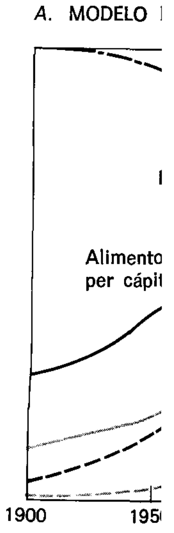


Fig. 36
en el
una pr
efecto
den pr
en las
poblaci
recurso
durante
mento
El moc
las tas
que la
recicla
mas de
en los
Dennis
The Cl
Nueva

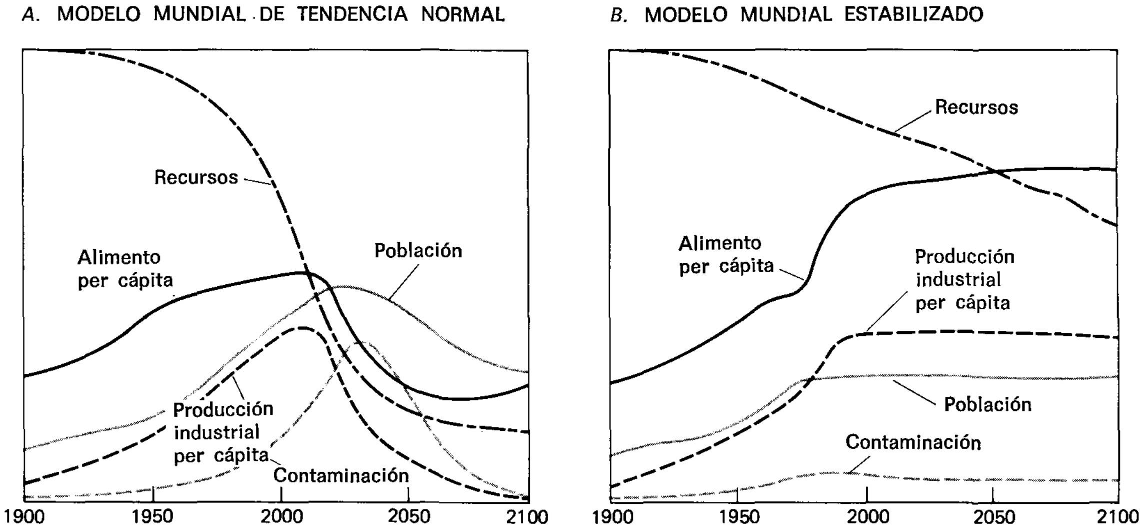
de antigüedad;
tiene unas po-
bre como caza-
no miembro de
un millón de
o para realizar
ra la necesaria
imales peligro-
ron a la mega-
os. ¿Cuáles son
personalidad, la
nes físicas que
personas en las
produce contac-
iones pero casi
se ven seguidas
ón estribaría en
bajas densidades
nbientes natura-
de las ciudades
plazamiento del

a y nuestra pro-
haga algo más
r lo que queda
nos reducir en
bre los ambien-
ano debe alcan-
a entrada y sali-
en el empleo de
el sistema tenga
er probablemen-
ho más bajo que
blación mundial
rar significativa-
berá cambiar el
a el crecimiento

to

cie puede exten-
raleza, a medida
specie, se incre-
. 12-14) y el cre-
ie finalmente; la
ivel de sustenta-
uilibrio entre el
ursos ambientales
to a muchos de
stro éxito actual
la población me-

diante los avances tecnológicos (descubrimiento e invención) parezca sugerir lo contrario. Actualmente, a largo plazo, se ha diferido sólo temporalmente la acción equilibradora de la mortalidad. Muchos de nuestros problemas socioeconómicos y ambientales (la mayor parte de ellos crónicos) parecen relacionarse con el desequilibrio existente entre los nacimientos y las defunciones. Gran parte de la expansión de la tecnología humana ha sido fomentada por el crecimiento de la población, aunque esto no se haya reconocido a menudo. La tecnología ha mitigado repetidamente la acción de los obstáculos naturales y ha creado con frecuencia una abundancia material temporal, sólo sobrepasada por nuevos aumentos de población. En las sociedades industrializadas ha sido especialmente notable el éxito por mantener una ventaja tecnológica sobre la población. No es por tanto sorprendente que el mundo occidental adopte una «ética del crecimiento» que considera como medida de bienestar económico el avance tecnológico, el aumento del número de consumidores y el crecimiento del producto nacional bruto (PNB). Sin embargo, con los niveles de población y los ritmos de crecimiento actuales, ni siquiera la más sofisticada de las tecnologías puede mantenerse indefinidamente. Los recursos terrestres son limitados. Es evidente que una ventaja tecnológica no puede mantenerse por más tiempo incluso ni en la más industrializada de las sociedades (fig. 36-2). Además, la tecnología no ha podido resolver muchos problemas humanos a largo plazo y ha añadido otros nuevos. Todas las sociedades actuales, en diversa medida, están experimentando la pobreza, la degradación del ambiente, el desempleo, la alienación de la juventud, la inflación y otros males económicos. Aunque ya


A. MODELO MUNDIAL DE TENDENCIA NORMAL

B. MODELO MUNDIAL ESTABILIZADO

Fig. 36-2 Se muestra el comportamiento de los cinco factores considerados los más importantes en el control de los límites de la expansión humana en la tierra. La «tendencia normal» *(A)* es una proyección de las tendencias generales; el modelo mundial «estabilizado» *(B)* muestra el efecto esperado de los ajustes para alcanzar un estado de equilibrio. Las curvas de *A* comprenden proyecciones de valores históricos desde 1900 a 1970 y no indican ningún cambio importante en las relaciones físicas, sociales o económicas que ha producido el sistema mundial actual. La población y la producción industrial crecen exponencialmente antes de que el descenso de los recursos detenga el crecimiento industrial. La población y la contaminación continúan aumentando durante un tiempo, pero el crecimiento de la población se detiene finalmente merced a un aumento de la tasa de mortalidad debido a la disminución del alimento y de los servicios médicos. El modelo mundial estabilizado *B* se consigue manteniendo la población constante (igualando las tasas de natalidad y de mortalidad), restringiendo el crecimiento del capital (lo que requiere que la inversión de capital sea igual a la depreciación) e instituyendo políticas tecnológicas de reciclado de los recursos, control de la contaminación, aumento de la duración de todas las formas de capital y métodos para restaurar los suelos erosionados y estériles. Se hace hincapié más en los alimentos y en los servicios que en la producción industrial. *(De Donella H. Meadows, Dennis L. Meadows, Jørgen Randers y William W. Behrens III, The Limits to Growth: A report for The Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind, 2.ª ed. A Potomac Associates book, Nueva York, Universe Books, 1974.)*

se perciben los problemas, no se perciben ni los orígenes ni las interrelaciones, y no se han ideado las soluciones efectivas.

En 1968, el Club de Roma, un grupo internacional de científicos, pedagogos, industriales, jefes de estado y autoridades se reunieron para considerar la «situación de la humanidad». El grupo acordó que los problemas humanos debían ser abordados conjuntamente más que por partes. El encuentro condujo a un estudio de los cinco factores considerados como los limitantes de la expansión humana en la tierra: crecimiento de la población, producción agrícola, recursos naturales, producción industrial y contaminación. Un equipo, utilizando modelos variables de crecimiento estimulados por computadoras y la interacción entre estos factores llegó a las siguientes conclusiones (D. H. Meadows et al., 1972, *The Limits to Growth*): «1. Si continúan invariables las tendencias actuales del crecimiento de la población, la industrialización, la contaminación, la producción de alimentos y el agotamiento de los recursos, los límites para el crecimiento en este planeta se alcanzarán durante el próximo siglo. El resultado más probable será un descenso bastante súbito e incontrolado tanto de la población como de la capacidad industrial. 2. Es posible alterar estas tendencias y establecer una condición de estabilidad ecológica y económica que se mantenga en el futuro. Podría proyectarse el estado global de equilibrio de modo que las necesidades básicas materiales de cada individuo fueran satisfechas y que cada persona tuviera la misma oportunidad para desarrollar su potencial humano. 3. Si la gente decide decantarse por esta segunda salida en vez de por la primera, cuanto más pronto comiencen a luchar por alcanzarla, tanto mayores serán las posibilidades de éxito.»

Estos hallazgos merecen una gran atención por parte de los gobiernos y de todas las personas interesadas por el bienestar presente y futuro de la humanidad. Abogan fuerte y urgentemente por una transición del crecimiento al equilibrio total, un estado de equilibrio humano en el que todos los factores mencionados se mantengan en equilibrio. Este estado no pronostica el estancamiento o el fin del progreso. Como Meadow et al. (1972) señalan. «La población y el capital son las únicas cantidades que han de estar en estado de equilibrio constante. Ningún tipo de actividad que requiera un gran flujo de recursos irremplazables o produzca una grave degradación ambiental podría continuar creciendo indefinidamente. En particular, podrían florecer todas las ocupaciones que mucha gente enumeraría entre las actividades más deseables y satisfactorias para el hombre: la educación, el arte, la música, la religión, la investigación científica básica, los deportes y las relaciones sociales.

36-13 Una ética de la conservación

El cambio hacia el equilibrio debe ir acompañado por una ética de la conservación. Ecológicamente, según Aldo Leopold, existe una limitación a la libertad de acción en la lucha del hombre por la existencia. La ética de conservación reconoce que los demás organismos, tanto si son considerados beneficiosos como si no lo son, tienen derecho a vivir y que nosotros tenemos la obligación moral de protegerlos, hasta con un cierto autosacrificio si es necesario. Esta ética debería de adoptarse, tanto si a uno le preocupa o no otras formas de vida, como un asunto de supervivencia. Dado nuestro éxito reproductivo y la capacidad para modificar el ambiente terrestre, la persecución ilimitada y continua de los intereses y necesidades inmediatas del hombre a expensas de otros organismos dará como resultado, en último lugar, la opresión de los ecosistemas naturales y la extensión de importantes desorganizaciones en la biosfera. Nuestra propia existencia estará entonces en peligro. La base de una ética de este tipo incluiría los principios siguientes:

1 La tierra es un sistema cerrado, con suministros finitos de aire, agua y alimentos, y una capacidad limitada en cuanto a los residuos.
2 El suelo en buenas condiciones es esencial para toda la vida terrestre.
3 Los principios de la ecología se aplican a la administración de la naturaleza y al hombre.
4 Los demás organismos tienen también derecho a la existencia; el hombre es una parte de la naturaleza y no el conquistador de los demás seres vivos.
5 La diversidad en los ecosistemas naturales les da estabilidad y adaptabilidad al cambio ambiental.
6 Las alteraciones importantes de los equilibrios naturales pueden perjudicar tanto al hombre como a otros organismos.
7 La baja densidad de población humana reduce la competencia, protege la diversidad orgánica, disminuye la contaminación y reduce la demanda que pesa sobre los recursos en vías de agotamiento.

8 Un nivel de v
y alimentos li
quilidad.
9 La educación
profunda de l

Börgstrom, G. 19
logical limitati
nadá Ltd. XIII
situación del
proyectos para
Boulding, K. E. 1
spaceship eart
tal quality in
Johns Hopkins
Brown, Harrison.
Nueva York, T
ilus. *Obra clás*
cursos.
Chisolm, J. J.,
vol. 224, núm.
una substancia
mediato que p
su salud.
Clark, J. R. 1969.
Sci. Am., vol.
de las aguas d
ción industrial
peces y otros
Cloud, P. E., Jr. (
Francisco, W.
ilus.
Commoner, B. 1
Alfred A. Knopf
aclara muchos
tierra y a sus
Cowles, R. B. 1
naturalist in S
California Pres
del hombre en
Dasmann, R. F. 1
ed. Nueva Yor
páginas.
Edwards, C. A. 1
Sci. Am., vol.
das en los sue
el proceso de
miento de su
Ehrlich, Paul. 196
Ballantine Book
———, y **A. H.**
Medio Ambien

8 Un nivel de vida elevado debe incluir aire, agua y alimentos limpios, ambientes agradables y tranquilidad.

9 La educación debería desarrollar una apreciación profunda de la naturaleza.

Bibliografía

Börgstrom, G. 1969. Too many: a study of Earth's biological limitations. Toronto, Collier-Macmillan, Canadá Ltd. XIII + 368 pp. 54 figs. *Un análisis de la situación del alimento disponible en el mundo y proyectos para aumentar la producción del mismo.*

Boulding, K. E. 1966. The economics of the coming spaceship earth. *En* T. Jarrett (dir.). Environmental quality in a growing economy. Baltimore, The Johns Hopkins Press.

Brown, Harrison. 1954. The challenge of man's future. Nueva York, The Viking Press, Inc. XII + 290 pp., ilus. *Obra clásica sobre las poblaciones y los recursos.*

Chisolm, J. J., Jr. 1971. Lead poisoning. *Sci. Am.*, vol. 224, núm. 2, pp. 15-23. *El hombre concentra una substancia natural en su medio ambiente inmediato que puede tener efectos deletéreos sobre su salud.*

Clark, J. R. 1969. Thermal pollution and aquatic life. *Sci. Am.*, vol. 220, núm. 3, pp. 19-27. *La utilización de las aguas de los ríos y lagos para la refrigeración industrial representa una amenaza para los peces y otros organismos.*

Cloud, P. E., Jr. (dir.). 1969. Resources and man. San Francisco, W. H. Freeman and Co. XI + 259 pp., ilus.

Commoner, B. 1971. The closing circle. Nueva York, Alfred A. Knopf, Inc. 326 pp. *La lógica de la ecología aclara muchos de los problemas que afligen a la tierra y a sus habitantes.*

Cowles, R. B. 1959. Zulu journal: field notes of a naturalist in South Africa. Berkeley, University of California Press. XIII + 267 pp., ilus. *El impacto del hombre en el ambiente sudafricano.*

Dasmann, R. F. 1972. Environmental conservation. 3.ª ed. Nueva York, John Wiley & Sons, Inc. X + 473 páginas.

Edwards, C. A. 1969. Soil pollutants and soil animals. *Sci. Am.*, vol. 220, núm. 4, pp. 88-99. *Los pesticidas en los suelos de los bosques pueden retrasar el proceso de la formación del suelo y el mantenimiento de su fertilidad.*

Ehrlich, Paul. 1968. The population bomb. Nueva York, Ballantine Books, Inc. 223 pp.

———, y **A. H. Ehrlich.** 1975. Población, Recursos, Medio Ambiente: Aspectos de Ecología humana. Barcelona. Ediciones Omega, S. A., 538 pp. *Un análisis amplio y detallado de la crisis mundial debida al exceso de población y a sus consecuencias: demanda aumentada de alimentos, recursos y ambiente; un estudio ecológico con abundante bibliografía.*

Eliassen, R. 1952. Stream pollution. *Sci. Am.*, vol. 186, núm. 3, pp. 17-21. *Los modernos métodos del tratamiento de los residuos pueden contribuir a la resolución del problema de la contaminación del agua.*

Goldwater, L. J. 1971. Mercury in the environment. *Sci. Am.*, vol. 224, núm. 5, pp. 15-21. *¿Su concentración mediante los procesos industriales y biológicos está poniendo en peligro al hombre y a los animales?*

Haggen-Smit, A. J. 1964. The control of air pollution. Sci. Am., vol. 210, núm. 1, pp. 24-31.

Hardin, G. 1968. The tragedy of the commons. *Science*, vol. 162, núm. 3859, pp. 1243-1248.

Leopold, Aldo. 1966. A Sand County almanac, with essays on conservation from Round River. Nueva York, Ballantine Books, Inc. (Libro publicado por primera vez por la University Press en 1949.) XX + 295 pp., ilus., rústica. *Una apelación elocuente a la necesidad de una ética de conservación.*

Marshall, A. J. (dir.). 1966. The great extermination. Londres, William Heinemann, Ltd. 221 pp. *Destrucción del ambiente natural en Australia.*

McDermott, W. 1961. Air pollution and public health. *Sci. Am.*, vol. 205, núm. 4, pp. 49-57.

Meadows, D. H., y otros. 1974. The limits to growth. 2.ª ed. Nueva York, Universe Books. 207 pp.

Newell, R. E. 1971. The global circulation of atmospheric pollutants. *Sci. Am.*, vol. 224, núm. 1, pp. 32-42. *Estudio de cómo los contaminantes atmosféricos pueden extenderse y de cómo podrían afectar al clima mundial.*

Population Bulletin. A publication of the Population Reference Bureau, Inc. Washington, D.C. *Analiza e interpreta la información local, nacional e internacional referente a la población humana y temas relacionados.*

Rudd, R. L. 1964. Pesticides and the living landscape. Madison, The University of Wisconsin Press. XIV + 320 pp.

Scientific American, The origin and characteristics of cities. 1965. Vol. 213, núm. 3.

———. 1970. Processes in the biosphere. Vol. 223, núm. 3. *Trata de los ciclos de la energía, el agua, el oxígeno, el carbono, el nitrógeno y los minerales, y la producción de alimento humano, energía y materiales.*

———. 1971. Energy and power. Vol. 225, núm. 3. *El papel de la energía en la vida del hombre; pasado, presente y futuro.*

———. 1974. The human population. Vol. 231, núm. 3.

———. 1976. Food and agriculture. Vol 235, núm. 3.

Publicación enteramente dedicada a la alimentación, la agricultura y la nutrición del hombre.

Sears, P. B. 1937. This is our world. Norman, University of Oklahoma Press. XI + 292 pp. *Una de las primeras obras que trata del hombre y su ambiente.*

Shepard, Paul, y **David McKinley** (dir.). 1969. The subversive science. Boston, Houghton Mifflin Co. X + 453 pp. *Ensayos hacia una ecología del hombre.*

Spengler, J. J. 1960. Population and world economic development. *Science,* vol. 131, Núm. 3412, pp. 1497-1502. *En un mundo finito, el crecimiento de población implica diversos gastos hasta que se logre detenerlo.*

Vogt, William. 1948. Road to survival. 2.ª ed. Nueva York, William Sloane Associates. XVI + 335 pp. *Una temprana advertencia; esboza el curso que debe seguirse para lograr un ajuste armónico entre el hombre y la Naturaleza.*

White, Lynn. 1967. The historical roots of our ecologic crisis. *Science,* vol. 155, Num. 3767, pp. 1203-1207.

Wilshire, H. G., y otros. 1977. Impacts and management of off-road vehicles. The Geological Society of America. Report of the committee on environment and public policy. Mayo. 8 pp.

Woodwell, G. M. 1967. Toxic substances and ecological cycles. *Sci. Am.,* vol. 216, núm. 3, pp. 24-31. *Los ciclos meteorológicos y biológicos naturales pueden distribuir y concentrar substancias tóxicas tales como pesticidas y elementos radiactivos hasta niveles peligrosos.*

———. 1978. The carbon dioxide question. *Sci. Am.,* vol. 238, núm. 1, pp. 34-43. *Las actividades humanas están aumentando el anhídrido carbónico en la atmósfera; ¿se almacenará bastante carbono en los bosques y en los océanos para evitar un importante cambio del clima?*

———, **P. P. Craig,** y **H. A. Johnson.** 1971. DDT in the biosphere — where does it go? *Science,* vol. 174, núm. 4014, pp. 1101-1107.

Ziswiler, Vinzenz. 1967. Extinct and vanishing animals. The Heidelberg Science Library, vol. 2. Nueva York, Springer-Verlag Nueva York, Inc. X + 133 pp., 74 figs. Edición inglesa revisada por F. Bunnell y P. Bunnell. *La destrucción de la vida animal por el hombre y la relación entre el crecimiento de la población humana y el declive y extinción de los animales salvajes.*

Glosar

L. = Latín; G
Las definicione
dos en el glosari
alfabético para
mencionan.

Abdomen. La p
tórax; en los
mayor parte d
la región situa
Abductor. Músc
cuerpo o una e
de, desde + *d*
Abertura nasal.
tanto interna c
tebrados.
Aboral. Opuesto
Absorción. La t
tancias (alimen
lulas o por los
Acelomado. Que
ma, cavidad, d
Acinus. Un peq
en una glándul
Aclimatarse. Ha
tivo. (L. *ad,* ha
Acto reflejo. Ac
vo aferente qu
jado como un

:ee on environ-
).
es and ecologi-
1. 3, pp. 24-31.
yicos naturales
tancias tóxicas
radiactivos has-

stion. *Sci. Am.,*
ividades huma-
carbónico en la
carbono en los
ar un importan-

971. DDT in the
ience, vol. 174,

iishing animals.
2. Nueva York,
(+ 133 pp., 74
F. Bunnell y P.
animal por el
cimiento de la
xtinción de los

Glosario

L. = Latín; Gr. = Griego; dim. = diminutivo.

Las definiciones de muchos otros vocablos no incluidos en el glosario pueden hallarse recurriendo al índice alfabético para saber las páginas del texto en que se mencionan.

Abdomen. La principal parte del cuerpo posterior al tórax; en los vertebrados, la región que contiene la mayor parte del tubo digestivo; en los mamíferos, la región situada entre el diafragma y la pelvis.

Abductor. Músculo que separa una parte del eje del cuerpo o una extremidad, o separa dos partes. (L. *ab,* de, desde + *duco,* conducir.)

Abertura nasal. La abertura de los conductos aéreos, tanto interna como externa, en la cabeza de los vertebrados.

Aboral. Opuesto a la boca. (L. *ab,* desde + *os,* boca.)

Absorción. La toma selectiva de líquidos u otras substancias (alimento digerido, oxígeno, etc.) por las células o por los tejidos. (L. *ab,* de + *sorbeo,* sorber.)

Acelomado. Que carece de celoma. (Gr. *a,* sin + *koiloma,* cavidad, de *koilos,* hueco)

Acinus. Un pequeño saco terminal, en los pulmones o en una glándula pluricelular (L. uva.)

Aclimatarse. Habituarse a un ambiente distinto del nativo. (L. *ad,* hacia + *clima,* clima.)

Acto reflejo. Acción que resulta de un impulso sensitivo aferente que llega a un centro nervioso y es reflejado como un impulso motor eferente independiente del centro nervioso superior o encéfalo. Respuesta automática a un estímulo. (L. *re* + *flecto,* curvar)

Acuático. Relativo al agua o que vive en ella. (L. *aqua,* agua.)

Adaptación. La adecuación de un carácter, función u organismo completo a un ambiente determinado; el proceso de adaptarse. (L. *ad,* hacia + *apto,* apto.)

Adiposo. Perteneciente a la grasa o al tejido donde ésta se almacena. (L. *adeps,* grasa.)

Adoral. Cerca de la boca. (L. *ad,* hacia + *oris,* boca.)

Adsorción. Adhesión de una capa extremadamente fina de moléculas gaseosas, de una substancia disuelta o bien de un líquido, en la superficie de un sólido. Compárese con *absorción.* (L. *ad.* hacia + *sorbeo,* sorber.)

Aductor. Músculo que mueve una parte hacia el eje *ad,* hacia + *duco,* conducir.)

Aferente. Que conduce a o hacia una cierta región; un vaso o nervio que transporta o impulsa la sangre hacia una posición dada. (L. *ad.,* hacia + *fero,* llevar.)

Alantoides. Membrana embrionaria evaginada del intestino posterior y que sirve para la respiración y excreción en los embriones de los reptiles y aves; en los mamíferos forma parte del cordón umbilical y se une al corion para formar la placenta. (Gr. *allas,* salchichón + *eidos,* forma.)

Albinismo. Falta de pigmento en organismos que normalmente lo tienen. (L. *albus,* blanco.)

Alelos. Las formas alternativas de un gen, que tienen el mismo locus en los cromosomas homólogos; también las formas alternativas de un carácter mendeliano. (Gr. *allelon,* uno de otro.)

Aleta. Expansión del cuerpo de un animal acuático empleada para la locomoción o para gobernar el rumbo.

Alimentario. Perteneciente al alimento, a la digestión o al tubo digestivo.

Alternancia de generaciones. Véase *Metagénesis.*

Alvéolo. Pequeña cavidad o fosita; la cavidad en que se inserta un diente; pequeño saco terminal en el pulmón; unidad terminal de una glándula alveolar; gotita de una emulsión. (L. *alveolus,* una cavidad pequeña.)

Ambiente. El conjunto de condiciones que rodean a un organismo.

Ameboide. Semejante a una ameba; relativo a los movimientos celulares (pseudópodos, proyecciones) parecidos a los de una ameba. (Gr. *amoibe,* cambio.)

Aminoácido. Cualquier ácido orgánico que contenga un radical amino (NH_2) y un grupo carboxilo ($COOH$); los aminoácidos son las subunidades estructurales de las proteínas.

Amnios. La más interna de las finas membranas dobles, llenas del líquido amniótico acuoso, que envuelven al embrión en desarrollo de un reptil, ave o mamífero. Una membrana similar, sencilla, que rodea al embrión de un insecto. (Gr. *amnion,* membrana fetal.)

Amniota. Vertebrado en el que se forma un amnios durante su desarrollo embrionario: los reptiles, aves y mamíferos.

Ampolla. Pequeño ensanchamiento en forma de vejija; la porción dilatada de un conducto (por ej. los conductos semicirculares del oído). (L. *ampulla,* ampolla, botella.)

Anabolismo. Reacciones químicas constructivas o sintéticas del metabolismo, desde la digestión a la asimilación. (Gr. *ana,* por, a través + *ballo,* arrojar.)

Análogo. Que se corresponde en cuanto a la función, pero no en cuanto al origen, el desarrollo o la estructura. (Gr. *analogia,* correspondencia, relación.)

Anastomosis. Unión de dos o más arterias, venas u otros vasos. (Gr. formación de una abertura, de *anastomoö,* «boca arriba», hacer una boca, de *ana,* arriba + *stoma* boca.)

Anfibio. Capaz de vivir en tierra y en el agua, como la rana. (Gr. *amphi,* en ambos lados + *bios,* vida.)

Anficélico. Cóncavo por ambos extremos, como el cuerpo de algunas vértebras. (Gr. *amphi,* en ambos lados + *koilos,* hueco.)

Ano. La abertura posterior del tubo digestivo.

Antena. Apéndice sensorial, especialmente en los artrópodos, que no interviene en la percepción de la luz, o visión. (Gr. *ana,* sobre + *teino,* extender.)

Anterior. La parte cefálica o que se mueve hacia adelante de un animal, o hacia este extremo.

Antímero. Una de las varias partes semejantes o equivalentes de que consta un animal de simetría radial. (Gr. *anti,* contra + *meros,* parte.)

Aorta. Una gran arteria, especialmente la que sale del corazón. (Gr. *aorta,* arteria.)

Apéndice. Una parte saliente y móvil del cuerpo de un metazoo. (L. *ad,* hacia + *pendeo,* colgar.)

Apical. En el ápice o extremo superior, sobre todo en una estructura cónica. (L. *apex,* cima, ápice.)

Arborícola. Perteneciente a los árboles o que vive en ellos. (L. *arbor,* árbol.)

Arco aórtico. Una gran arteria que sale del corazón de los vertebrados; una de las arterias pares que comunican la aorta ventral y la aorta dorsal en la región de la faringe o de las branquias.

Arquénteron. La cavidad digestiva primitiva del embrión de un metazoo, formada en la gastrulación. (Gr. *archo,* regir + *enteron,* intestino.)

Arteria. Vaso tubular que lleva sangre desde el corazón.

Articulación. Lugar de unión entre dos huesos u otras estructuras duras.

Articular. Unir mediante una articulación.

Asexual. No relacionado con el sexo; sin intervención de los gametos o fusión de sus núcleos. (Gr. *a,* sin + L. *sexus,* sexo.)

Asimétrico. Sin simetría.

Asimilación. Incorporación de alimento digerido, después de la absorción, al protoplasma vivo. (L. *ad,* hacia + *similis,* semejante.)

Atrio. Una cavidad o cámara externa, como la aurícula del corazón. (L. *atrium,* patio.)

Auditivo. Perteneciente al órgano o sentido del oído. (L. *audio,* oír.)

Aurícula. La cámara receptora (atrio) del corazón; también el pabellón de la oreja en los mamíferos.

Autosoma. Cualquier cromosoma ordinario, en contraposición a un cromosoma sexual. (Gr. *autos,* uno mismo + *soma,* cuerpo.)

Autotomía. La rotura automática y voluntaria de una parte de un animal. (Gr. *autos,* uno mismo + *temno,* cortar.)

Autótrofo. Capaz de sintetizar los compuestos orgánicos directamente de substancias inorgánicas. (Gr. *autos,* uno mismo + *trepho,* alimentarse.)

Axón, axones. La prolongación de una célula nerviosa que conduce los impulsos del cuerpo celular, del cual forma parte. (Gr. *axon,* eje.)

Bioquímica. El estudio de las substancias y reacciones químicas que se producen en los organismos vivos. (Gr. *bios,* vida + química, del Gr. *chemeia,* alquimia, o de *chyma,* líquido.)

Birrámeo. Formado por dos ramas, como un apéndice de crustáceo. (L. *bis,* dos veces + *ramus,* rama.)

Blastodisco. El área germinativa de los huevos con mucho vitelo que da origen al embrión. (Gr. *blastos,* germen + *diskos,* disco.)

Blastómero. Un
la división d
ros, parte.)
Blastóporo. La
trula. (Gr. *bl*
Blástula. Fase
consiste en
de *blastos,* ge
Branquia. Órg
branchia.)
Branquial. Refe
dice torácico.
Bronquio. Una
que lleva ai
quea.)
Bucal. Pertenec
Buche. Una p
con las pared
namiento de
Bursa. Bolsa, c
Cabello. Prolo
piel de los m
algunos artró
Calcáreo. Com
cio, especialm
Caloría. Unida
gramo es la
la temperatu
15° C); la c
dad de calor
de un kilogra
Capa germinat
lares fundam
embrión pri
cuales se for
Caparazón. La
ceos.
Capilar. Peque
das por una
de las cuales
mar una red
(L. *capillus,*
Capullo. Cáps
una masa de
un animal ad
Carácter, carac
de un organis
Carácter adqui
la vida de u
causa funcio
Carácter domi
se manifiesta
alternativo (
Carácter ligado
lizado en el
Carácter limita
ta en un sex
cundario.

emejantes o equi-
le simetría radial.
te la que sale del
il del cuerpo de
o, colgar.)
or, sobre todo en
ma, ápice.)
es o que vive en
le del corazón de
as pares que co-
a dorsal en la re-
as.
primitiva del em-
la gastrulación.
o.)
re desde el cora-
os huesos u otras
ación.
; sin intervención
eos. (Gr. *a,* sin +
nto digerido, des-
ma vivo. (L. *ad,*
, como la aurícu-
sentido del oído.
del corazón; tam-
mamíferos.
linario, en contra-
r. *autos,* uno mis-
voluntaria de una
mismo + *temno,*
ompuestos orgáni-
inorgánicas. (Gr.
tarse.)
na célula nervio-
uerpo celular, del
ncias y reacciones
organismos vivos.
. *chemeia,* alqui-
omo un apéndice
ramus, rama.)
los huevos con
ión. (Gr. *blastos,*

Blastómero. Una de las primeras células formadas en la división del huevo. (Gr. *blastos,* germen + *meros,* parte.)

Blastóporo. La abertura en forma de boca de la gástrula. (Gr. *blastos,* germen + *poros,* paso.)

Blástula. Fase primitiva del embrión; generalmente consiste en una esfera hueca de células. (Gr. dim. de *blastos,* germen.)

Branquia. Órgano para la respiración acuática. (Gr. *branchia.*)

Branquial. Referente a la extremidad anterior o apéndice torácico. (L. *brachium,* brazo.)

Bronquio. Una de las dos grandes ramas de la tráquea, que lleva aire a los pulmones. (Gr. *bronchos,* tráquea.)

Bucal. Perteneciente a la boca o a las mejillas.

Buche. Una porción del tubo digestivo ensanchada, con las paredes delgadas, y que sirve para el almacenamiento de alimento.

Bursa. Bolsa, como la de una articulación.

Cabello. Prolongación filamentosa que se forma en la piel de los mamíferos y en las superficies externas de algunos artrópodos.

Calcáreo. Compuesto de o que contiene sales de calcio, especialmente $CaCO_3$. (L. *calx,* caliza.)

Caloría. Unidad de calor. Caloría pequeña o caloría-gramo es la cantidad de calor requerida para elevar la temperatura de un gramo de agua en 1° C (a 15° C); la caloría grande o kilocaloría es la cantidad de calor necesaria para elevar la temperatura de un kilogramo de agua en 1° C.

Capa germinativa. Una de las (dos o tres) capas celulares fundamentales (ecto, endo, mesodermo), en el embrión primitivo de un animal pluricelular, de las cuales se forman los tejidos y órganos del adulto.

Caparazón. La concha dura de las tortugas y crustáceos.

Capilar. Pequeño vaso tubular con las paredes formadas por una sola capa de células delgadas, a través de las cuales puede producirse difusión; suelen formar una red en conexión con las arterias y venas. (L. *capillus,* cabello.)

Capullo. Cápsula o cubierta protectora que envuelve una masa de huevos, una larva o pupa, o incluso a un animal adulto.

Carácter, característica. Rasgo distintivo o propiedad de un organismo.

Carácter adquirido. Carácter que se origina durante la vida de un individuo debido al ambiente o a una causa funcional.

Carácter dominante. Carácter de un progenitor que se manifiesta en la descendencia y encubre el otro alternativo (recesivo) del otro progenitor.

Carácter ligado al sexo. Carácter cuyo gen está localizado en el cromosoma sexual.

Carácter limitado al sexo. Carácter que sólo se presenta en un sexo; generalmente, un carácter sexual secundario.

Carácter recesivo. Carácter de un progenitor que no se manifiesta en la descendencia cuando se asocia con el carácter dominante correspondiente del otro progenitor. (L. *recessus,* acción de retirarse, retroceder.)

Carácter unidad. Carácter que se comporta más o menos como una unidad en la herencia y que puede ser heredado independientemente de otros.

Caracteres sexuales secundarios. Los caracteres que distinguen a un sexo de otro pero que no funcionan directamente en la reproducción.

Cardíaco. Perteneciente o próximo al corazón. (Gr. *kardia,* corazón.)

Cariotipo. Todas las características, comprendidas el tamaño, la forma y el número de la dotación cromosómica de una célula somática. (Gr. *karyon,* nuez, almendra, núcleo.)

Carnívoro. Que se alimenta de la carne de otros animales. (L. *caro,* carne + *voro,* comer.)

Castración. Extirpación de las gónadas o glándulas sexuales. (L. *castro,* castrar.)

Catabolismo. La descomposición de las substancias más complicadas de la célula. (Gr. *kata,* abajo + *ballo,* arrojar.)

Caudal. Perteneciente a la cola o a la parte posterior del cuerpo. (L. *cauda,* cola.)

Cavidad del cuerpo. La cavidad existente entre la pared del cuerpo y los órganos internos de un animal. Véase *Celoma.*

Cefálico. Perteneciente o próximo a la cabeza. (Gr. *kephale,* cabeza.)

Cefalotórax. Parte del cuerpo formada por la cabeza y el tórax. (Gr. *kephale,* cabeza + *thorax,* tórax.)

Celoma. La cavidad del cuerpo o espacio existente entre la pared del cuerpo y los órganos internos de muchos metazoos, tapizado por el mesodermo. (Gr. *kiolama,* cavidad, de *koilos,* hueco.)

Celomaducto. Un conducto derivado del mesodermo, que transporta los gametos o los productos de excreción (o ambos) desde el celoma al exterior. (Gr. *kiolama,* cavidad + L. *duco,* conducir.)

Célula. La unidad básica estructural y funcional dè la vida, formada por un complejo de orgánulos y limitada por una membrana unidad; generalmente de tamaño microscópico. (L. *cellula,* dim. de *cella,* pequeña habitación.)

Célula flamígera. Un tipo de célula excretora terminal vacía, existente en ciertos invertebrados, que contiene un grupo de cilios que se mueven (semejantes a una llama.)

Célula germinativa. Célula reproductora de un organismo pluricelular.

Celular. Perteneciente a la célula o formado por células.

Celulosa. El hidrato de carbono que forma la pared de las células vegetales; se halla también en el manto de los tunicados.

Centro. Véase *Cuerpo* (de una vértebra).

Cerda. Pelo grueso y duro que tienen ciertos animales. Sinónimo de seda.

Cerebelo. La parte anterior del cerebro posterior que controla la coordinación muscular. (*L. cerebellum,* dim. de *cerebrum,* cerebro.)

Cerebral. Perteneciente al encéfalo como un todo o al hemisferio dorsal anterior (cerebral); también a los ganglios cerebroides de varios invertebrados, parecidos a un encéfalo.

Cerebro. La parte dorsal anterior del prosencéfalo de los vertebrados, formada por dos hemisferios. (L. *cerebrum.*)

Cervical. Perteneciente al dorso del cuello.

Ciego. Expansión en forma de bolsa o de saco existente en el tubo digestivo, cerrada en el extremo externo.

Cilio. Apéndice microscópico en forma de pelo que se halla sobre una superficie celular libre; suelen haber muchos, a menudo dispuestos en filas y capaces de vibrar. (L. *cilium,* pestaña.)

Circulación sistemática o **sistémica.** Parte del sistema circulatorio que no está directamente relacionado con la respiración. (Gr. *systema,* organización, de *syn,* junto + *histemi,* estar en pie, situarse.)

Cirro. Apéndice pequeño, alargado y de ordinario flexible. (L. *cirrus,* penacho de pelo.)

Citoplasma. La parte de la célula externa al núcleo y situada dentro de la membrana celular. (Gr. *kytos,* objeto hueco + *plasma,* forma.)

Citosoma. El cuerpo celular que se halla en el interior de la membrana plasmática. (Gr. *kytos,* objeto hueco + *soma,* cuerpo.)

Cloaca. La porción terminal del tubo digestivo de muchos insectos; la salida común del tubo digestivo, el sistema excretor y los órganos reproductores de muchos vertebrados.

Clorofila. El pigmento verde de las plantas y de ciertos animales y algunos protistas y moneras (ciertas bacterias y algas verdeazules) que interviene en la fotosíntesis. (Gr. *chloros,* verde + *phyllon,* hoja.)

Colonia. Grupo de organismos de la misma especie que viven juntos; colonial. Opuesto a solitario. (L. *colonus,* labrador.)

Comensalismo. La asociación de dos o más individuos de distinta especie, en la cual uno de ellos sale beneficiado y los demás no experimentan ningún perjuicio. (L. *cum* junto + *mensa,* mesa.)

Comprimido. De anchura reducida, aplanado lateralmente. (L. *cum,* junto + *premo,* presionar.)

Comunidad. Grupo de organismos de una o más especies que viven juntos y están relacionados por requerimientos ambientales. (L. *communis,* común.)

Condrocráneo. El cráneo cartilaginoso de los ciclóstomos y elasmobranquios; también la parte del cráneo embrionario de los vertebrados superiores que se forma primero como cartílago. (Gr. *chondros,* cartílago + *kranion,* cráneo.)

Conducto. Tubo por el cual circula un líquido u otro producto metabólico, como la secreción que sale de una glándula; generalmente se abre en la superficie o en una cavidad grande.

Convergente. Que se aproximan uno a otro o tienden a un punto común. (L. *cum,* junto + *vergo,* inclinarse.)

Convoluto. Enrollado, retorcido. (L. *convolvo,* enrollarse, envolver.)

Copulación. Unión sexual. (L. *copulo,* unir.)

Cordados. Tipo de animales con notocordio, persistente o transitorio; comprende los vertebrados, anfioxos y tunicados. (L. *chorda,* cuerda, del Gr. *chorde,* tripa, entrañas.)

Cordón nervioso. Cordón compacto, compuesto de neuronas y generalmente con ganglios, que forma parte del sistema nervioso central.

Cordón umbilical. El cordón que contiene vasos sanguíneos, sostenido por tejido conjuntivo, que une el embrión o feto de un mamífero con la madre durante el desarrollo en el útero. (L. *umbilicus,* ombligo.)

Corion. La doble membrana externa que rodea al embrión de los reptiles, aves y mamíferos; en los mamíferos se une con el alantoides para formar la placenta; la membrana externa del huevo de los insectos. (Gr. *chorion,* membrana.)

Córnea. La capa externa y transparente del ojo. (L. *corneus,* córneo.)

Corpúsculo. Estructura pequeña o diminuta, o una célula libre o fija, como por ejemplo un corpúsculo sanguíneo o un corpúsculo óseo. (L. dim. de *corpus,* cuerpo.)

Corteza. La capa externa que cubre una estructura. (L. *cortex.*)

Craneal. Perteneciente al cráneo o encéfalo, como un nervio craneal.

Cráneo. Específicamente la caja craneana. (Gr. *kranion,* cráneo.)

Cromátida. Una de las dos mitades longitudinales e idénticas en las que se divide un cromosoma durante la división celular y que, a su vez, se desarrolla formando un cromosoma nuevo y completo. (Gr. *chroma,* color + *id,* partícula.)

Cromatina. La substancia del núcleo de las células, que se tiñe y se ve en la red nuclear y en los cromosomas en la mitosis conteniendo DNA y proteínas. (Gr. *chroma,* color.)

Cromatóforo. Célula pigmentaria que contiene gránulos o materias colorantes a las que se debe el color de muchos animales. (Gr. *chroma,* color + *phero,* llevar.)

Cromómero. Un grano de cromatina de un cromosoma. (Gr. *chroma,* color + *meros,* parte.)

Cromosomas. Cuerpos muy tingibles formados por cromatina, que se hallan en el núcleo de las células durante la mitosis y contienen los genes o determinantes de la herencia. (Gr. *chroma,* color + *soma,* cuerpo.)

Cromosomas ho
tienen relativa
de cada prog
Cromosomas se
tos en los ma
en la determin
Cromosomas X
xo en muchos
Cruzamiento co
emparentados.
Cuerpo. El cuer
que posee vari
Cutáneo. Perten
Cutícula. Cubie
bre un organi
De vida libre.
o movimiento
tario.
Dedo. Una de
midad, en los
Defecar. Descar
ano. (L. *de,* d
Dendrita. La pr
conduce impu
ficada. (Gr. *de*
Depredador. Ar
comérselos. L.
Deprimido. Apl
de, abajo + *p*
Dérmico. Perte
capa interna
ma, piel.)
Dermis. La po
de la epiderm
sodermo. La
vios, además
Desarrollo deter
nario en el q
segmentación
ros individual
adulto, de m
individuales,
de la larva c
tostomas.
Desarrollo inde
que el destin
terminar hast
que si los bl
da uno daría
característico
Desasimilación.
plasma, gene
miento de e
rente.)
Deuterostoma.
lutivas del r
mentación r
lejos del bla
(Gr. *deutero*

eción que sale de
re en la superficie
) a otro o tienden
nto + *vergo,* incli-
.. *convolvo,* enro-
o, unir.)
notocordio, persis-
vertebrados, anfio-
la, del Gr. *chorde,*
compuesto de neu-
s, que forma parte
contiene vasos san-
njuntivo, que une
) con la madre du-
(L. *umbilicus,* om-
a que rodea al em-
eros; en los mamí-
ara formar la pla-
huevo de los insec-
arente del ojo. (L.
liminuta, o una cé-
plo un corpúsculo
(L. dim. de *corpus,*
ore una estructura.
encéfalo, como un
ıeana. (Gr. *kranion,*
es longitudinales e
cromosoma duran-
ı vez, se desarrolla
y completo. (Gr.
) de las células, que
en los cromosomas
y proteínas. (Gr.
ıe contiene gránulos
ıe debe el color de
color + *phero,* lle-
na de un cromoso-
parte.)
s formados por cro-
o de las células du-
genes o determinan-
ma, color + *soma,*

Cromosomas homólogos. Un par de cromosomas que tienen relativamente la misma estructura y valor, uno de cada progenitor. (Gr. *homologos,* concordante.)

Cromosomas sexuales. Cromosomas especiales distintos en los machos y en las hembras, que intervienen en la determinación del sexo; los cromosomas X e Y.

Cromosomas X e Y. Cromosomas asociados con el sexo en muchos animales.

Cruzamiento consanguíneo. Cruzar animales o plantas emparentados.

Cuerpo. El cuerpo de las vértebras, en forma de ovillo, que posee varios apéndices.

Cutáneo. Perteneciente a la piel. (L. *cutis,* piel.)

Cutícula. Cubierta externa y delgada, no celular, sobre un organismo. (L. dim. de *cutis,* piel.)

De vida libre. No fijo o parásito; capaz de existencia o movimiento independiente. Compárese con *Sedentario.*

Dedo. Una de las divisiones terminales de una extremidad, en los tetrápodos; dedo de la mano o del pie.

Defecar. Descargar residuos alimenticios (heces) por el ano. (L. *de,* desde + *faex,* heces.)

Dendrita. La prolongación de las células nerviosas que conduce impulsos al cuerpo celular, a menudo ramificada. (Gr. *dendron,* árbol.)

Depredador. Animal que captura otros animales para comérselos. L. *praeda,* botín.)

Deprimido. Aplanado verticalmente, desde arriba. (L. *de,* abajo + *premo,* presionar.)

Dérmico. Perteneciente a la piel, especialmente a la capa interna de la piel de los vertebrados. (Gr. *derma,* piel.)

Dermis. La porción más profunda de la piel, debajo de la epidermis, en los vertebrados, derivada del mesodermo. La dermis contiene vasos sanguíneos y nervios, además de tejido conjuntivo. (Gr. *derma,* piel.)

Desarrollo determinado. Modelo de desarrollo embrionario en el que queda establecido a principios de la segmentación (desarrollo) el destino de los blastómeros individuales para producir partes específicas del adulto, de modo que si se separan los blastómeros individuales, cada uno daría origen sólo a una parte de la larva o del adulto; característico de los protostomas.

Desarrollo indeterminado. Modelo de desarrollo en el que el destino de los blastómeros permanece sin determinar hasta bien avanzado el desarrollo, de modo que si los blastómeros individuales se separaran, cada uno daría origen a una larva o adulto completo; característico de los deuterostomas.

Desasimilación. La desintegración química del protoplasma, generalmente por oxidación, con desprendimiento de energía; catabolismo. (L. *dissimilis,* diferente.)

Deuterostoma. Una de las dos principales líneas evolutivas del reino animal caracterizada por poseer segmentación radial indeterminada, por surgir la boca lejos del blastóporo y por su formación enterocela. (Gr. *deuteros,* segundo + *stoma,* boca.)

Diafragma. Membrana divisoria, como el diafragma del oído; la partición muscular existente entre las cavidades torácica y abdominal de los mamíferos. (Gr. *día,* a través + *phragma,* valla.)

Digestión. El proceso de preparación del alimento para la absorción y la asimilación. (L. *digero,* dividir, disolver.)

Digitígrado. Que anda sobre los dedos. (L. *digitus,* dedo + *gradior,* andar.)

Dimorfismo. Que presenta dos formas distintas. (Griego *di,* dos + *morphe,* forma.)

Dioico. Con los órganos masculinos y femeninos en individuos separados; gonocorístico; opuesto a monoico. (Gr. *di,* dos + *oikos,* casa.)

Diploblástico. Derivado de dos hojas germinales embrionarias, ectodermo y endodermo. (Gr. *diplous,* doble + *blastos,* germen.)

Diploide. El número somático de cromosomas ($2n$), el doble del número existente en las células germinales maduras del organismo. (Gr. *diplous,* doble + *eidos,* forma.)

Disco germinativo. Véase *Blastodisco.*

Disolvente. Líquido capaz de disolver substancias.

Distal. Lejos del punto de inserción o lugar de referencia. (L. *disto,* estar lejos.)

Diurno. Perteneciente al día.

Divergente. Que se aparta; que se separa de un origen común. (L. *dis,* aparte + *vergo,* inclinarse.)

División reductora. La división de maduración de las células sexuales en la cual el número diploide o somático de cromosomas queda reducido al número haploide.

DNA. Abreviatura del ácido desoxirribonucleico.

DNA polimerasa. Enzima que afecta a la síntesis del DNA.

Dorsal. Hacia o perteneciente a la espalda o superficie superior. (L. *dorsum,* espalda, dorso.)

Ecdisis. Proceso de desprendimiento del exoesqueleto de los artrópodos o de la piel de algunos vertebrados.

Ecología. El estudio de las relaciones de los organismos con sus ambientes. (Gr. *oikos,* casa + *logos,* tratado.)

Ectodermo. La capa germinativa o externa de un embrión joven; contribuye de modo importante a la formación de la piel, los órganos de los sentidos y el sistema nervioso. (Gr. *ektos,* fuera + *derma,* piel.)

Ectoparásito. Parásito que vive en el exterior de su huésped. (Gr. *ektos,* fuera + parásito.)

Ectotérmico. Que obtiene del ambiente la temperatura del cuerpo; característica de todos los animales, excepto las aves y los mamíferos.

Efector. Órgano, tejido o célula que puede reaccionar ante los estímulos (por ej. músculos y glándulas que transforman los impulsos nerviosos en acción motora). (L. *efficio,* efectuar, hacer pasar.)

Eferente. Estructura que sale de algún punto de referencia, como una arteria o un nervio eferente. (L. *ex,* fuera + *fero,* sacar.)

Egestión. Descarga de alimento o residuos no absorbidos del tubo digestivo. (L. *e,* fuera + *gero,* llevar.)

Eje. Una línea de referencia o alrededor de la cual están dispuestas simétricamente las partes del cuerpo.

Embriogenia. El proceso de desarrollo del embrión. (Gr. *embryon* + *genesis,* generación.)

Embrión. Un animal joven en formación, en las fases de desarrollo antes de salir del huevo o de nacer. (Gr. *embryon.*)

Endocrino. Relativo a una glándula sin conducto; también a su secreción u hormona, que es transportada por la sangre o la linfa y que influye a los demás órganos del cuerpo o los regula. (Gr. *endon,* dentro + *krino,* separar.)

Endodermo. La capa o grupo de células que tapizan el intestino primitivo o gastrocele del embrión joven; se inicia en la fase de gástrula. (Gr. *endon* dentro + *derma,* piel.)

Endoesqueleto. Armazón de sostén, interno. (Gr. *endon,* dentro + esqueleto.)

Endógeno. Que crece o se origina desde dentro, como opuesto a exógeno. (Gr. *endon,* dentro + *geno,* engendrar.)

Endoparásito. Parásito que vive dentro de su huésped. (Gr. *endon,* dentro + parásito, del Gr. *para,* junto a + *sitos,* comida.)

Endostilo. El surco ventral ciliado de la faringe de los tunicados, anfioxos y larvas de lamprea, empleado para la toma de alimento; homólogo de la glándula tiroides de los vertebrados. (Gr. *endon,* dentro + *stylos,* columna.)

Endotelio. Capa de células escamosas simples que tapiza la superficie interna de los vasos sanguíneos y linfáticos y el corazón de los vertebrados (Gr. *endos,* dentro + *thele,* pezón.)

Endotérmico. Que genera el calor del cuerpo desde dentro; característica de las aves y los mamíferos.

Enterocelo. Tipo de celoma que se origina como una evaginación del arquénteron.

Enteron. La cavidad digestiva, especialmente la parte tapizada por endodermo. (Gr. *enteron,* intestino.)

Enzima. Proteína compleja producida por las células vivas, que, en cantidades pequeñas, acelera transformaciones químicas específicas tales como hidrólisis, oxidación o reducción, pero que no se gasta en el proceso; fermento o catalizador. (Gr. *en,* en + *zime,* levadura.)

Epidermis. Capa de células (a veces estratificada), que cubre una superficie externa; la porción ectodérmica de la piel en la mayor parte de los animales; secreta la cutícula en los artrópodos y en algunos otros animales. (Gr. *epi,* encima + *derma,* piel.)

Epidídimo. Estructura que contiene los tubitos eferentes de los testículos de los mamíferos. (Gr. *epi,* sobre + *didymos,* testículo.)

Epífisis. El extremo u otra parte externa de un hueso, que se osifica separadamente; también el cuerpo pineal, una evaginación dorsal del diencéfalo de los vertebrados. (Gr. *epi,* sobre + *phyto,* crecer.)

Epitelio. Capa (o capas) de células que cubren una superficie o tapizan una cavidad. (Gr. *epi,* sobre + *thele,* pezón.)

Eritrocito. Glóbulo rojo; característico de los vertebrados. (Gr. *erytros,* rojo + *kytos,* vaso vacío.)

Escisión. Reproducción asexual por división en dos o más partes, generalmente equivalentes.

Esmalte. La densa cubierta blanquecina que cubre los dientes de los vertebrados; es la substancia más dura producida por el cuerpo de los animales.

Esófago. Parte del tubo digestivo existente entre la faringe y el estómago.

Especiación. La formación de una especie por procesos evolutivos. (L. *species,* clase.)

Especializado. No primitivo; adaptado en estructura y función para una manera de vida particular.

Especie. La unidad taxonómica de clasificación de los animales o plantas. (L. *species,* clase.)

Espermatóforo. Un paquete de espermatozoides expulsados por el macho y transferidos a la hembra. (Gr. *sperma,* semilla + *phero,* llevar.)

Espermatozoides. Las células sexuales masculinas maduras y funcionales o gametos masculinos. (Gr. *sperma,* semilla + *zoön,* animal.)

Espiráculo. En los insectos, abertura externa del sistema traqueal o respiratorio; en los peces cartilaginosos, la primera hendidura branquial modificada a través de la cual penetra el agua en la faringe; en los renacuajos, la abertura por la que sale el agua de la faringe. (L. *spiraculum,* agujero por donde se respira, respiratorio, de *spiro,* soplar.)

Espora. Célula con una cubierta resistente capaz de desarrollarse independientemente en un nuevo individuo. (Gr. *spora,* semilla.)

Esporogonia. La división de un zigoto u oocisto en esporas. (Gr. *spora,* semilla + *gonos,* generación.)

Esqueleto. El armazón duro del cuerpo de un animal que sirve para sostenerlo y para proteger las partes blandas; puede ser externo o interno, continuo o articulado. (Gr. *skeletos,* secado, descarnado.)

Esqueleto axial. La parte del esqueleto de un vertebrado existente en el eje del cuerpo: el cráneo, las vértebras, las costillas y el esternón.

Esqueleto visceral. El armazón que sostiene las mandíbulas, los arcos branquiales y sus derivados en los vertebrados.

Esquizocelo. Tipo de celoma que se origina como una hendidura en el mesodermo embrionario. (Gr. *schizo,* partir + *koilos,* hueco.)

Esquizogonia. Escisión asexual múltiple en los protozoos. (Gr. *schizo,* partir + *gonos,* semilla.)

Estatocisto. Órgano del equilibrio en algunos invertebrados. (Gr. *statos,* derecho + *kystis,* vesícula.)

Estatolito. Gránulo calcáreo u otra partícula de un estatocisto.

Estímulo. Cambio en el ambiente externo o interno capaz de producir alguna actividad, en un organismo o en sus partes.

Estivar. Pasar el
torpecimiento. (
Estomodeo. La p
por ectodermo.
Estratificado. Una
(L. *stratum,* cub
Estrato. Una capa
o manto de roc
Eucariota. Organi
está limitado p
separa del resto
ryote nucleado,
Evaginación. Sali
fuera de + *vagi*
Evolución. Proces
quirido su cond
mente; las form
sencillas y, por
descendencia c
rollar, desplegar.
Excreción. Elimin
por el organism
das. (L. *exerno,*
Exoesqueleto. Cu
fuera + esquelet
F_1, F_2, etc. Abre
filial, etc., que i
siguen a un cruz
Factor. Agente o
nal específica de
de gen.
Fagocito. Glóbulo
terias y otros m
+ *kytos,* vaso va
Faringe. La regió
boca y el esófa
vertebrados alg
branquial de mu
Fascia. Manto de
gano o que se
Fauna. Toda la v
un período de t
Fecundación. Uni
tozoide) para fo
de un embrión.
Fecundación cruz
viduo con un
autofecundación
Fenotipo. El aspe
en cuenta su
Compárese con
typos, impresión
Feromona. Una s
bros de la mis
comportamiento
var + *horman,*
Feto. Las últimas
lla dentro del h
mes en el homb

cubren una
epi, sobre +

de los verte-
vacío.)
ión en dos o

que cubre los
ancia más du-
ales.
te entre la fa-

por procesos

en estructura
articular.
icación de los

ozoides expul-
hembra. (Gr.

nasculinas ma-
nos. (Gr. *sper-*

terna del siste-
ces cartilagino-
odificada a tra-
faringe; en los
ale el agua de
donde se res-

ente capaz de
un nuevo indi-

u oocisto en
generación.)
de un animal
eger las partes
continuo o ar-
nado.)
de un vertebra-
cráneo, las vér-

stiene las man-
erivados en los

igina como una
rio. (Gr. *schizo,*

e en los proto-
illa.)
algunos inver-
s, vesícula.)
tícula de un es-

no o interno ca-
un organismo

Estivar. Pasar el verano en estado de reposo o de entorpecimiento. (L. *aestas,* verano.)

Estomodeo. La porción de la cavidad bucal tapizada por ectodermo. (Gr. *stoma,* boca + *hodos,* camino.)

Estratificado. Una serie de capas, una encima de otra. (L. *stratum,* cubierta.)

Estrato. Una capa o manto de tejido (anatomía); capa o manto de rocas sedimentarias (geología).

Eucariota. Organismo en el que el material genético está limitado por un sistema de membrana que lo separa del resto de la célula. (Gr. *eu,* bien + *karyote* nucleado, del Gr. *karyon,* nuez, núcleo.)

Evaginación. Saliente de una estructura hueca. (L. *e,* fuera de + *vagina,* vaina.)

Evolución. Proceso por el cual los seres vivos han adquirido su condición actual, estructural y funcionalmente; las formas complicadas han derivado de las sencillas y, por consiguiente, la evolución es una descendencia con modificación. (L. *evolvo,* desenrollar, desplegar.)

Excreción. Eliminación de los desechos metabólicos por el organismo; también, las substancias eliminadas. (L. *exerno,* separar, cribar.)

Exoesqueleto. Cubierta o sostén externo. (Gr. *exo,* fuera + esqueleto.)

F_1, F_2, etc. Abreviaciones de primera filial, segunda filial, etc., que indican las sucesivas generaciones que siguen a un cruzamiento.

Factor. Agente o causa; en genética, una causa germinal específica de un carácter hereditario; equivalente de gen.

Fagocito. Glóbulo blanco que engloba y digiere bacterias y otros materiales extraños. (Gr. *phago,* comer + *kytos,* vaso vacío.)

Faringe. La región del tubo digestivo situada entre la boca y el esófago; a menudo muscular, y en los invertebrados algunas veces con dientes; la región branquial de muchos vertebrados acuáticos.

Fascia. Manto de tejido conjuntivo que cubre un órgano o que se inserta en un músculo. (L., banda.)

Fauna. Toda la vida animal de una región dada o de un período de tiempo.

Fecundación. Unión de dos gametos (óvulo y espermatozoide) para formar un zigoto e iniciar el desarrollo de un embrión.

Fecundación cruzada. Unión de un óvulo de un individuo con un espermatozoide de otro. Opuesta a autofecundación.

Fenotipo. El aspecto externo de un individuo, sin tener en cuenta su constitución genética o hereditaria. Compárese con *Genotipo.* (Gr. *phaino,* mostrar + *typos,* impresión, tipo.)

Feromona. Una señal química transmitida entre miembros de la misma especie y que puede influir en el comportamiento o en el desarrollo. (Gr. *pherien,* llevar + *horman,* excitar.)

Feto. Las últimas fases de un embrión mientras se halla dentro del huevo o del útero; después del tercer mes en el hombre. (L. *fetus.*)

Fibra. Parte filamentosa y delicada de un tejido; también, una célula filamentosa (fibra muscular) o una proyección celular (fibra nerviosa). (L. *fibra.*)

Fibrilla. Fibra pequeña.

Filogenia. La historia de una especie o de un grupo superior. (Gr. *phylon,* raza + *gen,* raíz de *gignomai,* nacer, llegar a ser.)

Flagelo. Polongación filamentosa larga, capaz de vibrar; en los protozoos flagelados y en las células en collar de las esponjas. (L. *flagellum.*)

Folículo. Pequeño saco celular o cubierta. (L. dim. de *follis,* saco.)

Foramen. Abertura o perforación que atraviesa un hueso, membrana o tabique. (L. *foro,* agujerear, perforar.)

Fósil. Cualquier resto de organismo enterrado en la tierra o en las rocas por causas naturales en los tiempos geológicos pasados.

Fotoperíodo. Duración de la exposición diaria a la luz de los animales y plantas; en especial, referente al efecto de la luz sobre la reproducción, el crecimiento y el desarrollo. (Gr. *phos,* luz + *periodos,* ciclo.)

Fotosíntesis. La formación de los hidratos de carbono a partir del anhídrido carbónico y el agua por la clorofila en las plantas verdes o en los protozoos flagelados en presencia de la luz. (Gr. *phos,* luz + *synthesis,* colocar juntos.)

Frontal. Perteneciente a la frente; también un plano o sección paralelo al eje principal del cuerpo y que forma ángulo recto con el plano sagital.

Función. La actividad o acción de cualquier parte de un organismo. (L. *functio.*)

Gameto. Célula germinativa madura, masculina (espermatozoide) o femenina (óvulo). (Gr. *gametes,* marido, de *gamos,* casamiento.)

Gametogénesis. El proceso de formación de las células germinativas maduras o gametos; maduración. (Gr. *gametes* + *genesis,* nacimiento.)

Ganglio. Grupo o concentración de cuerpos de células nerviosas situadas normalmente fuera del sistema nervioso central en los vertebrados, pero a menudo dentro del sistema nervioso central en los invertebrados.

Gastrocele. La cavidad digestiva primitiva de un embrión de metazoo, formada por gastrulación. (Gr. *gaster,* estómago + *koilos,* hueco.)

Gastrodermis. Revestimiento de la cavidad digestiva de los cnidarios. (Gr. *gaster,* estómago + *derma,* piel.)

Gastrovascular. Que sirve para la circulación y la digestión.

Gástrula. Una de las primeras fases del desarrollo embrionario en la que el embrión tiene forma de saco y consta de dos capas germinativas (ectodermo y endodermo). (Dim. del Gr. *gaster,* estómago.)

Gastrulación. Proceso del desarrollo embrionario en el que los movimientos celulares dan como resultado la formación de una gástrula.

Gen, genes. La unidad de la herencia, transmitida de generación en generación por los gametos y que rige el desarrollo de un carácter en el nuevo individuo; el factor o determinante hereditario. (Gr. raíz *gen,* de *gignomai,* nacer.)

Genital. Referente a los órganos reproductores o al proceso de generación. (L. *gigno,* engendrar.)

Genoma. Los genes de una dotación haploide de cromosomas; también, todos los genes de un individuo o de una población. (Gr. raíz *gen,* de *gignomai,* nacer + L. *oma,* grupo.)

Genotipo. La constitución genética o hereditaria interna de un organismo sin tener en cuenta su aspecto externo. Comp. con *Fenotipo.* (Gr. *genos,* raza + *typos,* impresión, forma.)

Ginandromorfo. Individuo de una especie dioica que tiene una parte del cuerpo femenina y otra masculina. (Gr. *gyne,* mujer + *aner,* varón.)

Glándula. Órgano de secreción o excreción. (L. dim. de *glans,* bellota).

Glándula sin conducto. Glándula que elabora y secreta una hormona o «secreción interna», directamente al torrente circulatorio; glándula endocrina.

Glomérulo. Pequeño apelotonamiento redondeado de vasos; el nudo de capilares en un corpúsculo renal. (L. dim. de *glomus,* pelota.)

Glotis. La abertura de la faringe a la tráquea. (Gr. *glotta,* lengua.)

Glucógeno. Hidrato de carbono (polisacárido) almacenado en los músculos y en el hígado. (Gr. *glykys,* dulce + *geno,* producir.)

Gónada. Órgano reproductor (ovario, testículo) en el cual se producen los gametos (óvulos y espermatozoides). (Gr. *gonos,* generación, semilla.)

Gregario. Que vive habitualmente en grupos, bandadas, etcétera, de numerosos individuos. (L. *grex,* rebaño).

Hábitat. El lugar que ordinariamente habita un individuo o un grupo de organismos. (L. *habitus,* condición.)

Haploide. El número mitad, o simple, de cromosomas (n) que se halla en las células germinativas maduras. (Gr. *haplous,* único + *eidos,* forma.)

Heces. Excrementos; residuos indigeribles o no absorbidos del alimento, que son expulsados del tubo digestivo como substancias de desecho.

Hemático. Perteneciente a la sangre o al sistema vascular sanguíneo. (Gr. *aima,* sangre.)

Hemocele. Porción de una cavidad del cuerpo de tamaño reducido y que funciona como parte del sistema vascular sanguíneo. (Gr. *haima,* sangre + *koilos,* cavidad.)

Hemoglobina. La substancia colorante de los glóbulos rojos de la sangre de los vertebrados y del plasma sanguíneo de algunos invertebrados; pigmento proteínico que contiene hierro y que se combina con el oxígeno y lo transporta a los tejidos. (Gr. *haima,* sangre + L. *globus,* pelota, objeto redondo + L. *inus,* de, perteneciente a.)

Hepático. Perteneciente al hígado. (Gr. *hepar,* hígado.)

Herbívoro. Que se alimenta exclusivamente o principalmente de hierbas u otras substancias vegetales. (L. *herba,* hierba + *voro,* devorar.)

Hereditario. Que pasa por herencia de una generación a otra. (L. *hereditarius,* de *heres,* heredero.)

Herencia. La transmisión de caracteres, físicos y de otra clase, de los progenitores a sus descendientes.

Hermafrodita. Animal con órganos reproductores masculinos y femeninos. (Gr. *Hermes* + *Aphrodite.*)

Heterozigoto. Individuo producido por fusión de dos células germinativas que contienen genes distintos para un carácter dado, cada uno de los dos genes de una pareja de alelomorfos o dos de una serie de alelos múltiples. Compárese con *Homozigoto.* (Gr. *heteros,* otro + *zygon,* yugo.)

Hialino. Semitransparente o vítreo. (Gr. *hyalos,* vidrio.)

Hibernar. Véase *Invernar.*

Híbrido. Descendiente de dos progenitores que difieren por uno o más caracteres hereditarios; heterozigoto. (L. *hybrida,* mestizo.)

Hidrólisis. Alteración de un compuesto químico por la acción del agua.

Hipertrofia. Aumento anómalo del tamaño de una célula, tejido u órgano. (Gr. *hyper,* sobre + *trophe,* nutrición.)

Hipotálamo. Región del cerebro anterior que coordina actividades fisiológicas tales como el equilibrio de agua, la temperatura, la reproducción y el metabolismo.

Holoblástico. Segmentación en que se divide toda la célula huevo. (Gr. *holos,* completo + *blastos,* germen.)

Homeotermo. Que tiene una temperatura interna constante, a menudo superior a la del ambiente; característica de las aves y los mamíferos.

Homología. Semejanza fundamental; igualdad estructural de un órgano o parte, en una clase de animal, con una unidad comparable de otro, que es consecuencia de que ambas tienen el mismo origen. Compárese con *Analogía.* (Gr. *homologia,* acuerdo.)

Homólogo. Que se corresponde en cuanto a estructura y origen, pero no necesariamente en cuanto a la función o el aspecto. (Gr. *homo,* igual + *lego,* hablar.)

Homozigoto. Individuo producido por la unión de dos células germinativas que contienen genes iguales para un carácter dado. Compárese con *Heterozigoto.* (Gr. *homos,* igual + *zygon,* yugo.)

Hormona. Regulador o coordinador químico secretado por células o glándulas endocrinas y transportado por el torrente circulatorio para actuar sobre las células en otras partes del cuerpo. (Gr. *hormao,* impeler, aguijón.)

Huésped. Organismo que contiene a otro como parásito. (L. *hospes.*)

Huevo. Célula germinativa producida por una hembra funcional; un óvulo.

Ingerir. Introdu
(L. *in* + *gero,* l
Instinto. Conduc
tímulo y a men
bina actos refl
ticular.
Intercelular. Ent
Intestino. La pa
estómago y el
Intracelular. De
Intususcepción.
(L. *intus,* dent
sub, bajo + *ca*
Invaginación. Bo
como en el po
mar la gástrul
Invernar. Pasar
torpeza.
Invertebrado. Cu
Labial. Perteneci
Lámina. Una ca
lámina, planch
Larva. La prim
animal, despué
Leucocito. Glóbu
tos, objeto vac
Ligamiento. Her
blemente debi
el mismo crom
Linfa. Líquido s
que se halla e
linfáticos. (L. *l*
Linfocito. Glób
granuloso e in
linfa. (L. *lym*
Lingual. Pertene
Lofóforo. En al
a la boca, que
phero, llevar.)
Lumen. La cav
u órgano. (L. *l*
Luminiscencia.
reacción quími
Maduración. Fas
lulas sexuales
de los cromos
célula o gamet
(diploide).
Mandíbula. La
cualquiera de
Marino. Perteneo
u otras aguas s
Matriz. Substan
los tejidos con
Medusa. Un org
cuerpo gelatin
bordeado por
una proyecció
Meiosis. Cambi

sivamente o princi-
bstancias vegetales.
.)
de una generación
, heredero.)
cteres, físicos y de
sus descendientes.
reproductores mas-
es + *Aphrodite.*)
por fusión de dos
n genes distintos pa-
de los dos genes de
de una serie de ale-
mozigoto. (Gr. *hete-*

eo. (Gr. *hyalos,* vi-

ogenitores que difie-
ereditarios; heterozi-

uesto químico por la

l tamaño de una cé-
, sobre + *trophe,* nu-

nterior que coordina
mo el equilibrio de
ucción y el metabo-

ue se divide toda la
pleto + *blastos,* ger-

eratura interna cons-
del ambiente; carac-
ros.
tal; igualdad estruc-
una clase de animal,
otro, que es conse-
mismo origen. Com-
logia, acuerdo.)
n cuanto a estructura
ente en cuanto a la
mo, igual + *lego,* ha-

do por la unión de
ntienen genes iguales
ese con *Heterozigoto.*
.)
lor químico secretado
crinas y transportado
a actuar sobre las cé-
po. (Gr. *hormao,* im-

ne a otro como pará-

cida por una hembra

Ingerir. Introducir alimento en el aparato digestivo. (L. *in* + *gero,* llevar.)

Instinto. Conducta heredada, determinada por un estímulo y a menudo de naturaleza compleja, que combina actos reflejos asociados y conduce a un fin particular.

Intercelular. Entre células.

Intestino. La parte del tubo digestivo situada entre el estómago y el ano (o cloaca). (L. *intus,* dentro.)

Intracelular. Dentro de una célula o células.

Intususcepción. Que crece por adición desde dentro. (L. *intus,* dentro + *suscipio,* emprender, asumir, de *sub,* bajo + *capio,* coger.)

Invaginación. Bolsa o pliegue formados hacia dentro, como en el polo vegetativo de la blástula para formar la gástrula. (L. *in* + *vagina,* vaina.)

Invernar. Pasar el invierno en inactividad o estado de torpeza.

Invertebrado. Cualquier animal sin columna vertebral.

Labial. Perteneciente a los labios.

Lámina. Una capa fina en forma de manto (L. *lamina,* lámina, plancha.)

Larva. La primera fase, generalmente activa, de un animal, después del embrión y distinta del adulto.

Leucocito. Glóbulo blanco. (Gr. *leukos,* blanco + *kytos,* objeto vacío.)

Ligamiento. Herencia de caracteres en grupos, probablemente debido a que sus genes están situados en el mismo cromosoma.

Linfa. Líquido sanguíneo incoloro (sin glóbulos rojos) que se halla en los tejidos y en los vasos y capilares linfáticos. (L. *lympha,* agua.)

Linfocito. Glóbulo blanco con un núcleo grande, no granuloso e indiviso, presente en la sangre y en la linfa. (L. *lympha,* agua + Gr. *kytos,* objeto vacío.)

Lingual. Perteneciente a la lengua.

Lofóforo. En algunos invertebrados, pliegue próximo a la boca, que lleva tentáculos. (Gr. *lophos,* cresta + *phero,* llevar.)

Lumen. La cavidad de una glándula, conducto, vaso u órgano. (L. *lumen,* luz.)

Luminiscencia. Emisión de luz a consecuencia de una reacción química intracelular.

Maduración. Fases finales en la preparación de las células sexuales para el apareamiento, con segregación de los cromosomas homólogos, de manera que cada célula o gameto contiene la mitad del número normal (diploide).

Mandíbula. La maxila inferior de los vertebrados; cualquiera de las dos en los artrópodos.

Marino. Perteneciente o habitante en el mar, el océano u otras aguas saladas.

Matriz. Substancia intercelular como la que existe en los tejidos conjuntivos, en el cartílago, etc.

Medusa. Un organismo de vida libre (cnidarios) con cuerpo gelatinoso en forma de campana o sombrilla, bordeado por tentáculos y con la boca centrada en una proyección que hay en la superficie cóncava.

Meiosis. Cambios nucleares en la maduración de las células germinales, que da como resultado células con un número haploide de cromosomas. (Gr. dim. de disminuir, de *meion,* menos.)

Membrana. Lámina delgada y blanda de células o de una substancia secretada por células.

Membranas embrionarias. Membranas celulares formadas como parte de un embrión durante su desarrollo y necesarias para su metabolismo y protección; el amnios, el corion y el alantoides de los reptiles, aves y mamíferos; algunas también en los insectos.

Merístico. Perteneciente a los rasgos de un organismo que pueden ser contados. (Gr. *meros,* parte.)

Meroblástica. Segmentación del huevo en que sólo se divide parte del protoplasma, permaneciendo el vitelo indiviso; característica de los huevos con mucho vitelo. (Gr. *meros,* parte + *blastos,* germen.)

Mesénquima. La zona gelatinosa entre los epitelios externo e interno y que contiene células ameboides o de otra clase en los invertebrados inferiores. También aquella parte del mesodermo que, en el embrión de los vertebrados, produce los tejidos conjuntivo y circulatorio. (Gr. *mesos,* medio + *chymos,* líquido.)

Mesenterio. La lámina de tejido que mantiene los órganos suspendidos en la cavidad del cuerpo y se continúa con el peritoneo que tapiza esta cavidad. (Gr. *mesos* medio + *enteron,* intestino.)

Mesodermo. Las células o capas de células embrionarias existentes entre el ectodermo y el endodermo. (Gr. *mesos,* medio + *derma,* piel.)

Mesoglea. El relleno gelatinoso existente entre la capa externa y la interna de células en los animales con dos estratos celulares, como la medusa. (Gr. *mesos,* medio + *gloios,* gelatinoso.)

Metabolismo. El conjunto de los procesos constructivos y destructivos (anabolismo y catabolismo), especialmente químicos, que tienen lugar en los organismos vivos. (Gr. *metabole,* cambio, de *meta,* después, con + *ballo,* lanzar.)

Metagénesis. Alternancia de reproducción sexual y asexual en el ciclo biológico de ciertos animales; alternancia de generaciones. (Gr. *meta,* después + *genesis,* origen.)

Metamerismo. Repetición segmentaria de partes homólogas (metámeros).

Metámero. Cualquiera de una serie de partes homólogas del cuerpo, como en los anélidos, artrópodos o cordados; un somito. (Gr. *meta,* después + *meros,* parte.)

Metamorfosis. Cambio marcado en la forma, de una fase a otra del desarrollo, como de la larva al adulto. (Gr. *meta,* después, con + *morphe,* forma.)

Metanefridio. Órgano excretor tubular, con la abertura del extremo interno que elimina líquido del celoma y la del externo que sirve para descargar al exterior, como en la lombriz de tierra. (Gr. *meta,* después + *nephros,* riñón.)

Metazoos. Animales pluricelulares con las células dispuestas en tejidos; comprenden todos los animales desde las esponjas. (Gr. *meta,* después + *zoon,* animal.)

Micrómetro. La unidad de medida microscópica de 1/1000 milímetros; se representa por µm (letra griega mu); antes *micra.* (Gr. *mikros,* pequeño.)

Microtúbulo. Pequeño tubo; grupos de estos túbulos forman muchas «fibras» intracelulares. Los microtúbulos son los componentes básicos de los centríolos, los cuerpos basales, los cilios y los flagelos. (Gr. *mikros,* pequeño + L. *tubulus,* dim. de *tubus,* tubo.)

Miofibrilla. Pequeño filamento longitudinal contráctil que se encuentra en el interior de una fibra o célula muscular; se suelen hallar en gran número en el interior de cada célula muscular. (Gr. *mys,* músculo + L. dim. de *fibra.*)

Miómero. Segmento muscular o somito. (Gr. *mys,* músculo + *meros,* parte.)

Mitosis. División celular indirecta, caracterizada por la aparición de un huso fibroso y un número definido de cromosomas, que se dividen longitudinalmente para formar dos dotaciones iguales de cromosomas hijos; éstas se dirigen a polos opuestos del huso para formar los dos nuevos núcleos. (Gr. *mitos,* filamento.)

Molares. Los dientes permanentes posteriores de los mamíferos. (L. *molo,* moler.)

Molleja. Porción fuertemente musculada del tubo digestivo que se halla en las lombrices de tierra, insectos y aves; empleada para moler los alimentos.

Monera. Reino de organismos caracterizado por tener células procarióticas. (Gr. *monos,* solo.)

Monofilético. De un solo origen evolutivo conocido. (Gr. *monos,* único + *phyle,* tribu.)

Monohíbrido. Los descendientes de progenitores que difieren en un solo carácter. (Gr. *monos,* único + *hybrida,* mestizo.)

Monoico. Que tiene gónadas masculinas y femeninas en el mismo individuo; hermafrodita. (Gr. *monos,* único + *oikos,* casa.)

Mucoso. Que secreta mucus u otra substancia pegajosa. (L. *mucosus,* de *mucus.*)

Muda. La expulsión de una cubierta externa, tal como una cutícula, escamas, plumas o pelo.

Mutación. Modificación hereditaria brusca de un carácter; también el cambio en el gen responsable de dicho cambio. (L. *mutatus,* cambiado.)

Mutualismo. Asociación beneficiosa para ambos entre individuos de dos especies diferentes.

Nasal. Relativo a la nariz. (L. *nasus,* nariz.)

Nefridio. Órgano excretor tubular existente en los moluscos, anélidos, artrópodos y otros invertebrados. (Gr. *nephros,* riñón.)

Nefrostoma. La entrada ciliada en la cavidad celómica de un nefridio o conductillo renal. (Gr. *nephros,* riñón + *stoma,* boca.)

Neotenia. Condición que consiste en una fase de inmadurez prolongada indefinidamente, como en el ajolote. (Gr. *neos,* nuevo + *teinein,* extender.)

Nervio. Haz de fibras nerviosas fuera del sistema nervioso central; la mayoría de ellos contienen neuronas aferentes y eferentes. (L. *nervus.*)

Neural. Perteneciente al sistema nervioso. (Gr. *neuron,* nervio.)

Neurona. Célula nerviosa con prolongaciones citoplasmáticas (dendritas y axón), por la que pasan los impulsos nerviosos.

Nocturno. Activo durante la noche.

Notocordio. El eje celular elástico del embrión primitivo de todos los cordados, situado en posición ventral con respecto al cordón nervioso y en el eje anteroposterior; luego se rodea o se substituye por las vértebras en la mayor parte de los vertebrados. (Gr. *notos,* espalda + *chorde,* cuerda.)

Núcleo. Estructura diferenciada de protoplasma especializado existente dentro de la célula, refringente y con cromatina que se tiñe intensamente; rige las actividades metabólicas y contiene el material hereditario de las células de todos los organismos, excepto en las moneras. (L. *nucleus,* dim. de *nux,* nuez.)

Nucléolo. Masa oval existente dentro del núcleo en la mayor parte de células; interviene en la síntesis de los ribosomas; desaparece durante la mitosis. (L. *nucleolus,* dim. de *nucleus.*)

Nutrición autotrófica. Proceso mediante el cual un organismo fabrica su propio alimento a partir de compuestos inorgánicos, como en las plantas. (Gr. *autos,* uno mismo + *trophe,* alimento.)

Nutrición holofítica. La que implica la fotosíntesis a partir de substancias inorgánicas simples, como en las plantas verdes y algunos protozoos flagelados. (Gr. *holos,* completo + *phyton,* planta.)

Nutrición holozoica. La que requiere alimentos orgánicos complejos y que es característica de la mayoría de los animales. (Gr. *holos,* completo + *zoön,* animal.)

Ocelo. Pequeño ojo simple de muchos invertebrados. (L. *ocellus,* dim. de *oculus,* ojo.)

Ocular. Perteneciente al ojo. (L. *oculus,* ojo.)

Oftálmico. Perteneciente al ojo. (Gr. *ophtalmos,* ojo.)

Olfatorio. Perteneciente al sentido del olfato. (L. *olfacto,* oler.)

Omnívoro. Que come toda clase de alimento; que se alimenta de plantas y animales. (L. *omnis,* todo + *voro,* comer.)

Ontogenia. Desarrollo del individuo. (Gr. *on,* ser + *gen,* llegar a ser.)

Oospermo. Huevo fecundado, zigoto. (Gr. *oon,* huevo + *sperma,* semilla.)

Opérculo. La cubierta plana de las branquias de los peces óseos; también la lámina que sirve para cubrir la abertura de algunas conchas de caracol.

Óptico. Perteneciente al ojo o al sentido de la vista. (Gr. *optikos.*)

Oral. Perteneciente o próximo a la boca. (L. *os,* boca.)

Órbita. La cavidad del ojo. (L. *orbis,* círculo.)

Organismo. Una planta o animal; uno que funciona como una unidad.

ellos contienen neuro-
nervus.)
nervioso. (Gr. *neuron,*

rolongaciones citoplas-
r la que pasan los im-

che.
ico del embrión primi-
tuado en posición ven-
rvioso y en el eje ante-
se substituye por las
e los vertebrados. (Gr.
da.)
de protoplasma espe-
la célula, refringente y
nsamente; rige las acti-
e el material heredita-
os organismos, excepto
lim. de *nux,* nuez.)
dentro del núcleo en la
viene en la síntesis de
ante la mitosis. (L. *nu-*

mediante el cual un or-
mento a partir de com-
las plantas. (Gr. *autos,*
o.)
mplica la fotosíntesis a
icas simples, como en
s protozoos flagelados.
n, planta.)
equiere alimentos orgá-
cterística de la mayoría
completo + *zoön,* ani-

muchos invertebrados.
ojo.)
L. *oculus,* ojo.)
. (Gr. *ophtalmos,* ojo.)
tido del olfato. (L. *olfac-*

se de alimento; que se
ales. (L. *omnis,* todo +

lividuo. (Gr. *on,* ser +

zigoto. (Gr. *oon,* huevo

de las branquias de los
na que sirve para cubrir
as de caracol.
al sentido de la vista.

a la boca. (L. *os,* boca.)
. *orbis,* círculo.)
mal; uno que funciona

Órgano. Cualquier parte de un animal que realiza alguna función definida; un grupo de células o tejidos que actúan como una unidad con algún fin determinado. (Gr. *organon,* instrumento.)

Órgano de los sentidos. Órgano que contiene una parte sensible a una clase particular de estímulos.

Orgánulo. Parte especializada de un protozoo que realiza alguna función especial (como un órgano de un metazoo); una estructura intracelular, mitocondria, ribosoma, etc. (Gr. dim. de *organon,* instrumento.)

Ósmosis. Difusión a través de una membrana semipermeable. (Gr. *osmos,* impulso.)

Ostíolo. Abertura en un conducto; generalmente se puede cerrar por una válvula o músculo circular. (L. *ostiolus,* dim. de *os,* boca.)

Ótico. Perteneciente al oído. (Gr. *otikos.*)

Otolito. Concreción de sales calcáreas del oído interno de los vertebrados o del órgano auditivo de algunos invertebrados. (Gr. *ous,* oído + *lithos,* piedra.)

Ovario. Gónada femenina en la que se forman y nutren los óvulos. (L. *ovarius.*)

Oviducto. El tubo por el cual los huevos van del ovario al útero o al exterior. (L. *ovum,* huevo + *duco,* conducir.)

Ovíparo. Que pone huevos; que produce huevos que emergen fuera del cuerpo de la madre. (L. *ovum,* huevo + *pario,* producir.)

Oviscapto. Órgano consistente en un par de apéndices abdominales pares con modificaciones diversas, que sirven para la puesta de los huevos, algunas veces delgados para perforar la madera o afilados y con barbas como un aguijón.

Ovovivíparo. Que produce huevos que son incubados y que emergen dentro del cuerpo de la madre, como en algunos peces, reptiles e invertebrados. (L. *ovum,* huevo + *vivo,* vivo + *pario,* producir.)

Óvulo. La célula sexual de las hembras. (L. *ovulus.*)

Oxidación. La adición de oxígeno, la eliminación de hidrógeno o la separación de electrones de un compuesto o un elemento.

P. La primera generación paterna; los progenitores de un individuo de la F_1.

Palpo. Parte o apéndice saliente, a menudo sensitivo, situado en la cabeza o cerca de la boca en algunos invertebrados. (L. *palpo,* golpe.)

Papila. Cualquier estructura en forma de pezón, grande o pequeña. (L. *papilla,* pezón.)

Parásito. Organismo que vive sobre o dentro de otro, más o menos, a expensas de este último (el huésped). (Gr. *para,* al lado + *sitos,* alimento.)

Parénquima. Substancia celular blanda que llena el espacio entre los órganos. (Gr. *para,* al lado + *en,* en + *chymos,* líquido.)

Partenogénesis. Desarrollo de un nuevo individuo de un huevo no fecundado, como en los rotíferos, los pulgones, zánganos, algunos lagartos, etc. (Gr. *parthenos,* virgen + *genesis,* origen.)

Patógeno. Que causa o produce enfermedad. (Gr. *pathos,* que sufre + *genesis,* origen.)

Pectoral. Perteneciente a la región torácica superior, o pecho.

Pedogénesis. Reproducción por larvas u otras formas preadultas. (Gr. *pais,* niño + *genesis.*)

Pedomórfico. Que tiene la forma de una larva o de otro estadio preadulto. (Gr. *pais,* niño + *morphe,* forma.)

Pelágico. Perteneciente a alta mar, lejos de la costa. (Gr. *pelagos,* alta mar.)

Pélvico. Perteneciente a la cintura posterior y a los apéndices pares de los vertebrados; la región abdominal posterior de un mamífero. (L. *pelvis,* caldero, vasija de metal.)

Pene. El órgano copulador de los machos, para introducir los espermatozoides en el conducto genital de la hembra.

Pentadáctilo. Que tiene cinco dedos. (Gr. *pente,* cinco + *daktylos,* dedo.)

Pericardio. La cavidad que encierra el corazón; también reciben este nombre las membranas que tapizan la cavidad y cubren el corazón. (Gr. *peri,* alrededor + *kardia,* corazón.)

Periférico. En o hacia la superficie, apartado del centro. (Gr. *peri,* alrededor + *phero,* llevar.)

Peristalsis. Contracciones musculares rítmicas e involuntarias que se propagan a lo largo de un órgano hueco, especialmente del tubo digestivo. (Gr. *peri,* alrededor + *stalsis,* constricción.)

Peritoneo. La delgada membrana serosa (mesodérmica) que tapiza la cavidad del cuerpo y cubre los órganos internos en muchos animales. (Gr. *peri,* alrededor + *teino,* extender.)

pH (potencial de hidrógeno). Símbolo utilizado (con un número) para expresar la acidez o la alcalinidad. Es una medida de la concentración de iones de hidrógeno en una solución dada. La escala del pH de uso común va del 0 al 14, siendo neutro a pH 7, con acidez en aumento de 6 a 0, y con alcalinidad creciente de 8 a 14. Cuanto más bajo sea el pH más ácida será la solución o más iones de hidrógeno tendrá.

Pinna. Un ala o aleta; también el pabellón externo del oído en los mamíferos. (L. *pinna,* pluma.)

Placenta. El órgano mediante el cual el feto (embrión) de los mamíferos superiores se adhiere al útero de la madre y por el que pasan las substancias difusibles (oxígeno, nutrientes, deshechos) para el metabolismo del feto. Véase *Corion.* (L. pastel plano.)

Plantígrado. Que anda sobre toda la planta del pie, como el hombre o el oso. (L. *planta,* planta + *gradior,* andar.)

Plasma. La parte líquida de la sangre o de la linfa. (Gr. cosa modelada.)

Plasma germinativo. La base material de la herencia; los gametos y las células y tejidos del cual se forman, considerados como una unidad.

Pleura. La membrana que cubre el pulmón y que tapiza la cavidad interna del tórax. (Gr. costilla, lado.)

Pleurito. La placa lateral de cada lado de un somito en los artrópodos.

Plexo. Red de nervios o de vasos sanguíneos entrelazados. (L. *plexus,* pliegue.)

Población. El conjunto de individuos de una especie, raza o variedad, que habita una localidad o región particular.

Poiquilotermo. Que tiene la temperatura del cuerpo variable; característica de todos los animales excepto las aves y los mamíferos. (Gr. *poikilos,* variegado + térmico.)

Polifilético. De más de un origen evolutivo conocido. (Gr. *polys,* muchos + *phyle,* tribu.)

Polímero. Compuesto químico formado por unidades repetidas de moléculas simples (monómeros). (Gr. *polys,* muchos + *meros,* parte.)

Polimorfismo. De dos o más formas; existencia de individuos de más de una forma en una sola especie. (Gr. *polys,* muchos + *morphe,* forma.)

Pólipo. Un organismo (cnidario) típicamente con una pared del cuerpo formada por dos capas y de forma tubular, con un extremo cerrado y adherido y el otro con una boca central generalmente rodeada de tentáculos. (Gr. *polypous,* con muchos pies.)

Poliploide. Que tiene tres o más veces el número haploide de cromosomas.

Posterior. La parte posterior o situada hacia atrás (cola), lejos de la cabeza. Opuesto de anterior.

Prensil. Adaptado para coger.

Primitivo. No especializado; la primera fase o tipo.

Procariota. Organismo que carece de membrana en torno al material genético. (Gr. *pro,* rudimentariamente, primitivamente + *karyote,* nucleado, de *karion,* nuez, núcleo.)

Proctodeo. La parte terminal del tubo digestivo, próxima al ano y tapizada por ectodermo. (Gr. *proktos,* ano + *hodos,* camino.)

Prostoma. El segmento preoral en los anélidos. (Gr. *pro,* antes + *stomas,* boca.)

Protandria. Producción de espermatozoides y luego de huevos por la misma gónada. (Gr. *protos,* primero + *aner,* hombre.)

Protistas. Reino de organismos que incluye los organismos unicelulares eucarióticos. (Gr. los primeros.)

Protonefridio. Órgano excretor de los invertebrados (de una o más células), con el extremo interno cerrado y ramificado o con una célula terminal (solenocito). (G. *protos,* primero + *nephros,* riñón.)

Protoplasma. Viejo término aplicado al complejo coloidal de substancias químicas que comprende la substancia viva de una célula. (Gr. *protos,* primero + *plasma,* formación.)

Protostoma. Una de las dos principales líneas evolutivas del reino animal, caracterizada por poseer segmentación determinada, por originarse la boca del blastóporo y por la formación esquizolea. (Gr. *protos,* primero + *stoma,* boca.)

Proximal. Hacia o más próximo al lugar de inserción o referencia del centro del cuerpo. Opuesto a distal.

Pseudocele. Cavidad del cuerpo no tapizado por peritoneo y que no forma parte del sistema circulatorio vascular como en los nematodos y en algunos otros invertebrados. Compárese con *Celoma* y *Hemocele.* (Gr. *pseudes,* falso + *koilos,* hueco.)

Pseudópodo. Una expansión del protoplasma empleada en la locomoción o en la alimentación por una célula o un protozoo. (Gr. *pseudes,* falso + *podion,* pie.)

Pulmón. Órgano para la respiración aérea.

Pulmonar. Perteneciente a los pulmones.

Quelíceros. Uno de los pares de apéndices más anteriores de los arácnidos, como las arañas, los escorpiones y las cacerolas de las Molucas. (Gr. *chele,* garra + *keras,* cuerno.)

Quelípedo. El primer apéndice torácico (pinza) de un cangrejo de río y crustáceos parecidos. (Gr. *chele,* garra + L. *pes,* pie.)

Queratina. Proteína no hidrosoluble que se encuentra en los tejidos epidérmicos modificada formando estructuras sólidas tales como el cabello, cuernos, plumas y uñas. (Gr. *keras,* cuerno.)

Queta. Cerda o seda.

Quiste. Cubierta protectora y resistente que se forma alrededor de un protozoo o de otro organismo pequeño durante condiciones desfavorables o la reproducción; un saco o cápsula pequeños, normalmente con líquido. (Gr. *kystis,* vejiga.)

Quitina. El hidrato de carbono secretado en el exoesqueleto de los atrópodos y algunos otros animales. (Gr. *chiton,* túnica.)

Rama. Prolongación o ramificación de una estructura.

Receptor. Una terminación nerviosa libre u órgano de los sentidos capaz de recibir y transformar ciertos estímulos ambientales en impulsos nerviosos sensitivos; también, una substancia química especializada para recibir estímulos tales como los receptores de hormonas (proteína) de ciertas células.

Reciente. El período geológico actual u Holoceno. Compárese con *Fósil.*

Recto. La porción terminal ensanchada del tubo digestivo.

Regeneración. Substitución de las partes perdidas por mutilación u otro medio.

Renal. Perteneciente a un riñón. (L. *renes,* riñones.)

Reproducción. La conservación de una especie de generación en generación.

Respiración. Dos significados: 1) proceso por el cual las células oxidan las moléculas nutrientes para obtener energía; 2) respiración. (L. *re,* atrás + *spiro,* respirar.)

Retina. La capa celular del ojo que contiene los receptores de los impulsos luminosos. (L. *rete,* red.)

Reversión. La reaparición de los rasgos ancestrales que no se han presentado en una o más generaciones. (L. *re,* atrás + *verto,* volver.)

Rostro. Hocico saliente o prolongación semejante en la cabeza. (L. *rostrum,* pico.)

Rudimentario. Inc
tiene función. C
Rumiante. Mamí
por ejemplo una
de los rumiante
Sacro. La parte p
se articula con l
do, lo que se of
Sagital. Pertenecie
en un animal de
ralela a este pla
Salival. Pertenecie
secretan la saliv
Sangre. El líquido
de muchos anin
Saprófito. Organis
muerta. (Gr. *sa*
Sarcómero. La re
una miofibrilla.
tráctiles que se
célula muscular
Secreción. Substa
una célula o gl
ceso de su prod
ción. (L. *secretu*
Seda. Cerda o es
Sedentario. Que
sedeo, sentarse.)
Sedimentario. En
natos de calcio,
sitadas en el ag
mentadas en for
en estas rocas.
Segmentación. La
huevo en nume
Segmentación espi
zigoto en el que
se hallan sobre
debajo, creando
Segmentación radi
zigoto en el que
se hallan direct
halla debajo.
Segmento. Parte
quiera de las v
de un apéndice.
tum.)
Selección natural.
menos aptos en
Seminal. Pertenec
contienen espe
milla.)
Seno. Cavidad e
vaso sanguíneo.
Septo. Pared de
dades u órgano
Seroso. Que secr
las glándulas y

puesto a distal.
pizado por pe-
ma circulatorio
a algunos otros
a y *Hemocele.*

plasma emplea-
tación por una
falso + *podion,*

érea.
es.
dices más ante-
as, los escorpio-
Gr. *chele,* garra

o (pinza) de un
dos. (Gr. *chele,*

ue se encuentra
la formando es-
lo, cuernos, plu-

te que se forma
rganismo peque-
s o la reproduc-
normalmente con

ado en el exoes-
otros animales.

una estructura.
ibre u órgano de
nsformar ciertos
nerviosos sensiti-
ica especializada
os receptores de
las.
ial u Holoceno.

ıda del tubo di-

tes perdidas por

renes, riñones.)
na especie de ge-

oceso por el cual
rientes para obte-
re, atrás + *spiro,*

ontiene los recep-
. *rete,* red.)
os ancestrales que
nás generaciones.

ión semejante en

Rudimentario. Incompletamente desarrollado o que no tiene función. Compárese con *Vestigial.*

Rumiante. Mamífero herbívoro terrestre que rumia, por ejemplo una vaca o un ciervo. (L. *rumen,* panza de los rumiantes.)

Sacro. La parte posterior de la columna vertebral, que se articula con la cintura pélvica. (L. de *sacer,* sagrado, lo que se ofrece en sacrificio.)

Sagital. Perteneciente al plano medio anteroposterior en un animal de simetría bilateral, o una sección paralela a este plano. (L. *sagitta,* flecha.)

Salival. Perteneciente a las glándulas de la boca, que secretan la saliva.

Sangre. El líquido que circula por el sistema vascular de muchos animales.

Saprófito. Organismo que vive de substancia orgánica muerta. (Gr. *sapros,* podrido + *phyton,* planta.)

Sarcómero. La región situada entre las bandas Z de una miofibrilla. (Las miofibrillas son filamentos contráctiles que se encuentran en el interior de una célula muscular.) (Gr. *sarx,* carne + *meros,* parte.)

Secreción. Substancia útil producida en el cuerpo por una célula o glándula pluricelular; también el proceso de su producción y paso. Compárese con *Excreción.* (L. *secretus,* separado.)

Seda. Cerda o estructura rígida de aspecto de cerda.

Sedentario. Que está siempre en el mismo lugar. (L. *sedeo,* sentarse.)

Sedimentario. En geología, rocas formadas por carbonatos de calcio, arcilla, barro, arena o grava, depositadas en el agua o en depresiones en tierra, y cementadas en forma sólida. Los fósiles se encuentran en estas rocas. (L. *sedimentum.*)

Segmentación. Las primeras fases de la división del huevo en numerosas células.

Segmentación espiral. Modelo de división celular del zigoto en el que los grupos sucesivos de blastómeros se hallan sobre pliegues del grupo que se halla por debajo, creando así una conformación espiral.

Segmentación radial. Modelo de división celular del zigoto en el que los grupos sucesivos de blastómeros se hallan directamente por encima del grupo que se halla debajo.

Segmento. Parte claramente separada de otra; cualquiera de las varias divisiones en serie del cuerpo o de un apéndice. Compárese con *Somito.* (L. *segmentum.*)

Selección natural. La eliminación de los individuos menos aptos en la lucha por la existencia.

Seminal. Perteneciente a las estructuras o líquidos que contienen espermatozoides (semen). (L. *semen,* semilla.)

Seno. Cavidad en un hueso o ensanchamiento en un vaso sanguíneo. (L. *sinus,* pliegue, hueco.)

Septo. Pared de división o separación entre dos cavidades u órganos.

Seroso. Que secreta un suero acuoso e incoloro, como las glándulas y las membranas serosas.

Sésil. Fijo permanentemente, sedentario, que no se mueve libremente. (L. *sedeo,* sentarse.)

Silíceo. Que contiene sílice o anhídrido silícico (SiO_2).

Simbiosis. Interrelación entre dos organismos de distinta especie; véase *Comensalismo, Mutualismo, Parasitismo.* (Gr. *syn,* junto + *bios,* vida.)

Simetría bilateral. Simetría en que el cuerpo o un órgano puede dividirse por un plano medio en dos mitades equivalentes, derecha e izquierda, cada una de las cuales equivale a la imagen en un espejo de la otra.

Simetría birradial. Simetría en que el organismo tiene dos planos por los que puede dividirse dando imágenes equivalentes a las de un espejo.

Simetría radial. Que tiene partes semejantes dispuestas alrededor de un eje central común, como en la estrella de mar.

Sinapsis. 1) El contacto de una célula nerviosa con otra, a través del cual son transmitidos los potenciales de acción por las substancias químicas neurotransmisoras. 2) Unión temporal de los cromosomas por parejas antes de la primera división de maduración. (Gr. *syn,* junto + *hapto,* unir.)

Sincicio. Masa o capa de protoplasma que contiene varios o muchos núcleos no separados por membranas celulares. (Gr. *syn,* junto + *kytos,* célula.)

Sínfisis. Unión entre dos partes. (Gr. *syn,* junto + *phyo,* crecer.)

Sistema linfático. Sistema de delicados vasos, en los vertebrados, que conduce desde los espacios existentes entre los tejidos a las grandes venas que entran en el corazón; parte del sistema circulatorio.

Sistema porta hepático. Sistema de venas que conducen del tubo digestivo a los capilares (sinusoides) del hígado de los vertebrados.

Solitario. Que vive solo; no en colonias o grupos.

Solución. Fase homogénea de la materia (gas, líquido, sólido) que es una mezcla en la que los componentes están distribuidos por igual. (L. *solvo,* desatar, disolver.)

Soluto. Substancia que se disuelve, como la sal en el agua.

Soma. El cuerpo excepto sus células germinales.

Somático. Perteneciente al cuerpo o a las células del cuerpo, comparado con las células germinales. (Gr. *soma,* cuerpo.)

Somito. Segmento repetido o parte homóloga del cuerpo; metámero. (Gr. *soma,* cuerpo.)

Substancia intercelular. La que existe en los tejidos conjuntivos, cartílago, etc. Matriz.

Substancia tope. Solución formada para minimizar los cambios de pH que de otro modo podrían producirse al añadir otras substancias químicas.

Substrato. El compuesto o substancia sobre la que actúa un enzima para originar un producto. (L. *sub,* bajo + *stratum,* cubierta, capa.)

Suero. El plasma sanguíneo separado de un coágulo y que no contiene células ni fibrina. (L. *serum.*)

Sutura. Línea de unión entre dos huesos o entre dos partes de un exoesqueleto. (L. *sutura,* costura.)

Táctil. Perteneciente a los órganos o al sentido del tacto. (L. *tactus.*)

Tagmatización. En los animales metaméricos, el proceso por el que los grupos de segmentos se organizan diferenciándose anatómicamente de los demás segmentos y formando unidades especializadas para realizar ciertas funciones. (Gr. *tagma,* orden, rango.)

Tegumento. Cubierta externa, especialmente la piel de un vertebrado y sus derivados. (L. *tegumentum,* lo que cubre.)

Tejido. Capa o grupo de células de un órgano o parte del cuerpo que tienen esencialmente la misma estructura o función; por ej. tejido óseo, tejido nervioso, etc.

Tendón. Banda de tejido conjuntivo que sirve para la inserción de un músculo, generalmente a un hueso. (L. *tendo,* tensar.)

Tentáculo. Apéndice largo y flexible que suele estar cerca de la boca. (L. *tento* de *teneo,* asir.)

Termodinámica. La rama de la física que estudia las relaciones de la energía, en especial la conversión de una forma en otra. (Gr. *thermos,* calor + *dynamis,* fuerza, poder.)

Terrestre. Perteneciente o que vive en la superficie del suelo.

Testículos. La glándula sexual o gónada masculina, en que se forman los espermatozoides.

Tetrápodo. Vertebrado típicamente con cuatro extremidades: los anfibios, reptiles, aves y mamíferos. (Gr. *tetra,* cuatro + *pous,* pie.)

Tímpano. Membrana vibrátil del órgano del oído. (Gr. *tympanon,* tambor.)

Tórax. La parte de un animal situada inmediatamente detrás o debajo de la cabeza; en los vertebrados terrestres la parte encerrada en las costillas.

Torsión. En los moluscos gasterópodos, el proceso por el que la masa visceral gira 18° con respecto al eje cabeza-pies en dirección contraria a la de las agujas del reloj.

Tráquea. Tubo conductor de aire; el tubo que en los vertebrados terrestres va de la glotis a los pulmones; parte del sistema respiratorio de los insectos y de otros artrópodos. (Gr. *tracheia.*)

Trepador. Adaptado a trepar.

Triploblástico. Derivado de tres capas embrionarias, ectodermo, mesodermo y endodermo. (Gr. *triplous,* triple + *blastos,* germen.)

Trocófora. Larva de invertebrado que suele tener forma de pera y posee una banda ecuatorial de cilios. (Gr. *trochos,* rueda + *phero,* llevar.)

Trompa de Eustaquio. Conducto que va de la faringe al oído medio en los vertebrados terrestres.

Unguiculado. Que tiene garras, como el gato. (L. *unguis,* uña.)

Ungulado. Que tiene pezuñas, como un ciervo o un caballo. (L. *ungula,* pezuña.)

Ungulígrado. Que anda o está adaptado a andar sobre las pezuñas. (L. *ungula,* pezuña + *gradior,* andar.)

Unión sexual. Conexión temporal entre un macho y una hembra para transferir los espermatozoides al conducto reproductor de la hembra.

Uréter. El conducto que lleva la orina desde el riñón a la vejiga de la orina o a la cloaca. (Gr. *oureter.*)

Uretra. El conducto por el cual la orina es descargada de la vejiga de la orina al exterior, en los mamíferos; a ella se unen los vasos deferentes en el macho. (Gr. *ourethra.*)

Urogenital. Perteneciente a los órganos y funciones excretores y reproductores.

Útero. La parte posterior ensanchada del oviducto; el segmento del tubo reproductor de la hembra donde son retenidos los embriones de las especies vivíparas y ovovivíparas. (L. *uterus,* útero.)

Vacuola. Pequeña cavidad existente dentro de la célula, generalmente llena de algún producto líquido de la actividad protoplasmática. (L. dim. de *vacuus,* vacío.)

Vacuola alimenticia. Orgánulo digestivo intracelular.

Vagina. La porción terminal del conducto reproductor femenino, que recibe el órgano copulador masculino en el apareamiento. (L. vaina.)

Valva. La concha externa de un molusco bivalvo, braquiópodo o algunos crustáceos.

Válvula. En los animales, cualquier estructura que limita o cierra una abertura; algunos ejemplos son los delgados pliegues de las venas, los vasos linfáticos, el corazón o los músculos circulares existentes alrededor de una abertura circular.

Vascular. Perteneciente a los vasos o conductos que llevan la sangre o la linfa.

Vaso. Un pequeño conducto tubular. Una estructura tubular que transporta líquido especialmente sangre o linfa.

Vaso o **conducto deferente.** El espermaducto desde los vasos eferentes a la cloaca o conducto eyaculador. (L. *deferens,* que lleva afuera.)

Vasos eferentes. Cortos conductos que llevan espermatozoides desde los testículos al vaso deferente. (L. *efferens,* que lleva afuera.)

Vejiga. Saco de paredes delgadas que contiene un líquido o un gas.

Vellosidad. Pequeño saliente en forma de dedo; especialmente los que existen en el revestimiento interno del intestino de los vertebrados.

Vena. Vaso que lleva sangre de los capilares hacia el corazón.

Vena porta. Vena que comienza y acaba en un lecho de capilares.

Ventral. Hacia la parte inferior o vientre; lejos de la espalda. Opuesto a dorsal.

Ventrículo. La cámara del corazón que recibe la sangre procedente de la aurícula; también las cavidades del encéfalo de los vertebrados. (L. dim. de *venter,* vientre.)

Vértebra. Una de las unidades estructurales segmenta-

rias del esque
vertebrado.
Vertebrado. An
de los ciclósto
Vestigial. Peque
de a un órgan
sarrollado. Co
Vísceras. Los ó
tórax y el abd
Visual. Pertenec
Vitamina. Subst
mento esencia
para el crecimi

ado a andar sobre
gradior, andar.)
ntre un macho y
spermatozoides al
ra.
ina desde el riñón
a. (Gr. *oureter.*)
rina es descargada
en los mamíferos;
en el macho. (Gr.

ganos y funciones

la del oviducto; el
la hembra donde
especies vivíparas

dentro de la cé-
producto líquido
L. dim. de *vacuus,*

stivo intracelular.
nducto reproductor
pulador masculino

lusco bivalvo, bra-

r estructura que li-
os ejemplos son los
os vasos linfáticos,
ares existentes alre-

s o conductos que

lar. Una estructura
specialmente sangre

rmaducto desde los
nducto eyaculador.

que llevan esperma-
vaso deferente. (L.

que contiene un lí-

orma de dedo; es-
revestimiento inter-
s.
s capilares hacia el

acaba en un lecho

vientre; lejos de la

que recibe la san-
mbién las cavidades
(L. dim. de *venter,*

ructurales segmenta-

rias del esqueleto axial o columna vertebral de un vertebrado.

Vertebrado. Animal que tiene columna vertebral; desde los ciclóstomos hasta los mamíferos.

Vestigial. Pequeño o degenerado, pero que corresponde a un órgano que había estado completamente desarrollado. Compárese con *Rudimentario.*

Vísceras. Los órganos situados dentro del cráneo, el tórax y el abdomen, especialmente este último.

Visual. Perteneciente a la vista.

Vitamina. Substancia orgánica que constituye un alimento esencial necesario, en pequeñas cantidades, para el crecimiento y el funcionamiento normales del cuerpo. (L. *vita,* vida + *amina,* un radical químico.)

Vitelo. Substancias nutritivas (grasas u otras) almacenadas dentro de un huevo para la nutrición de un futuro embrión.

Vivíparo. Que pare hijos vivos que se desarrollan de huevos retenidos dentro del cuerpo de la madre y alimentados por la sangre de ésta como la mayor parte de mamíferos. (L. *vivo,* vivo+*pario,* producir.)

Yema. Parte de un animal que crece en su exterior para formar otro individuo o una parte nueva.

Zigoto. Huevo fecundado que resulta de la unión de dos gametos de distinta clase, óvulo y espermatozoide. (Gr. *zygon,* yugo.)

Indice alfabético

Los números en **negrita** indican las páginas en las que se encuentran las ilustraciones y tablas.

Los nombres de géneros y especies aparecen en *cursiva,* mientras que los de grupos superiores en latín están en VERSALITA.

Los nombres en latín de especies o grupos extinguidos se indican con una cruz (†).

Abadejos, 718
Abanico de mar, 332, **388**, 407
Abdomen, 547, **566**, **567**, 575, 581, 590, 591, 820
Abedus, 618
Abeja(s) (APIDAE), 337, 597, **609**, 633, **634**, 636
  alimento, 599
  carpinteras, **634**, 636
  castas, 597, **598**
  celdas, 601
  colmena, 601
  constructoras, 636
  cortadoras de hojas, **634**, 636
  enjambres, 601
  estructura, 598
  función, 598
  larva, 600
  lenguaje, 600
  melífera, **598**, **599**, 636
  metamorfosis, 600
  minadora, **634**
  orientación, 599
  reproducción, 600
Abejorros, **634**, 636
Abertura(s)
  auditiva, 786
  branquiales, 676
  cloacal, 727
  de la trompa de Eustaquio, **717**
  del canal de la línea lateral, **688**
  del marsupio, **743**
  excretoras, 414
  genital, 420, 477, 547, **548**, **552**, 652
  nasales, **175**, **676**, **677**, **684**, 685, **687**, **697**, **727**, 755, **757**, **761**, 786, **791**, 820, 821, 824
    externas, 727, 792
    internas, 792, 824
  nefridial, 477
  renopericárdica, **503**
  sexuales, 566
  urogenital, **676**, **677**, 696, **697**, 820, 826
Abisal, 262, **263**
Ablepharus, 777
Absorción, **73**
  del alimento, 99
Acantarios (ACANTHARIA), 371
Acanthaster planci, 648
Acanthobdella, 533, 538
Acanthocephalus, 455
†*Acanthodius,* 712
Acanthodoris, **513**, 514
Acanthometra, 371
Acantobdélidos (ACANTHOBDELLIDA), 538
Acantocéfalos (ACANTHOCEPHALA), 247, **333**, 334, 434, **453**, 454
  características, 454
  clasificación, 455
  cubierta del cuerpo, **454**
  historia natural, 455
  sistema reproductor, 455
†Acantodios (ACANTHODII), 712
Acantopterigios (ACANTHOPTERYGII), 719
Acántor, 455
Acarinos (ACARINA), **545**, **551**, **552**, 558, 560, 606
Ácaros (ACARI), **317**, **551**, 560, **608**
  acuáticos, 560
  de la sarna, 561
  de las agallas, **551**, 560
  de las gallinas, 553, 560
  de las plumas, **551**, 561
  de los bulbos, 553, 561
  de los folículos, **551**, 561
  del queso, 561
Acarus siro, 561
Accipiter
  cooperi, 810
  gentilis, 810
Acelomados (ACOELOMATA), 332, 412-433
Acelos (ACOELA), 413, 417, 427
Acentores, 816
Acerentulus, 611
  barberi, **612**
Acero, 870
Acetábulo, **729**, 730, 790, 821

Acético, ácido, **361,** 550
Acetil coenzima A, **43, 46**
Acetilcolina, 87, 159
Acetilcolinesterasa, 87, 159
Acetoacético, ácido, **225**
Acículo, **529, 530**
Ácidos grasos, **41, 43, 45, 46, 102**
Acineta, **367,** 372
Acinus, 148
Acipenser, 339, **705**
  fulvescens, 714
  oxyrhynchus, 713, **714**
  transmontanus, 713
Acipenséridos (ACIPENSERIDAE), 711, 713
Acipenseriformes (ACIPENSERIFORMES), 713, **714**
Acmaea, 335, 497, 512
Aconculínidos (ACONCHULINIDA), 370
Acontio, **401**
Acoplamiento inducido, teoría, 34
Acoquilidáceos (ACOCHILIDIACEA), **513,** 514
Acrídidos (ACRIDIDAE), 589, 614
Acris
  crepitans, 748
  gryllus, 739
Acrocéridos, 549
Acromegalia, 152
Acropora, **403,** 40
Acrosalenia, 658
Acrosoma, 188, **192**
Acrotorácicos (ACROTHORACICA), 584
Acteon, 514
Actina, 80, **85, 87**
Actiniarios (ACTINIARIA), **388,** 407
Actininia, 407
Actinomíxidos (ACTINOMYXIDA), 372
Actinophrys, 330, 371
Actinópodos (ACTINOPODA), 371
Actinopterigios (ACTINOPTERYGII), 711, 713
Actinosphaerium, **349**
Actinotroca, larva, 464
Actinozoos (ACTINOZOA), 332
Actínula, 388
Actinúlidos (ACTINULIDA), 406
Activador, 32
Acueducto del cerebro, **166**
Achatina fulica, 514
Achelia, 558
Achirus, 721
Achorutes
  armatum, 611
  nivicola, 611
Adaina, **624**
  ambrosiae, 625
Adamsia, 407
Adapedontos (ADAPEDONTA), **506,** 515
Adaptaciones, 295
Addison, enfermedad, 150
Adéfagos (ADEPHAGA), 630
Adenilato ciclasa, 142
Adenina, 37, **40**
Adenofóreos (ADENOPHOREA), 444
Adenohipófisis, 151, **153**
Adenosina
  difosfato, *véase* ADP
  monofosfato, *véase* AMP
  trifosfato, *véase* ATP
Adhesión, 17
Adocia gellindra, 377
ADP, **41, 43, 85,** 87
Adrenalina, 151, 170, 759
Aëdes, **628**
  aegypti, **608,** 628
Aega, 580
  psora, 585
Aegeria, **624,** 625
Aegéridos (AEGERIIDAE), **624,** 625
Aegina, 406
AEGITHALIDAE, 816
† *Aegyptopithecus*, 865
Aelosoma, 518, 528
Aeolidia, 514
† *Aepyornis*, 808
Aeshna, 612, **613**
Aetobatus, 693
Afasmidios (APHASMIDIA), 444
Áfidos (APHIDAE), 607, **609, 621**
Agachadiza, **795,** 812
Agalma, 406
Agalla(s), 606
  de las raíces, **440, 442**
Agama, 776
Ágama, 776
Agámidos (AGAMIDAE), 776
Agaóntidos (AGAONTIDAE), **634,** 635
Agassiz, Louis, 291, 315
Agateadores, 816
Agelena, 559
Agelénidos (AGELENIDAE), 559
Agelenopsis naevia, 559
Agkistrodon, 781
  contortrix, 781
  piscivorus, 781
Aglais, 627
Aglantha, 406
Aglaura, **405**
Agnathiella, 459
Agnatos (AGNATHA), 339, 681
Agotamiento de recursos, 882
Agregados celulares, 317
Agricultura, 870, 874
Agriolimax, 514
Agua(s), **102, 125,** 236, **243**
  ciclo, **239**
  contaminación, 878
  corrientes, 265
  dulce, 264
  en el protoplasma, 26
  estancadas, 265
  metabólica, 108
  regulación, 141
  salada, 263
  subterránea, **239**
Aguijón, 598, **599,** 719
Águila(s), 810
  calva, 811, 882
  de mar, 693
  pescadora, **797, 810**
  real, 810
Agujas, 718
Agulla, 622, 623
Ailuropoda, 848
Ailurus, 848
Aire, **125**
  atmosférico, **128**
  contaminación, 879
  continental, **239**
  marítimo, **239**
Aislamiento, **302**
  de comportamiento, **303**
  ecológico, **303**
  estacional, **303**
  fisiológico, **303**
  geográfico, **303**
† Aistópodos (AISTOPODA), 745
Akera, 514
Alacrán cebollero, 615
Alanina, **32**
Alantoides, **202,** 767
Alas, **591,** 598, 602, **603,** 606, 786, **791,** 796
  anteriores, **590,** 591, **599**
  posteriores, **590,** 591, **599**
ALAUDIDAE, 815
Alaus, 632
Albatros, 808
  viajero, 818
Albertia naidus, 450
Albumen, **195**
Albúmina, **134**
  del suero, 309
Álcali, *véase* Base
Alcaptona, **225**
Alcaptonuria, **225**
Alcas, 805, 811, 812
Alcatraces, 809
Alcaudones, 815
Alce, 852
Alces alces, 852
Álcidos (ALCIDAE), 812
Alcionáceos (ALCYONACEA), 407
Alcionarios (ALCYONARIA), 407
Alciópidos, 532
Alcyonidium, 462, 463
Alcyonium, 407
Aldosterona, 137, 152
Aldrín, 881
Alectura lathami, 811
Alelos, 211
  múltiples, 218
Aleta(s), **119, 317,** 479, 508
  anal, 685, 697
  caudal, **479, 676, 684, 685, 697**
  de los peces, origen, **685**
  dorsales, **669, 676, 684, 685, 687, 697**
  medias, **676**
  pectorales, 81, **684, 685, 687, 697, 708**
  pélvicas, 81, **684, 685, 687, 697, 708**
  preanal, 669
Aleuródidos (ALEYRODIDAE), **620,** 621
Algas, 242
Aligator, *véase* Caimán
Alimentación, 92
  abejas, 599
  ameba, 344, **345**
  animales, 241
  bivalvos, 501
  cadenas, 242, **243**
  estrella de mar, 648
  hidra, 392
  hombre, 242, 869
  insectos, 605
  lombriz de tierra, 521
  mamíferos, 833
  Paramecium, 360
  plantas, 241
  red, 242, **243**
  reptiles, 766
  serpientes, 763
Alimento, **97, 102,** 874 (*véase también* Alimentación)
  absorción, 101
  ciclo, **244**
  clases, 103
  deglución, **97**
  digestión, 95
  ingestión, **73**
  utilización, 101
Almacenamiento de alimentos, 833, 859
Almeja(s), **317,** 335, 485, **487,** 500, **505, 506**
  de agua dulce, **501, 502, 503, 504, 505**
  gigante, 491
Almidón, 30, 96, **102**
Alona, 583
Alondras, 815
Alopátrica, 301
Alopias, **684**
  vulpinus, 692
Alópidos (ALOPIIDA
Alosa, 715
Alosa sapidissima, 71
†Aloterios (ALLOTHE
Alouatta, 842
Alpaca, 852
Altitud, 266
Alucita, **624,** 625
Álula, **790,** 798
Alvéolos, 126, **127,** 3
  pulmonares, **732**
Alytes
  cisternasii, 746
  obstetricans, 746
Allantosoma, 367
Allen, ley, **303**
Alligator, **754**
  mississippiensis, 78
Allodermanyssus san
Allogromia, 370
Allolobophora caligi
Amaurobius, 549
Ámbar, 272
Ambiente
  biológico y relacio 241
  físico, 236
Ambistomátidos (A
Ambistomatoideos (750
Ambliópsidos (AMBL
Amblipigios (AMBLY
Amblípodos (AMBLI
Amblyopsis, 717
Amblyrhynchus crist
Ambulacros, 639, 651
Ambylomma, 546
Ambystoma, 340, **74**
  gracile, 743
  opacum, 750
  tigrinum, **304, 726,**
  trigum, 750
Ameba, **93, 132, 317,**
  alimentación, 344,
  bipartición, 346
  comportamiento, 3
  estructura, 343
  excreción, **132,** 345
  locomoción, 343, 3
  reproducción, 346
  respiración, 345
  sistema digestivo,
Amébidos (AMOEBI
Amebocitos, 376, **37**
Ameiva, 777
Ametábolos (AMETA
Amia, **705**
Amia, 711
  calva, **714**
Amícticas, hembras,
Amícticos, huevos, 4
Amicula, 491
Amiiformes (AMIIFO
Amilasa, 99, **102**
Aminoácidos, 31, 32,
  activación, **48**
  oxidación, 46
  secuencia, 310
Amitermes, 615
Amitosis, 65
Ammocetes, larvas,
Ammodiscus, **350**

)6, 786, **791**, 796
)
, 407
407
5, 697
)85, 687, 697
687, 697, 708
7, 697, 708
), **620**, 621
'éase también Ali-
s, 833, 859
7, 500, **505**, **506**
)3, 504, 505

Alopátrica, 301
Alopias, **684**
  vulpinus, 692
Alópidos (ALOPIIDAE), 692
Alosa, 715
Alosa sapidissima, 715
†Aloterios (ALLOTHERIA), 838
Alouatta, 842
Alpaca, 852
Altitud, 266
Alucita, **624**, 625
Álula, **790**, 798
Alvéolos, 126, **127**, 351, 823, 825
  pulmonares, **732**
Alytes
  cisternasii, 746
  obstetricans, 746
Allantosoma, 367
Allen, ley, **303**
Alligator, **754**
  mississippiensis, 782
Allodermanyssus sanguineus, 560
Allogromia, 370
Allolobophora caliginosa, 527
Amaurobius, 549
Ámbar, 272
Ambiente
  biológico y relaciones entre los animales, 241
  físico, 236
Ambistomátidos (AMBYSTOMATIDAE), 750
Ambistomatoideos (AMBYSTOMATOIDEA), 750
Ambliópsidos (AMBLYOPSIDAE), 717
Amblipigios (AMBLYPYGI), 559
Amblípodos (AMBLIPODA), 837, 850
Amblyopsis, 717
Amblyrhynchus cristatus, 760
Ambulacros, 639, 651
Ambylomma, 546
Ambystoma, 340, **740**, 750
  gracile, 743
  opacum, 750
  tigrinum, **304**, **726**, 743
  trigum, 750
Ameba, **93**, **132**, **317**, 342, **346**
  alimentación, 344, **345**
  bipartición, 346
  comportamiento, 346
  estructura, 343
  excreción, **132**, 345
  locomoción, 343, **344**
  reproducción, 346
  respiración, 345
  sistema digestivo, **93**
Amébidos (AMOEBIDA), 370
Amebocitos, 376, **378**, **379**, **381**
Ameiva, 777
Ametábolos (AMETABOLA), 606, **609**, 611
Amia, **705**
Amia, 711
  calva, **714**
Amícticas, hembras, **451**
Amícticos, huevos, 450
Amicula, 491
Amiiformes (AMIIFORMES), **714**
Amilasa, 99, **102**
Aminoácidos, 31, 32, **41**, **48**, **102**, **137**
  activación, **48**
  oxidación, 46
  secuencia, 310
Amitermes, 615
Amitosis, 65
Ammocetes, larvas, 679
Ammodiscus, **350**
†*Ammonites,* 515
Ammonites, **10**, **270**, 286
  evolución, **287**
†Ammonoideos (AMMONOIDEA), 515
Ammotreca, 559
Amnios, **201**, **202**, **203**, **596**, 767
Amniotas, 202
Amoeba, 82, 132, 330, **342**, 344, **345**, **346**, 370
  proteus, 342, **343**, 347
  verrucosa, **345**
Amoebotaenia sphenoides, 527
Amoníaco, **237**
AMP, **48**
  cíclico, 144
Ampelis, 815
Amphilina, 429
Amphioxus, 133, 202
Amphiscolops, 427
†*Amphitherium,* 839
Amphiuma, 735, 736
  means, 750
Amplexo, **740**
Ampolla, 177, **178**
  ambulacral, **647**, **652**
Anabas, 708
Anablépidos (ANABLEPIDAE), 719
Anableps, 719
Anabrus simplex, 615
Anacantinos (ANACANTHINI), 718
Anaconda de América del Sur, 719
Ánade
  rabudo, **809**
  real, **809**
Anádromos, 706
Anafase, **62**, 63, **64**, **65**, 189
Anaima, 325
Analges, **551**
Analgopsis megninia, 561
Analodesmos (ANALODESMATA), 515
Analogía, **279**, 316
Anápsidos (ANAPSIDA), 772
Anarcestes, **287**
Anas, 340
  acuta, **809**
  platyrhynchos, **809**
Anasa, **619**
  tristis, 619
Anaspidáceos (ANASPIDACEA), 584
Anaspídeos (ANASPIDEA), **513**, 514
Anaspides, 584
Anátidos (ANATIDAE), 809
Anax, 612
Ancéstrula, 462
Ancistrum, 372
Ancyloceras, **287**
Ancylostoma, 445
  duodenale, 440, **441**
Anchoveta del Perú, 715
Andrena, **634**, 636
Andrénidos (ANDRENIDAE), **634**, 636
Andrias
  davidianus, 749
  japonicus, 727, 749
  scheuchzeri, 749
Andricus, 635
Androctonus, 553
Andrógenos, 151, 152
Aneides lugubris, 751
Anélidos (ANNELIDA), **110**, **158**, **173**, 247, **270**, **271**, **324**, **329**, **335**, 471, 472, 517-538
  características, 517
  clasificación, 536-538
  cubierta del cuerpo, 517
  evolución, 518
  órganos de los sentidos, **173**
  rasgos generales, 518
  respiración, 517
  sistema circulatorio, 517
    excretor, 517
    nervioso, 518
    reproductor, 518
  tamaño, 519
  tubo digestivo, 519
  teoría, 664
Anemia, 104, **106**
  drepanocítica, 231
  perniciosa, **106**
Anémona de mar, **317**, 332, **388**, 400, **402**, **lám. 1**
  blanca, **lám. 4**
  estructura, **401**
  historia natural, 401
Anfibios (AMPHIBIA), **119**, **134**, **167**, **196**, **271**, **281**, **317**, **339**, 340, **663**, 721, 724-752
  actividad estacional, 737
  alimento, 739
  audición, 738
  características, 724
  circulación, **119**, 724
  clasificación, 745
  cubierta del cuerpo, 735
  desecación, 737
  distribución, 736
  en la investigación, 744
  encéfalo, **167**
  enemigos, 739
  esqueleto, 724, 735
  estructura, 735
  evolución, 725
  excreción, 725
  fósiles, **270**, **271**, 744
  historia natural, 736
  huevos, **196**, **740**
  larvas, 735
  locomoción, 736
  migración y retorno, 739
  músculos, 735
  relaciones con el hombre, 744
  respiración, 725
  riñón, **135**
  sistema reproductor, 725, 740
    respiratorio, 735
  tamaño, 725
  temperatura, 725
    ambiente, 238
  tiroides, 149
  tiroxina, 149
  voz, 738
Anfiblástula, **379**, **381**, 382
Anfidios, 437, 439
Anfidiscóforos (AMPHIDISCOPHORA), 385
Anfilinídeos (AMPHILINIDEA), 429
Anfinómidos, 532
Anfioxos, **190**, **196**, **317**, **339**, **662**, **669**, **670**, 673
  espermatozoides, **190**
  huevo, **196**
  óvulos, **190**
  respiración, 670
  sistema circulatorio, 670
    digestivo, 670
    excretor, 671
    nervioso, 671
    reproductor, 671
Anfípodos (AMPHIPODA), **576**, **577**, **579**, 585
Anfisbénidos, 761

Anfisbenios (AMPHISBAENIA), 781
Anfiúmidos (AMPHIUMIDAE), 750
Angiotensina, 137
Ánguidos (ANGUIDAE), 761, 778
Anguila(s), 696, 715
  americana, 715
    de agua dulce, **715**
  de agua dulce, 715
  del Congo, 736, 750
  del fango, 679, 736, 744, 749
  eléctricas, 703, 716
  espinosas, 715
Anguílidos (ANGUILLIDAE), 715
Anguiliformes (ANGUILLIFORMES), 713, 714, **715**
Anguilla, **696,** 715
  rostrata, 715
Anguina, 445
Anguis fragilis, 778
Anhídrido carbónico, 880
Anhima, 809
Anílidos (ANILIIDAE), 779
Anilius, 780
Anillos(s), **475**, 533
  bronquial, **800**
  cartilaginosos, **127**
  nervioso, 436, 466, **491, 493,** 652
Animales
  alimento, 241
  cobijos, 245
  comparados con el hombre, **10**
  de agua dulce, distribución ecológica, **265**
  de sangre caliente (homeotermos), 142
    fría (poiquilotermos), 142
  de vida libre, 249
  distribución, 236, 258-274
    geológica, **270**
  domésticos, 262, 836
  emigración, 238
  en investigación, 14
  esqueleto, **77**
  estructura del cuerpo, **324**
  forma y estructura, 12
  funciones esenciales, **73**
  grupos, características, **329**
  introducidos, 262
  lugares de cría, 245
  mecanismos excretores, **132**
    respiratorios, **124, 125**
  metabolismo, 12
  musgo, *véase* Briozoos
  números, 315
  organización en sociedades, 249
  perjudiciales, 14
  registro fósil, **271**
  relaciones con el hombre, 13-14
  requerimiento de energía, 11
  sistema circulatorio, **110**
    digestivo, **93**
    nervioso, 13, **158**
  sol, 347
  terrestres, distribución ecológica, **265**
    regulación del agua, 141
  y plantas, diferencias, **12-13**
Anímidos (ANHIMIDAE), 809
Aniones, 22
Anisembia texana, 617
Anisolabis maritima, 615
Anisomiarios (ANISOMYARIA), **506,** 515
Anisomorpha, **614**
  femorata, 614
Anisópteros (ANISOPTERA) 612
†*Ankylosaurus,* **771**
Anniélidos (ANNIELLIDAE), 761, 779
Anniella, 778
ANNULATA, 781
Ano, **93, 94, 322, 431,** 435, **436, 437, 442, 448, 461, 462, 470, 473, 477,** 479, **481, 483, 491, 493, 494, 496, 498,** 502, **509, 519,** 521, 529, **534,** 547, **549, 552,** 566, **569, 575, 581, 592, 644, 645,** 646, 647, **652, 653, 666,** 667,**669, 671, 676,** 679, **687,** 688, **697,** 698, 729, 755, **757, 761,** 788, 794, 822, **823,** 826, **859, 860**
Anóbidos (ANOBIIDAE), 632
Anodonta, **501,** 502, **503,** 505
Anolis, 767
  carolinensis, 759, 776
Anolis de Carolina, 758, 759, 776
†*Anomalopteryx,* 808
Anopheles, 356, **357,** 371, **608, 628**
Anoplophrya, 372
Anoplos (ANOPLA), 432
Anopluros (ANOPLURA), **608, 609, 617**
Anostráceos (ANOSTRACA), 566, **577,** 583
†Anquilosaurios (ANKYLOSAURIA), 782
Anquilostoma, 440, **441,** 445
Ánsar
  careto grande, 809
  nival, 809
Anser albifrons, 809
Anseriformes (ANSERIFORMES), **809**
†*Ansonia,* 748
Antedon, 338, **640, 655,** 656, 657
Antenados (ANTENNATA), 336, 561
Antenas, **173, 477, 556,** 565, **566, 567,** 568, **569, 581,** 589, **590, 599**
Anténulas, **544, 566, 567,** 568, **569**
Antheraea polyphemus, 625
Anthidium, 636
Anthomastus, **407**
Anthonomus, 610
  grandis, 633
Anthopleura, 402, 407
  elegantissima, 402
Amozoos (ANTHOZOA), 332
Anthrenus scrophulariae, 632
†Antiarcos (ANTIARCHI), 339, 692
Anticonceptivos, 874
Anticuerpos, 114, 770
Antifertilizina, 192
Antígeno, 114
Antilocapra americana, 853
Antilocápridos (ANTILOCAPRIDAE), 853
Antipatarios (ANTIPATHARIA), 408
Antipathes, 408
Antitoxina, 114
Antomedusas (ANTHOMEDUSAE), 405
Antómidos (ANTHOMYIIDAE), 629
Antozoos (ANTHOZOA), **331, 388,** 400, **401, 403,** 404, **405,** 406
  cubierta del cuerpo, **401**
†Antracosaurios (ANTHRACOSAURIA), 745
Antropoideos (ANTHROPOIDEA), 842
Antropología, 864
Anuraphis maidiradicis, 621
Anurida maritima, 611
Anuros (ANURA), 724, **726,** 745, 746
Aorta, **110, 117, 136, 491, 552, 593,** 667, **733, 791, 859, 860**
  anterior, **503, 549, 569,** 702
  caudal, **548, 823**
  dorsal, **119, 121, 145, 281, 493,** 592, **670, 676, 677, 687, 697, 757,** 792, **823,** 824
  posterior, **503, 569**
  ventral, **119, 281,** 670, **676, 677, 687, 697,** 700
Aotus, 842
Apanteles congregatus, 635
Aparato copulador, **458**
Apareamiento(s)
  en un cruzamiento dihíbrido, **216**
  Paramecium, 365
  promiscuo, 834
Apatopygus, 658
Apéndice(s), **95,** 324, 566
  birrámeos, 565
  cangrejo de río, **567, 568**
  torácicos, **581**
  vermiforme, **284**
Apendicularios (APPENDICULARIA), 338, 673
Aphanius, 719
Aphis gossypii, 621
Aphonopelma, 545, 559
Aphrodite, 531, **536,** 537
Aphrophora, 620
Aphytis, **635**
Apis, 337
  mellifera, 597, **598,** 656
Aplacóforos (APLACOPHORA), 334, 485, **494,** 515
  reproducción, 494
  sistema digestivo, 494
Aplustrum, **513,** 514
Aplysia, 242, **500, 513,** 514
Apócritos (APOCRITA), 634
Apocheiridium, **545**
Apódidos (APODIDA), 657
  (APODIDAE), 814
Apodiformes (APODIFORMES), **814**
Ápodos (APODA), 714, 751
Apófisis
  alar, **604**
  articulares, 80
  transversales, **80**
Apopilos, 378, **379**
Aporídeos (APORIDEA), 429
Apostomátidos (APOSTOMATIDA), 372
Appendicularia, 338, 667, 673
Aprendizaje, 172
Apseudes, 585
Aptenodytes forsteri, 808
Apterigotos (APTERYGOTA), 589, **609,** 611
Aptérigues (APTERYGES), 808
Apterios, **788**
Apteryx, 808
Apus, 583
  apus, 814
Aquila chrysaetos, 808
Arácnidos (ARACHNIDA), 247, **271, 336,** 539, **540, 541,** 543, **545,** 546, **548,** 558
  evolución, 546
  rasgos generales, 546
Aracnoides, **169**
Arador de la sarna, 336, **551,** 553, 561
†*Araeoscelis,* 774
Araneidos (ARANEIDA), 547, 559
Araneomorfos (ARANEOMORPHA), 559
Araña(s) (ARANEAE), **270, 317,** 336, **540,** 544, **545,** 546, **549,** 559
  cazadoras, 559
  de jardín, 559
  de mar, **555**
  doméstica, 559
  estructura interna, 547, **548**
  historia natural, 549
  lobo, **545,** 559
  rasgos externos, 547
  relaciones con el hombre, 553
  reproducción, 549
  respiración, 547, 548
  rojas, **551,** 553, 560
  saltadora, **545,** 559
  seda, 549
Araña(s)
  sistema digestivo
    excretor, 546,
    nervioso, 547,
    reproductor, 5
Arao común, 812
Arbacia, **192,** 338,
Arbácidos (ARBAC
Árboles respiratori
Arca, 515
Arcelínidos (ARCE
Arcella, 347, 370
Arco(s),
  aórtico(s), 118, **1**
    derecho, 792
    izquierdo, 824
  branquial, **699,** 7
  cigomático, 821
  hemático, **80**
  hioideo, 698
  mandibular, **283,**
  neural, **80**
  pulmocutáneo, 7
  reflejo, **171**
  sistémico, 730, 7
  viscerales, **78**
Arcoóforos (ARCH
Arcosaurios (ARCH
Árctidos (ARCTIID
Arcualios, 675
†*Archaeocidaris,* 65
†*Archaeopteryx,* 663
  lithographica, 80
†*Archaeotrypa,* 463
†*Archelon,* **771**
Archigetes, 429
Archilochus colubr
Architeuthis, 491,
Ardea herodias, **81**
Ardeidos (ARDEID
Ardilla(s), **845**
  arborícolas, **845**
  roja, **845**
  voladora, **845**
  terrícola, 845
Áreas de asociació
Arenicola, 531, 537
Arenque(s), 706, 71
  común, 715
†Areoscelidios (ARA
Argas persicus, 553
Argásidos, **552**
Argasinos, 560
Argia, 613
Arginina, **32, 137**
Argiope, **545,** 549
Argiópidos (ARGI
Argonauta, **509,** 51
Argulus, **582,** 584
Aríidos (ARIIDAE),
Ariolimax, 514
Arion, 514
Aristóteles, 292, 32
Arius, 717
Armadillo, 828, 84
Armiño, 848
Arolio, **590,** 591
Arquénteron (gastr
  526
†Arqueocetos (ARC
Arqueocitos, **381**
Arqueofiláceos (A
Arqueogasterópod
  DA), **492,** 499
Arqueognatos (AR

Araña(s)
  sistema digestivo, 546, 547
    excretor, 546, 548
    nervioso, 547, 548
    reproductor, 547, 548
Arao común, 812
Arbacia, **192,** 338, 651, **652,** 658
Arbácidos (ARBACIOIDA), 658
Árboles respiratorios, 643, **653**
Arca, 515
Arcelínidos (ARCELLINIDA), 370
Arcella, 347, 370
Arco(s),
  aórtico(s), 118, **121, 283, 757**
    derecho, 792
    izquierdo, 824
  branquial, **699,** 700
  cigomático, 821
  hemático, **80**
  hioideo, 698
  mandibular, **283,** 698
  neural, **80**
  pulmocutáneo, 730, **731**
  reflejo, **171**
  sistémico, 730, **731**
  viscerales, **78**
Arcoóforos (ARCHOOFORA), 428
Arcosaurios (ARCHOSAURIA), 782
Árctidos (ARCTIIDAE), **624,** 625
Arcualios, 675
†*Archaeocidaris,* 657
†*Archaeopteryx,* 663, **806**
  lithographica, 807
†*Archaeotrypa,* 463
†*Archelon,* **771**
Archigetes, 429
Archilochus colubris, 814
Architeuthis, 491, 507, 511, 515
Ardea herodias, **810**
Ardeidos (ARDEIDAE), 810
Ardilla(s), **845**
  arborícolas, **845**
  roja, **845**
  voladora, **845**
  terrícola, 845
Áreas de asociación, 167
Arenicola, 531, 537
Arenque(s), 706, 715
  común, 715
†Areoscelidios (ARAEOSCELIDIA), 774
Argas persicus, 553, 560
Argásidos, **552**
Argasinos, 560
Argia, 613
Arginina, **32, 137**
Argiope, **545,** 549
Argiópidos (ARGIOPIDAE), 559
Argonauta, **509,** 511, 515
Argulus, **582,** 584
Ariidos (ARIIDAE), 717
Ariolimax, 514
Arion, 514
Aristóteles, 292, 325, 665
Arius, 717
Armadillo, 828, 843
Armiño, 848
Arolio, **590,** 591
Arquénteron (gastrocele), **196,** 197, 199, 322, 526
†Arqueocetos (ARCHAEOCETI), 846
Arqueocitos, **381**
Arqueofiláceos (ARCHAEOPHYLACEA), 715
Arqueogasterópodos (ARCHAEOGASTROPODA), **492,** 499, 512
Arqueognatos (ARCHAEOGNATHA), 612
†Arqueornites (ARCHAEORNITHES), 807
Arqueozoico, **271, 285**
Arquiacantocéfalos (ARCHIACANTHOCEPHALA), 455
Arquianélidos (ARCHIANNELIDA), 530, 533, **536,** 537
Arrecifes coralinos, **403**
  costeros, 403
Arrendajos, 816
†*Arsinotherium,* 850
Artemia, 565, 579, 582
  salina, 583
Artemisia tridentata, 269
Arteria(s), **110, 118, 134, 203**
  abdominal, **569**
  antenal, **569**
  branquiales aferentes, **687,** 700
    eferentes, **687,** 700
  cangrejo de río, **569**
  carótidas, **121, 281,** 730, **731, 757, 791, 823**
    comunes, 824
    internas, **689**
  caudal, 824
  celíaca, **823**
  coronarias, 118
  cutánea, 731
  del manto, **503**
  esternal, **569, 570, 571**
  hepática, **569**
  hipofisaria superior, **153**
  ilíaca, **823**
  innominada, 824
  mesentérica, **121**
    superior, **101**
  oftálmica, **569**
  pulmonar, **117, 121, 127, 281,** 731, **732**
  renal, **121, 136**
  retinal, **180**
  subclavia, **121,** 757, 824
  ventral, **569, 570**
  vitelina, **200**
Arteriola
  aferente, **136**
  eferente, **136**
Arteriosclerosis, 120
Articulación, **79**
  iliosacra, **729**
  tarsometatarsal, **729**
Articulados (ARTICULATA), 467
Artiodáctilos (ARTIODACTYLA), **830, 835,** 851, **852, 853**
Artrobranquias, **570**
†Artródiros (ARTHRODIRA), 339, 692
Artrópodos (ARTHROPODA), **110, 158, 173,** 247, **270,** 286, **317, 329, 336,** 518, 559-638, 640
  caracteres generales, **541**
  características, 540
  clasificación, 543, 557-562, 582-585
  cubierta del cuerpo, 540, 542
  excreción, 540
  filogenia, 540
  locomoción, 542
  músculos, **82**
  órganos de los sentidos, **171**
  rasgos generales, 542
  relaciones, 540
  respiración, 540
  sistema circulatorio, **110,** 540
    digestivo, 540
    nervioso, 540, 543
    reproductor, 540, 543
  tamaño, 543
Asa ciliar, 480
Ascáfidos (ASCAPHIDAE), 746
Ascaphus, 743
  truei, **746**
Ascarídidos (ASCARIDIDA), 445
Ascaris, 187, **190,** 334, 445
  ciclo biológico, 438
  cubierta del cuerpo, 435, 436
  espermatozoides, **190**
  estructura, 435
  historia natural, 437
  lumbricoides, 435, **436**
  megalocephala, **189**
  reproducción, 437
  sistema digestivo, 436
    excretor, 436
    reproductor, 437
Ascidia, 673
Ascidia, 673
  adulta, 666
  estructura, **666**
  larva, 665
  metamorfosis, **666**
  sistema circulatorio, 665, 667
    digestivo, 666, 667
    nervioso, 665, 667
    reproductor, 667
Ascidiáceos (ASCIDIACEA), 338, **663,** 667, 673
Asclepias, 353, 605
Ascomorpha, 449, 450
Ascon, **379**
Asconoide, 378
Ascórbico, ácido, **106**
Ascotorácicos (ASCOTHORACICA), 584
Asellus communis, 585
Asílidos (ASILIDAE), **627,** 629
Asilus, 629
Asimilación
  animal, **237**
  vegetal, **237**
Asno, 851
Aspidiotus perniciosus, **620,** 621
Aspidobotrios (ASPIDOBOTHREA), **419,** 428
Aspidobranquios (ASPIDOBRANCHIA), 512
Aspidogaster, 428
Aspidoquirotas (ASPIDOCHIROTA), 657
Asplanchna, **449**
Asquelmintos, 434
Asquizos (ASCHIZA), 629
Astacus, 337, 566, 585
  fluviatilis, 575
Astas, **828**
  estructura y fases de crecimiento, **827**
Astasia, 369
Áster, **64**
Asterias, 338, **640,** 659
  forbesi, 644, **645**
  vulgaris, 644
Asterina, **640**
Asteroideos (ASTEROIDEA), **337,** 338, **640, 642, 643,** 644, **645,** 659
Asterozoos (ASTEROZOA), 658
Astigmados (ASTIGMATA), 561
Astomátidos (ASTOMATIDA), 372
Astrangia, 332, **388**
  danae, 407
  insignifica, 407
†Astrapoterios (ASTRAPOTHERIA), 850
†*Astrapotherium,* 850
Astromonaxonélidos (ASTROMONAXONELLIDA), 385
Asymmetron, 671, 673
Atalámidos (ATHALAMIDA), 370
Atalopedes campestris, 626
Atecanefrios (ATHECANEPHRIA), 476

Ateles, 842
Atelopus, 748
Atelostomados (ATELOSTOMATA), 658
Aterínidos (ATHERINIDAE), 719
Ateriniformes (ATHERINIFORMES), 718
Aterinoideos (ATHERINOIDEI), 719
Aterinomorfos (ATHERINOMORPHA), 718
Atlas, **729**, **822**
Atolón, 403
  formación, **403**
Átomo(s), 20, 22
  estructura, **20**
  núcleo, 20
ATP, **39**, **40**, **41**, **43**, **44**, 46, **48**, 82, **85**, 88, 89, 144, 160
  y energía, 39-41
Atremados (ATREMATA), 467
Atrio, **414**, 667, **669**, **670**
  genital, 415, **498**, 499
Atrióporo, **669**
Atta, 607, 635
Attacus, 625
  atlas, 589
Atubaria, 483, 484
Atunes, 721
Aulacantha, 371
Auquenorrincos (AUCHENORHYNCHA), 620
Aurelia, 332, **388**, **399**, **400**, **405**, 406
  aurita, 398
  estructura, 398
  historia natural, 399
Aurícula, **110**, **117**, **119**, **283**, **491**, **493**, **503**, 598, **599**, **671**, **687**, 700, 730, **731**, **757**
Auricularia, larva, 643, **644**, 653
Australiana, región, **258**, 260
Australianos aborígenes, 856
Australopitecinos, 866
Australopithecus, 864, **867**
  africanus, 866
  robustus, 866
Austrognathia, 459
Autogamia, *Paramecium*, 365
Autolytus, 533, 537
Autosomas, **64**, 219
Autotomía, 184, 574, 649
Aves (AVES), **119**, **134**, **167**, **196**, **279**, **280**, **281**, **317**, **339**, 340, **663**, 784-817
  actividad, 799
  alimento, 802
  ancestrales *o* «lagarto», 807
  caracteres adaptativos, 795
  características, 784
  circulación, **119**, 784
  clasificación, 807-816
  coloración, 795
  con dientes, 807
  corazón, 784
  cubierta del cuerpo, 784
  distribución, 796
  elefante, 807
  encéfalo, **167**
  esqueleto, 784, 788
  estructura, 795
  evolución, 785
  fósiles, **270**, **271**, **806**
  historia natural, 796
  huevo, **196**
  mecanismo para posarse, **790**
  migraciones, 801
  movimiento del aire a través de los pulmones, **793**
  nidos, **803**
  ponedoras determinadas, 804
    indeterminadas, 804
  ratón, 814
  relaciones con el hombre, 805
  requerimientos de agua, 803
  respiración, 784
  riñón, **135**
  sistema digestivo, 791
    excretor, 784
    muscular, 790
    reproductor, 785, 803
  tamaño, 786
  temperatura, 799
  típicas, 807
  verdaderas, 807
  voz, 799
  vuelo, 785, 797
Avestruz, **10**, 340, 786, 807
Avetoros, 810
Avicularios, 461, **462**
Aviones, 815
Avispa(s), **609**, 633
  alfareras, **634**, 636
  calcídidas, **634**, 635
  cavadoras, 636
  colonial, **634**
  bracónidas, **621**, 635
  cuclillo, **634**, 636
  de las arañas, **634**, 636
  de mar, 406
  del higo, **634**, 635
  productoras de agallas, **634**, 635
Axis, **822**
Axón, 72, **73**, 158
Aye-aye, 841
Aythya
  americana, 809
  valisineria, 809
Azor, 810
Azul Tyndall, 728

Babacoto, 841
Babesia, 330, 342
  bigemina, 358, 372, 554, 560, **608**
Babosas, 485, 495
Babosita del cerezo, 634
Bacalaos, 706, 718
Bacillus rossii, 614
Bacterias, **244**
  desnitrificantes, **237**
  fijadoras del nitrógeno, **237**, 240
Bactrites, **287**
Badhamia, 330, 371
Balaena, 847
Balaenoptera musculus, 847
Balaninus, **631**
Balanoglossus, 338, 481, 484
Balanophyllia, 407
Bálanos, 580
Balantidium, 372
  coli, 367
Balanus, 337, **576**, 580, 584
Balistes, 721
Ballena, **271**, **280**, 846
  azul, **10**, 847
  con dientes, 846
  gris de California, 847
  xibarte, **846**
Banda(s),
  ciliadas, **483**
  germinativa, **596**, 597
Bandicut, 839
Bankia, 515
Banteng, 853
Barbas, 786, **787**
Barbicelas, 787
Barbillas, **787**
Bárbulas, 787
Barentsia, 468
Barnacla canadiense, 809
Barnea, 515
Barqueros, 618
Barr, corpúsculo, ***véase*** **Cromatina sexual**
Barracuda, 706, 721
Barramunda, 713
Barras branquiales, 482, 503, 504, 670
Barrenillo, 633
  pequeño de los frutales, 633
Barreras, 403
Barrilla pinchosa, 878
Base ***o*** **álcali, 21**
***Baseodiscus punnetti*, lám. 1**
Basilarchia, 627
Basófilos, **70**, **112**
Basomatóforos (BASOMMATOPHORA), 497, 514
Bastones, 179, **180**
  quitinosos, **504**
Bathynomus giganteus, 543
Bathysiredon, 751
Batial, **263**, 264
Batillipes, 474
Batipelágica, 264
Batoideos (BATOIDEI), 693
Batracios (BATRACHIA), clasificación, 745
Batracoidiformes (BATRACHOIDIFORMES), 717
Batyplotes, 657
Bazo, **95**, 116, **121**, **170**, **671**, **687**, **697**, **823**, 824
Bdeloideos (BDELLOIDEA), 448-450
Bdelonemertinos (BDELLONEMERTINI), 433
Bdellostoma, 682
Bdelloura, 428
Beaumont, William, 97
**Belemnites*, 515
Belone, 718
Belónidos (BELONIDAE), 718
Belostoma, 618
Belostomátidos (BELOSTOMATIDAE), 618, **619**
Bembix, 636
Béntico, 264
Bentos, 264
Bergmann, regla, **303**, 805
Beriberi, **105**
Bericiformes (BERYCIFORMES), 719
Beroë, 332, **409**, 410
Beroideos (BEROIDEA), 411
Berrendo, 853
  cuernos, **828**
Berthelinia, 514
Bibos gaurus, 853
  sondaicus, 853
Bicarbonato sódico, **100**
Bicosoécidos (BICOSOECIDA), 369
Bichir africano, 711
Bifenilos policlorados (BPC), 879
Bigotudos, 816
Bilaterales (BILATERIA), 332, 412
Bilharziosis, *véase* Esquistosomiasis
Bilis, 99
Biogénesis, 183
Biología molecular, 18
Biomas, 266, **267**, **268**
Biomasa, pirámide, 244
Biomyxa, 370
Bioquímica, 10, 18
Biosfera, 263
Biotina, **106**
Bipalium, 428
  kewense, 417
Bipartición *o* escis
  ameba, 346
  Euglena, 351
Bipes biporus, 781
Bipinnaria, larva,
Birgus latro, 585
†*Birkenia*, 681
Bisbitas, 816
Biso, 506
Bison antiquus, 8
  bison, **853**
  bonasus, **853**
Bisonte, **853**, 868
  americano, 853
  europeo, 853
Biston betularia,
Bitis, 781
Bittacus, 622
Bivalente, 189
Bivalvos (BIVAL
    487, 490, 5
  alimentación, 5
  estructura, 502
  evolución, 500
  historia natural
  rasgos generale
  relaciones con
  respiración, 50
  sistema circulat
    digestivo, 50
    nervioso, 504
    reproductor,
Blanus cinereus,
Blastocele, 195, 1
Blastocinesis, **596**
Blastocisto, **201**,
  cavidad, **201**
Blastodermo, 201
Blastodinium, 36
Blastodisco, **195**,
†Blastoideos (BLA
  656
Blastómeros, 195
Blastophaga, 607
  psenes, **634**, 63
Blastóporo, **199**,
Blastóstilo, **396**
Blástula, 195, **19**
    526, **575**,
  formación, 195
Blatella germanic
Blátidos (BLATTI
Blatta orientalis,
Blefaroplasto, 35
Blissus leucopter
Boa, 779
  jabalina, 779
Boca, **93**, **94**, **10**
    396, 398,
    435, **436**,
    470, **473**,
    491, 492,
    509, **520**,
    534, 547,
    581, **644**,
    670, **671**,
    700, 755,
    Sistema di
  celular, 93
Bocio, 104, 149
Bodo, **352**, 353
Bogavante, 585
Boidos (BOIDAE)
Bolinopsis, 411
Bolitoglossa, 751

:romatina sexual
503, **504**, **670**
:, 633
1. 1
ΛATOPHORA), 497,
43
93
clasificación, 745
ACHOIDIFORMES),
671, **687**, **697**, **823**,
ι), 448-450
ONEMERTINI), 433
718
ΓOMATIDAE), 618,
5
:MES), 719
11
DA), 369
C), 879
332, 412
osomiasis

Bipartición *o* escisión binaria, **184**, 364
  ameba, 346
  Euglena, 351
Bipes biporus, 781
Bipinnaria, larva, **644**, 648, **649**, 664
Birgus latro, 585
†*Birkenia,* 681
Bisbitas, 816
Biso, 506
Bison antiquus, 868
  bison, **853**
  bonasus, **853**
Bisonte, **853**, 868
  americano, 853
  europeo, 853
Biston betularia, 301
Bitis, 781
Bittacus, 622
Bivalente, 189
Bivalvos (BIVALVIA), **334**, 335, 485, 486, **487**, 490, 500, **501**, **506**, 514
  alimentación, 501
  estructura, 502
  evolución, 500
  historia natural, 504
  rasgos generales, 500
  relaciones con el hombre, 507
  respiración, 503
  sistema circulatorio, 503
    digestivo, 501, 502
    nervioso, 504
    reproductor, 504, 505, 506
Blanus cinereus, 781
Blastocele, 195, **196**, **199**, **322**
Blastocinesis, **596**
Blastocisto, **201**, 202
  cavidad, **201**
Blastodermo, 201, **596**
Blastodinium, 369
Blastodisco, **195**, 201
†Blastoideos (BLASTOIDEA), **250**, **270**, **641**, 656
Blastómeros, 195
Blastophaga, 607
  psenes, **634**, 635
Blastóporo, **199**, **205**, **322**, **526**, **649**, **742**
Blastóstilo, **396**
Blástula, 195, **196**, **198**, **199**, **395**, **396**, **400**, **526**, **575**, 648, **649**, **741**
  formación, 195
Blatella germanica, 613
Blátidos (BLATTIDAE), 613, **614**
Blatta orientalis, 613
Blefaroplasto, 350
Blissus leucopterus, 619
Boa, 779
  jabalina, 779
Boca, **93**, **94**, **102**, 126, **317**, **322**, 389, **390**, **396**, 398, **399**, **401**, **402**, 409, **410**, **431**, 435, **436**, **437**, **448**, **461**, **462**, **464**, **466**, **470**, **473**, 477, **479**, **481**, **482**, **483**, **490**, **491**, 492, **493**, **494**, **496**, **498**, **503**, **504**, 509, **520**, 521, **523**, **526**, **529**, **532**, **534**, 547, **549**, **552**, 566, **569**, **575**, **581**, **644**, **645**, 647, **652**, **653**, **666**, 669, 670, **671**, **677**, **684**, 685, 686, **687**, 696, **700**, 755, 756, 820. *Véase también* Sistema digestivo
  celular, 93
Bocio, 104, 149
Bodo, **352**, 353
Bogavante, 585
Boidos (BOIDAE), 779
Bolinopsis, 411
Bolitoglossa, 751
Boloceroides, 402
Bolsa(s) branquiales, 664, 690
  bucal, 480, **482**, **483**
  de la tinta, **509**, 510
  de sirena, 691
  estercoral, **549**
  gástricas, 398
  pituitaria, 678
Bomba de iones, 160
Bombícidos (BOMBYCIDAE), 625
Bombílidos (BOMBYLIIDAE), **627**, 629
Bombina, 299, 746
Bombinas (BOMBINAE), **634**
Bombus, **634**, 636
BOMBYCILLIDAE, 815
Bombylius, **627**, 629
Bombyx, 146
  mori, 607, 625
Bonasa umbellus, 298, **811**
Bonellia, 472
Boöphilus annulatus, 358, 372, **552**, 554, 560, **608**
Boreus, 622
Bos gaurus, 853
Bosque, **265**
  caducifolo, **267**, 268
  de coníferas, **267**, 268
  tropical, **267**, 875
Bothriocyrtum, **545**, 551
Bothrioplana, 428
Bothrops atrox, 781
†*Bothryolepis,* 692
Botones gustativos (yemas gustativas), **174**
Botryllus, 338, **667**, 668, 673
Bouguinvillia, 405
Bóvidos (BOVIDAE), 853
Bowman, cápsula, 135, **136**, 735
  corpúsculo, **136**
Bracónidos (BRACONIDAE), 635
Brachycephalus ephippium, 748
Brachyptera pacifica, **615**
Brachystola magna, 589
Bradipódidos (BRADYPODIDAE), 843
Bradypus, 843, **844**
Bradysia, **610**
Branchellion, 538
Branchinecta, **577**, 583
Branchiostoma, 339, **669**, 673
  californiense, 669
  virginae, 669
Branquias, **119**, **281**, **481**, **491**, 492, **493**, **496**, **503**, **505**, **509**, **510**, 565, 566, **568**, **570**, 602, **646**, **652**, 675, 677, 688, 696, **699**, 700, 732, **736**, **741**
  dérmicas, 643, 645
  sanguíneas, **124**, **125**, 126
  traqueales, **124**, **125**, 126
Branquiobdélidos, 528
Branquiópodos (BRANCHIOPODA), **577**, 579, 583
Branquiosteguito, 556, **570**
Branquiuros (BRANCHIURA), 580, **582**, 584
Branta canadensis, **809**
Braquicefálidos (BRACHYCEPHALIDAE), 748
Braquíceros (BRACHYCERA), 628
Braquidactilia, **232**
Braquiolaria, larva, 648, **649**
Braquiópodos (BRACHIOPODA), **77**, **270**, **271**, 286, **317**, **329**, **333**, 334, 456, 465, **466**
  características, 465
  clasificación, 467
  concha, **77**
  cubierta del cuerpo, 465
  estructura, 465
  historia natural, 465
  sistema digestivo, 466
    reproductor, 466
Bráulidos (BRAULIDAE), 630
Brazos, **168**, 508, **509**, 644, **645**, **653**, 655
  orales, 398, **399**
Brechites, 515
Bremus, 636
Brevicipítidos (BREVICIPITIDAE), 747
Brevoortia, 715
Brida, **475**
Briozoos (BRYOZOA), **270**, **317**, **325**, **329**, **333**, 334, 456, 460, **461**, **462**, 483
  características, 461
  clasificación, 463
  estructura, 461
  historia natural, 461
  sistema digestivo, 461
Broma, 335, 515
Bronquíolos, **127**
Bronquios, 126, **127**, **732**, 757, 792, **793**, **800**, 824
†*Brontosaurus,* **10**, 770, **771**, 782
Brown, Robert, 52
Bruchophagus, 635
Bubalus bubalis, 853
Bubo virginianus, **813**
Buccinos, 495, 497, **500**, 513
Buccinum, 497, **500**, 513
Buche, **93**, 94, **498**, **520**, 521, **534**, **592**, 791, 796
Buenoa, 618
Buey almizclero, 853
Búfalo, 853
  acuático, 853
Buffon, 292
Bufo, 340, 736, 737, 739, 747
  boreus, **740**, 747
  bufo, 747
  calamita, 747
  canorus, **747**
  marinus, 742, 744
  terrestris, 747
  viridis, 747
Bufónidos (BUFONIDAE), 735, 747
Bugula, 334, 461, **462**, 463
Búho chico, 813
  de Virginia, **813**
  nival, 813
Buitre, 810
  negro, 810
Bulbo olfatorio, **166**, **689**
  raquídeo (medula oblongada, m. oblonga), **95**, 164, **166**, **167**, **168**, **170**, 678, 688, **689**, **735**, **823**
Bulla, 514
Bungarus, 780
†*Bunoderma,* **438**, 712
Buprèstidos (BUPRESTIDAE), **631**, 632, **633**
Buprestis, **631**
Bursovaginoideos (BURSOVAGINOIDEA), 459
Buscarlas, 816
Busycon, 397
Buteo jamaicensis, 810
Butorides virescens, 810

Caballa, **696**, 721
  del Atlántico, 721
Caballito de mar, **696**, 709, 719, 720
Caballitos del diablo, 612, **613**
Caballo, 288, **317**, 340, **828**, 851, 868
  evolución, **288**
  pie, **826**
Cabellos, **271**

Cabeza, 119, **446**, 479, **458**, 492, **493**, **498**, 508, **528**, 529, **544**, **556**, **557**, **567**, 589, **590**, 685, 696, 786, 820, 826
  de cobre, 781
    australiana, 780
Cabra montés, 853
Cacerola de las Molucas, **545**, 546, **554**, 558
Cactospiza, **308**
Cachalote, 846
Cadenas
  de alimentación, 242, **243**
  peptídicas, **32**
Caenolestes, 839
Cuenopedia, 658
Caimán, **167**, 340, **754**, 782
  americano, **757**, 782
  cubierta del cuerpo, 755
  encéfalo, **167**
  esqueleto, 756
  historia natural, 758
  órganos de los sentidos, 757
  rasgos externos, 755
  sistema circulatorio, 757
    digestivo, 756
    excretor, 757
    muscular, 756
    nervioso, 757
    reproductor, 758
    respiratorio, 757
Caja
  craneana, 789, 821
  torácica, **78**
Calamar, **10**, **270**, **317**, 335, 485, **487**, 507, 508, **509**, **512**, 515
  gigante, 491
Cálamo, **787**
Calamoichthys, 702
  calabaricus, 713
Calanoides (CALANOIDA), 583
Calanus finmarchicus, 583
Calastrogastros (CHALASTROGASTRA), 634
Calcáreos (CALCAREA), 331, **376**, **377**, 382, 384
Calcídidos (CHALCIDIDAE), **634**, 635
Calciferol, 106
Calcio, 88
Calcisponjas (CALCISPONGIAE), 384
Calcitonina, 150
Calidris, 812
Caligoides (CALIGOIDA), 584
Caligus, **582**, 584
Caliptoblastos (CALYPTOBLASTEA), 405
Caliroa cerasi, 634
Calitrícidos (CALLITHRICIDAE), 842
Cáliz, 469, **655**
Calor, regulación, 141
Calosoma, 630
Calpodes ethlius, **626**
Calymne, 658
Callianassa californiensis, **578**
Callibaetis, 613
Callinectes, 582, 585
Calliostoma, 497
Calliphora vomitoria, 629
Callisaurus, 776
Callithrix, 842
Callitroga hominivorax, 629
Callorhinus ursinus, 849
Camalaninos (CAMALLANINA), 445
Camaleón, 776, 777
  americano, 776
  común, 777
  lobulado africano, **778**
Camaleónidos (CHAMAELEONIDAE), 776
Camallanus, 445
Cámara
  branquial, 570
  cardiaca, 568
  de incubación, 505
  espermática, 549
  pilórica, 568
  suprabranquial, **503**, **504**
Camarhynchus, **308**
Cambarus, 337, 566, **577**, 585
  affinis, 574
  bartoni, 573
  diogenes, 573
  limosus, 574
Cámbrico, **270**, **271**, **285**
Camélidos (CAMELIDAE), 852
Camelus, 852
  bactrianus, **852**
Camello, 852, 868
  bactriano, **852**
  de dos jibas, **852**
†*Camerina*, 370
Campana, **410**, 454
Campodea, 612
Camponotus, **635**
†*Camptosaurus*, 782
Campyloderes, 453
Canal, *véase* Conducto
Cancer, **576**, 585
  gracilis, **578**
Cangrejo(s), **270**, **578**
  azul, 582, 585
  bayoneta, 336
  comensales, **532**
  de Alaska, 585
  de mar, **576**, 584, 585
  de río, **317**, 337, **540**, 566, **569**, **570**, **577**, 584, 585
    apéndices, **567**, **568**
    arterias, **569**
    autotomía, 574
    cubierta del cuerpo, 566
    desarrollo, **575**
    distribución, 573
    ecología, 573
    historia natural, 573
    muda, 573
    músculos, 568
    órganos de los sentidos, 571, **572**
    rasgos externos, **566**
    regeneración, 574
    reproducción, **574**
    sistema circulatorio, 569, **570**
    sistema digestivo, 568
    sistema excretor, 570
    sistema nervioso, 570, **571**
    sistema reproductor, 572
    sistema respiratorio, 570
  ermitaño, **576**, 585
  marino, *véase* Cangrejo de mar
    de roca, 585
  violinista, **576**, 585
Canguro, 340, **840**
  arborícola, 839
Caníbales, 246
Cánidos (CANIDAE), 847
Caninos, **284**, 823, **830**, **831**
Canis, 340
  latrans, 847
  lupus, 847
Cantárida, 632
  oficinal, 632
Caña, 786
Cañadilla, **500**, 513
Capa
  de fecundación, 191
  de nácar, **502**
  germinativa, **426**, **728**
  hialina, 191, **344**
  muscular, 436
  prismática, **502**
Caparazón, 566, **570**, 759, **760**
Capibara, 846
Capilares, **118**
  aéreos, 792
  branquiales, **699**
  sanguíneos, 115, **133**, **186**
Capillaria, 444
Capón, 795
Caprella, **576**, 585
Caprílico, ácido, 550
Caprimulgiformes (CAPRIMULGIFORMES), **813**
Caprimulgus
  europaeus, 813
  ruficollis, 813
  vociferus, 813
Cápsulas, **525**, 698
  sensoriales, **78**, 80
  (*o* glándulas) suprarrenales, **148**, 151, **170**, **735**, 823
Captáculos, **494**
†*Captorhinus*, 772
Capucha, **479**
Capuchino, 842
Capuchón, **510**
  ' oral, 670
Capullo, 600, **626**, **631**
Carabela portuguesa, 332, 398, 406
Cárabos, 630, **631**
Carábidos (CARABIDAE), 630, **631**
Carácidos (CHARACIDAE), 716
Caracinos, 716
Caracol, **124**, **317**, 485, **487**, 495
  pardo de jardín, **498**
  respiración, **124**
  terrestre, 335
Caracteres, 316
  sexuales secundarios, 152
Carádridos (CHARADRIIDAE), 812
Caradriformes (CHARADRIIFORMES), 811, 812
Carapus, 654
Carassius auratus, 717
Carboneros, 816
Carbónico, anhídrido, 123, 131
  ciclo en la Naturaleza, **237**
Carbonicoanhidrasa, 131
Carbonífero, **270**, **271**
Carbono
  ciclo en la Naturaleza, 240
  hidratos, 28, **29**, 30, **46**, **102**, **103**, **237**
    utilización, **103**
  14 radiactivo, 272, 864
Carboxipeptidasa, 99, **102**
Carcarínidos (CARCHARHINIDAE), 693
Curcinonemertes, 430, 433
Carcomas, 632
  metálicas, 632
Charcharhinus, **684**, 693
Carcharias, 429
Charcharodon, **684**
  carcharias, 685, 692
Cardium, 515
Cardo, **590**
Caretoquélidos (CARETTOCHELYIDAE), 774
Caretta, 767, 774
Carettochelys insculpta, 774
Caribdeidos (CARYBDEIDA), 406
Caribú, 852
Carinaria, **500**
Cariofilídeos (CA
Cariotipo, 279
Carnívora, alimen
Carnívoros (CAR
  847, **848**
Carnosos (CARN
Carótidas, *véase*
Carpa, 717
  branquias, **699**
  común, 717
  pared del cuerp
Carpianos, **78**, **81**,
Carpín dorado, 71
Carpiodes, 717
Carpo, **729**
Carpocapsa pomo
Carpometacarpo,
Carraleja, **631**, 63
Carriceros, 816
Cartílago, **68**, 69,
  cricoides, **283**
  elástico, 69
  fibroso, 69
  hialino, 69
Caryophyllaeides,
Carypus, 560
Cáscaras, **134**, **195**
Casidúlidos (CASS
Casmerodius albus
Casquete polar, **45**
†*Cassidulus*, 658
Cassiopeia, 399, 4
Castas, 247, 605
  abejas, 597, **598**
  hormigas, 607
  termes, 607
Castor, 846
  canadensis, **845**
Castor, **828**, **845**,
  cráneo y dientes
Castóridos (CAST
Castración, 152
Castrada, 427
Castrella, 427
Casuariformes (C
Casuarios, 807
Casuarius, 807
Cataclismos natur
Catádromos, 706
Catalizador, 34
Cataratas heredita
Catarrinos (CATA
Catenúlidos (CAT
Caterla, 453
Cationes, 23
Cathartes aura, 79
Catostómidos (CA
Catostomus, 717
Caudados (CAUD
Caudina, 657
Cavia, 846
Cavidad(es)
  abdominal, 823
  amniótica, **201**,
  atrial, **666**
  bucal, **94**, **175**,
    590, **698**,
    Sistema dig
  celómica, **646**
  de segmentación
  del encéfalo, 16
  del manto, 486,
  digestiva, 93
  gastrovascular,
  glenoidea, **730**

760
5
MULGIFORMES),
les, **148**, 151, **170**,
398, 406
530, **631**
, 716
7, 495
AE), 812
RIIFORMES), 811,
131
37
10
102, **103**, **237**
NIDAE), 693
CHELYIDAE), 774
), 406

Cariofilídeos (CARYOPHYLLIDEA), 429
Cariotipo, 279
Carnívora, alimentación, 92, **241**, **243**, 833
Carnívoros (CARNIVORA), **271**, 820, **830**, 847, **848**
Carnosos (CARNOSA), 385
Carótidas, *véase* Arterias carótidas
Carpa, 717
  branquias, **699**
  común, 717
  pared del cuerpo, **702**
Carpianos, **78**, **81**, **280**, 789, 821, **822**
Carpín dorado, 717
Carpiodes, 717
Carpo, **729**
Carpocapsa pomonella, **624**, 625
Carpometacarpo, 789, **790**
Carraleja, **631**, 632
Carriceros, 816
Cartílago, **68**, 69, **79**, **127**, **178**, **179**, 730, **732**
  cricoides, **283**
  elástico, 69
  fibroso, 69
  hialino, 69
Caryophyllaeides, 429
Carypus, 560
Cáscaras, **134**, **195**, 804
Casidúlidos (CASSIDULOIDA), 658
Casmerodius albus, 810
Casquete polar, **457**
†*Cassidulus*, 658
Cassiopeia, 399, 406
Castas, 247, 605
  abejas, 597, **598**, 607
  hormigas, 607
  termes, 607
Castor, 846
  canadensis, **845**
Castor, **828**, **845**, 846
  cráneo y dientes, **830**
Castóridos (CASTORIDAE), 846
Castración, 152
Castrada, 427
Castrella, 427
Casuariformes (CASUARIIFORMES), 807
Casuarios, 807
Casuarius, 807
Cataclismos naturales, 859
Catádromos, 706
Catalizador, 34
Cataratas hereditarias, **232**
Catarrinos (CATARRHINI), 842
Catenúlidos (CATENULIDA), 427
Caterla, 453
Cationes, 23
Cathartes aura, 794, 810
Catostómidos (CATOSTOMIDAE), 716, 717
Catostomus, 717
Caudados (CAUDATA), 724, **726**, 749
Caudina, 657
Cavia, 846
Cavidad(es)
  abdominal, 823
  amniótica, **201**, **202**
  atrial, **666**
  bucal, **94**, **175**, 398, 436, 481, 521, **552**, 590, **698**, 791, **823**. *Véase también* Sistema digestivo
  celómica, **646**
  de segmentación, **526**
  del encéfalo, 164
  del manto, 486, 487, 491, 492, 502, **503**
  digestiva, 93
  gastrovascular, **93**, 389, **390**, **399**, **401**, **402**
  glenoidea, **730**
  pericárdica, **503**, 592
  torácica, **823**
  visceral, **666**, 667
Cávidos (CAVIDAE), 846
Cavolina, 514
Cayeuxina, **350**
Cébidos (CEBIDAE), 842
Ceboideos (CEBOIDEA), 842
Cebra, **851**
Cebus, 842
Cecidómidos (CECIDOMYIDAE), **627**, 628
Cecilia, 340, 751
Cecílidos (CECILIDAE), 751
Cefalaspídeos (CEPHALASPIDEA), **513**
†Cefaláspidos (CEPHALASPIDA), 681
Cefalobénidos (CEPHALOBAENIDA), 473
Cefalocáridos (CEPHALOCARIDA), 579, 583
Cefalocordados (CEPHALOCHORDATA), 338, **339**, **662**, **663**, **669**, **670**, 673
Cefalodíscidos (CEPHALODISCIDA), 484
Cefalópodos (CEPHALOPODA), **270**, 286, **334**, 335, 485, 486, **487**, 507, **509**, **510**, **512**, 515
  cubierta del cuerpo, 508
  estructura, 508
  evolución, **287**, 507
  historia natural, 508
  rasgos generales, 507
  sistema circulatorio, 507, 510
    digestivo, 509
    excretor, 510
    reproductor, 510
Cefalotórax, 547, 565, **566**
Ceguera para los colores, 231, **232**
Celacanto, **712**
Celacantinos (COELACANTHINI), 711, **712**
Celdas, abejas, 601
Celdilla tropical, **726**
Celentéreos (COELENTERATA), **173**, **271**, **324**, **329**, 331, 387, 404. *Véase también* Cnidarios
Celo, 834, 862
Celoma, **98**, **110**, **134**, 200, **317**, **322**, 323, **324**, **462**, **464**, **466**, **470**, **475**, 480, **482**, **520**, **521**, **522**, **526**, 529, **530**, **534**, 639, 642, **646**, **649**, 661, **670**, **671**, **676**, **687**, **697**, **757**, **791**, **823**
  enterocelo, 322
  esquizocelo, 322
  perivisceral, 642
Celomaductos, 133
Célula(s), **10**, 52 sigs., **56**, **57**, **317**
  axiales, **457**
  caliciforme, **98**
  cartilaginosas, **68**
  ciclo, **62-65**
  ciliadas, 67, 177, **178**
  cloragógenas, **521**
  columnares, **66**, **591**
  corneógenas, 571, **572**
  de Leydig (intersticiales), 152
  de neuroglia, 158
  de Purkinje, **73**
  de Schwann, 72, **73**
  de sostén, **174**
  del rabdito, **415**
  del tapete, 571
  epiteliales, **98**, **353**, **356**, **378**, **520**
  epiteliodigestiva, **390**
  epiteliomusculares, 379, **390**
  espesativa, **380**
  estructura, 55
  eucarióticas, 55
  flageladas, 67, **390**
  flamígeras, **132**, **133**, 414, **415**
  foliculares, **575**
  formativas, 414, **415**
  fotorreceptoras, **520**, 524
  fundadora, **317**, 380
  germen, *véase* Células sexuales
  germinativas, 66, **188**, 225, 352
  glandulares, **67**, **390**, **415**, **520**, **521**
  grasas, **68**
  historia, 52
  intersticiales, **148**, 152, **390**
  membranas, 55, **58**
  mesenquimáticas, **68**
  mesoblásticas, **526**
  motora, **73**
  musculares, 71, **72**
  nerviosas, **73**, **180**, **390**, **394**, **415**. *Véase también* Neuronas
  neurosecretoras, **145**, 146, 147
  olfatorias, **175**, 757
  óseas, **69**, 70
  parafoliculares, 150
  parietales, 97
  pigmentarias, **68**, **179**
    basales, 571, **572**
    distales, 573
  principales, estómago, 98
  procarióticas, 55
  riñón, 439
  sanguíneas, **504**. *Véanse también* Eritrocitos, Leucocitos
  secretoras de nácar, **502**
  sensitivas *o* sensoriales, 68, **174**, **177**, **179**, **390**, 392, **415**, **520**, **523**
    ciliadas, 177
  setígera, **591**
  sexuales *o* células germen, **73**, 185
    maduración, **188**
    origen, 187
  somáticas, 66, 225, 354
  tamaño, **53**
  tendinosas, **68**
  teoría, 53
Celularización, teoría, **328**
Celulosa, 30
Cemento, **95**, **291**, 823, **831**
Cendrolénidos (CENDROLENIDAE), 748
Cenocorixa, **619**
Cenoléstidos (CAENOLESTIDAE), 839
Cenosarco, **396**
Cenotecalios (COENOTHECALIA), 407
Cenozoico, **270**, **271**
Centolla, 585
Centrárquidos (CENTRARCHIDAE), 720
Centriolos, **56**, 62, **64**
Centriscus, 719
Centrocercus urophasianus, 269, 811
Centroderes, 453
Centrolecito, huevo, **320**, 321
Centrolene, 748
Centrómero (cinetocoro), 63, **64**
Centrosoma, 63, **65**
Centruroides, 548, 553
Cepedia, 370
†*Cephalaspis*, 339, 681
Cephalobaena tetrapoda, 473
Cephalodasys, 452
Cephalodiscus, 338, 483, 484
Cepillo
  del polen, 598, **599**
  ocular, 598
Cerambícidos (CERAMBYCIDAE), **631**, 633
Cerastes cerastes, 781
Ceratias, 707, 718
Ceratiomyxia, 371
Ceratitis, **287**

Ceratitis
  capitata, 629
Ceratium, 330, 351, 369
Ceratodóntidos (CERATODONTIDAE), 713
†*Ceratodus,* 713
Ceratophyllus, 630
Ceratoporella, 331, 386
†Ceratopsios (CERATOPSIA), 782
Ceratos, 514
Ceratosos (KERATOSA), 385
Ceratostomella, **608**
Ceratotherium, 851
Cercarias, 419, **421**
Cercetas, 809
Cerco, **590,** 591
Cercomonas, **352**
Cercópidos (CERCOPIDAE), **620**
Cercopiteco, 842
Cercopitecoideos (CERCOPITHECOIDEA),842
Cercopithecus, 842
Cerdas, **177, 479, 787,** 788, 828
Cerdo, 851
  del Viejo Mundo, 851
  del Nuevo Mundo, 851
  fórmula dentaria, 830
  hormiguero del Cabo, 850
  parásitos, 441-**442**
Cerebelo, **95, 163,** 164, **166, 167, 168,** 688, **689, 733, 823,** 827
Cerebratulus, 333, 432
Cerebro, **95, 167, 414, 470, 473,** 477, **509, 520, 534, 548, 552, 569,** 593, **594,** 678, **733, 823**
  anterior. *Véase* Prosencéfalo
  medio, **163,** 164, **170, 733**
  humano, peso medio, 858
  posterior. *Véase* Rombencéfalo
Ceresa bubalus, 621
Cereus pedunculatus, 402
Ceriantarios (CERIANTHARIA), **388,** 408
Cerianthus, **388,** 402, 408
Cermatia forceps, 561
Cernícalo yanqui, 811
Cerrhonotus, 778
Certhidea, **308**
CERTHIDAE, 816
Cérvidos (CERVIDAE), 852
Cervus,
  canadensis, 852
  elaphus, 852
Céstidos (CESTIDA), 411
Cesto del polen, 598, **599**
Cestodarios (CESTODARIA), **423,** 429
Cestodos (CESTODA), **332,** 333, 413, **423, 424,** 425, 429
Cestum, 332, **409,** 410
Cetáceos (CETACEA), 846, **847**
α-ceto-glutárico, ácido, **43**
Cethorhinus maximus, 687, 694
CG, *véase* Gonadotropina coriónica
Cianocobalamina, **106**
Cicadelas, 620
Cicadélidos (CICADELLIDAE), **620**
Cicádidos (CICADIDAE), **620**
Cicindela, 630, **631**
Cicindelas, 630, **631**
Cicindélidos (CICINDELIDAE), 630, **631**
Cíclidos (CICHLIDAE). 721
Ciclo(s),
  celular, **62-65**
  de Krebs, *véase* Krebs, ciclo
  del ácido cítrico, *véase* Krebs, ciclo
  del estro, 834
  menstrual, **862**
  mineral, **241**
  químicos en la Naturaleza, 240
Ciclofilídeos (CYCLOPHYLLIDEA), 425, 429
Ciclomorfosis, 579
Ciclopoides (CYCLOPOIDA), **575,** 584
Ciclorrafos (CYCLORRHAPHA), 629
Ciclorrágidos (CYCLORHAGIDA), 453
Ciclosis, 109
Ciclóstomos (CYCLOSTOMATA), **339, 663,** 675-682
  características, 675
  clasificación, 681-682
  historia natural, 678
  relaciones con el hombre, 680
  reproducción, 679
Ciconiformes (CICONIFORMES), 809, **810**
Cichlasoma, 721
Cidáridos (CIDAROIDA), 657
Cidaris, 657
Cidípida, larva, 410
Cidípidos (CYDIPPIDA), 411
Ciego(s), **94, 470, 498, 509, 534, 549, 552, 791,** 824
  gástricos, **592**
  hepáticos, **481, 646,** 647
  pilóricos, **697,** 700
  rectales, **646**
Ciempiés, **317,** 337, **540,** 546, **556,** 561
  costumbres, 556
  de jardín, 337, **557,** 562
  doméstico, 561
  estructura, 556
  respiración, 556
  sistema circulatorio, 556
    digestivo, 556
    reproductor, 556
Ciencia, 8
  campos especializados, 9
Ciervo, 852
  americano, 852
  común europeo, 852
  cráneo y dientes, **830**
  de cola blanca, 852
    negra, **828,** 852
  volante, 632
Cifonauta, larva, **325**
Cigarra, 619, 620
  periódica, **620**
Cigarrilla, **620**
Cigüeñas, 809
Ciliados (CILIATA), **317,** 330, **331, 342, 358, 367, 368,** 372
Cilióforos (CILIOPHORA), 330, 358, 372
Cilios, **67,** 71, **325,** 359, **410, 448, 504**
  estructura, **71**
Cimbex americanus, 634
Cimex, **619**
  lectularius, 619
Cimícidos (CIMICIDAE), **619**
CINCLIDAE, 816
Cinclus, 815
Cinetodesmas, 359
Cinetoplástidos (KINETOPLASTIDA), 353, 369
Cinesis, 603
Cinetocoro, 63
Cinetosoma, 359
Cínife(s)
  de los crisantemos, 628
  de los hongos, **610,** 628
  del búfalo, 628
  productores de agallas, 628
Cinípidos (CINIPIDAE), **634,** 635
Cinnetia, 359
Cinocilio, 176
Cintura
  escapular, 81, 686, 699, **729,** 789, 821
  pélvica, **78,** 81, 686, 730, **764,** 790, 821
  torácica, **78**
Cinturón, **475,** 492, **493**
  de Venus, 332, 410
Ciona, 338, 666, 668, 673
Ciprínidos (CYPRINIDAE), 717
Cipriniformes (CYPRINIFORMES), 716
Ciprinodóntidos (CYPRINODONTIDAE), 718
Ciprinodontoideos (CYPRINODONTOIDEI), 718
Circulación
  anfibios, **119,** 724
  aves, **119,** 784
  mamíferos, **119**
  osteictíes, 695
  peces, **119**
  vertebrados, **119.** *Véase también* Sistema circulatorio
Circunvoluciones, 825
Circulifer, **608**
  tenellus, 621
Cirolana, 585
  harfordi, **578**
Cirratulus, **536,** 537
Cirripedos (CIRRIPEDIA), 576, 580, **581, 582,** 584
Cirro(s), **424, 454,** 529, **655, 669**
  anales, **528,** 529
  bucales, 670
Cisne, 809
  silbón, 809
Cisticerco, 425
Cistina, **32**
†Cistoideos (CYSTOIDEA), **270, 271, 641,** 656
Cistrón, 225
Citellus, 845
Citocromo, **39**
  oxidasa, **39**
Citofaringe, 350, **358,** 359, 398, **401,** 466
Citogamia, 366
Citogenética, 295
Citología, 9, 53
Citopigio, **358,** 359
Citoplasma, **188**
Citoprocto, 359
Citoquinesis, 64
Citosina, 37
Citostoma, **350, 358,** 359
Cítrico, ácido, 42, **43**
Citrulina, **137**
Civeta, 848
Cladóceros (CLADOCERA), 583
Cladócopos (CLADOCOPA), 583
Cladogénesis, 298
†Cladoselacios (CLADOSELACHII), 692
†*Cladoselache,* 685, 692
Clamidoselácidos (CHLAMYDOSELACHIDAE), 692
Clamidoselaciformes (CHLAMYDOSELACHIFORMES), 692
Clarius, 708
  batrachus, 708
Clase, 319
Clasificación, 315-340
  acantocéfalos, 455
  anélidos, 536
  anfibios, 745
  artrópodos, 543, 557, 582
  aves, 807
  braquiópodos, 467
  briozoos, 463
  características embriológicas, 320
  ciclóstomos, 681
  cnidarios, 404
  condrictíes, 692
Clasificación
  crenóforos, 410
  entoproctos, 46
  equinodermos,
  equiuros, 472
  dificultades, 32
  gastrotricos, 45
  gnatostomúlido
  hemicordados,
  historia, 325
  hombre, 871
  insectos, 611
  mesozoos, 457
  moluscos, 511
  nematodos, 444
  nematomorfos,
  nemertinos, 432
  osteictíes, 712
  pentastómidos,
  platelmintos, 42
  pogonóforos, 4
  poríferos, 384
  protozoos, 368
  quinorrincos, 4
  reptiles, 772
  rotíferos, 450
  tardígrados, 475
  vertebrados, 67
Clathrina, 385
Clathrulina, 371
Clavagella, 515
Clavícula, **78, 81,**
Clavularia, 407
Clemmys, 773
  marmorata, **lám**
Clevelandia, 721
Clima, 236, 880
Climacia, 623
†*Climatius,* 685, 71
Clímax, 255
Clinas, 303
Cliona, 331, 384,
Cliopsis, 514
Clipeastéridos (CL
Clípeo, 589, **590**
Clistogastros (CL
Clitelados, 528
Clitelo, **519, 525**
Clítoris, 826, **860**
Cloaca, 7, **93, 94**
  686, **733, 7**
Clon, 364
Clonopsis gallicus
Clonorchis, **422**
Clordán, 881
Clorocruorina, 13
Clorohydra, 248,
Cloromonádidos
Cloroplastos, **300**
Clorhídrico, ácid
Club de Roma, 8
Clupea harengus,
Clupeidos (CLUP
Clupeiformes (CL
Clupeomorfos (C
Clypeaster, 658
Cnemidophorus,
Cnidarios (CNID
  características,
  clasificación, 4
  fósiles, 404
  órganos de los
  ojos, **179**
  reproducción,
  tamaño, 389

764, 790, 821

717
RMES), 716
DONTIDAE), 718
NODONTOIDEI),

también Sistema

76, 580, **581**, **582**,

, **669**

70, **271**, **641**, 656

398, **401**, 466

583
, 583

CHII), 692

DOSELACHI-

AMYDOSELACHI-

cas, 320

Clasificación
  crenóforos, 410
  entoproctos, 468
  equinodermos, 656
  equiuros, 472
  dificultades, 325
  gastrotricos, 452
  gnatostomúlidos, 459
  hemicordados, 484
  historia, 325
  hombre, 871
  insectos, 611
  mesozoos, 457
  moluscos, 511
  nematodos, 444
  nematomorfos, 447
  nemertinos, 432
  osteicties, 712
  pentastómidos, 473
  platelmintos, 427
  pogonóforos, 476
  poríferos, 384
  protozoos, 368
  quinorrincos, 453
  reptiles, 772
  rotíferos, 450
  tardígrados, 475
  vertebrados, 672
Clathrina, 385
Clathrulina, 371
Clavagella, 515
Clavícula, **78**, **81**, **729**, **789**, 821, **822**
Clavularia, 407
Clemmys, 773
  marmorata, **lám. 4**
Clevelandia, 721
Clima, 236, 880
Climacia, 623
†*Climatius,* 685, 712
Clímax, 255
Clinas, 303
Cliona, 331, 384, 385, 514
Cliopsis, 514
Clipeastéridos (CLYPEASTEROIDA), 658
Clipeo, 589, **590**
Clistogastros (CLISTOGASTRA), 634
Clitelados, 528
Clitelo, **519**, **525**
Clítoris, 826, **860**
Cloaca, 7, **93**, 94, **134**, 135, **448**, **653**, **671**, 686, **733**, **757**, **791**, **795**, **835**
Clon, 364
Clonopsis gallicus, 614
Clonorchis, **422**
Clordán, 881
Clorocruorina, 131
Clorohydra, 248, 403
Cloromonádidos (CHLOROMONADIDA), 369
Cloroplastos, **300**, 350
Clorhídrico, ácido, 97
Club de Roma, 886
Clupea harengus, 715
Clupeidos (CLUPEIDAE), 715
Clupeiformes (CLUPEIFORMES), 715
Clupeomorfos (CLUPEOMORPHA), 715
Clypeaster, 658
Cnemidophorus, 193, 768, 777
Cnidarios (CNIDARIA), **317**, **331**, 387-408
  características, 388
  clasificación, 404
  fósiles, 404
  órganos de los sentidos, **173**
  ojos, **179**
  reproducción, **405**
  tamaño, 389
Cuidoblastos, **391**
Cnidocilo, **391**
Cnidocito, 391
Cnidosporidios, 358
Cnidósporos (CNIDOSPORA), 330, 372
Coagulación de la sangre, 113
Coágulo, 113
Coanas, **277**, 757, 792
Coanocitos, 93, 376, **378**, **379**, **381**
Coanoflagélidos (CHOANOFLAGELLIDA), 353, 369
Cobijo, 245, 859
  inadecuado, 859
Cobra, 780
  de la India, **781**
Cobre, 870, 882, 883
Coccidios (COCCIDIA), 355, 371
Coccidium, 371
Cóccidos (COCCIDAE), **620**, 621
Coccinélidos (COCCINELLIDAE), 607, **631**, 632
Coccinella, 632
Coccolithus, 368
†*Coccosteus,* 692
Coccyzus, 813
Cóclea, 177, **178**, 794
Cocodrílidos (CROCODYLIDAE), 753, **754**, 782
Cocodrilo(s) (CROCODILIA), **271**, **280**, 753, **754**, 782
  americano, 782
  del Nilo, 782
  esqueleto, **756**
Cocolitofóridos (COCCOLITHOPHORIDA), 368
Cochinillas, **609**, 619, **620**, 621
  de humedad, **577**, 585
  de San José, **620**, 621
Código genético, 47
Codominancia, 213
  herencia, **214**
Codorniz, 811
  de California, **803**, 811
Codosiga, **352**, 353, 369
Coeloplana, 411
Coenocorixa, 618
Coenzima, 34
  A, 42, **43**, 46
Cohesión, 19
Cohombro de mar, **317**, 338, **640**, **643**, 653
  alimento, 242
  estructura, 653
  historia natural, 654
  sistema digestivo, 653
Cojinetes, 591, 820
Cola, 80, **205**, 479, **669**, 676, 685, 696, 786, 796, 820, 826
  dificerca, **705**
  heterocerca, **705**
  homocerca, **705**
Colaptes, 815
Colecistoquinina, 101, 150
Colémbolos (COLLEMBOLA), 588, **609**, 611, **612**
Colenocitos, 381
Coleoideos (COLEOIDEA), 515
Coleonyx, 776
  variegatus, **776**
Coleópteros (COLEOPTERA), **608**, **609**, 630, **631**, **633**
Colesterol, **31**
Colesthetus subpunctatus, **748**
Colias eurytheme, **626**, 627
Coliformes (COLIIFORMES), 814
Colimbo, 812
  grande, **812**
Colín de Virginia, **811**
Colinus virginianus, **811**
Colius, 814
Colmena, 601
Colmillo de mar, **317**, **487**, **494**
Colmillos, 762, **769**, 770
Coloblastos, 409
Colobognatos (COLOBOGNATHA), 562
Coloide, 24, **148**
Colon, 94, **95**, 99, **121**, **170**, **859**
Colonias, 249, **396**
Coloración, 759, 828
  de advertencia, 299
  protectora, 795
Colorantes vitales, 53
Colores estructurales, 788
Colossendeis, 558
Colpocephalum, 617
Colquicina, **64**
Coluber, 780
  constrictor, 780
Colúbridos (COLUBRIDAE), 780
Colubrinos (COLUBRINAE), 780
Columba
  fasciata, 812
  oenas, 812
  palumbus, 812
Colúmbidos (COLUMBIDAE), 812
Columbiformes (COLUMBIFORMES), 814
Columela, 177, 178, **188**, **738**, 825
Columella auris, 794
Columna
  geológica, 285
  vertebral, **78**, 80, **81**, **662**, 686, 688, 755, 821
Collalbas, 816
Collar, **481**, **482**, 508
Collotheca, **449**
Comadreja, 848
  de cola larga, **848**
Combustibles fósiles, 882
Comedores de esponjas, 623
Comensalismo, 248
Competencia, 246
  intraespecífica, 246
Comportamiento
  ameba, 346
  de limpieza, 577
  hidra, 393
  insectos, 603
  Paramecium, 362
Compuesto(s)
  carbamino, 131
  orgánicos, 27-28
  químico, 23
Comunidad, 236
  biótica, 254
  especies dominantes, 254
  estratificación, 254
Concoecia, 583
Concostráceos (CONCHOSTRACA), 583
Concha, 76
  braquiópodo, **77**
  molusco, **77**, 486, **488**, **491**, **494**, **498**, **502**, **503**, **504**, **510**
  equinoideo, **651**, **652**
  roca, **500**, 513
  turbante, **500**
  zapatilla, 497, **500**, 513
†Condilartros (CONDYLARTHRA), 837, 849
Cóndilo occipital, 789, 821
Condocráneo, 686
Cóndor de California, 810
Condricties (CHONDRICHTHYES), **339**, **663**, 683-694

Condricties
  características, 683
  clasificación, 692
  esqueleto, 683
  estructura, 690
  excreción, 683
  evolución, 690
  formas fósiles, 691
  historia natural, 690
  natación, **690**
  relaciones con el hombre, 691
  reproducción, 683, 691
  respiración, 683
  tamaño, 685
Condróforos (CHONDROPHORA), 406
Condrósteos (CHONDROSTEI), 713
Conductillo(s),
  eferentes, **186**
  riñón, 135
  seminíferos, **148, 186,** 735
  urinífero, 733
Conducto(s)
  anular, 646, **647, 653**
  auditivo externo, 177, **178,** 758
  biliar, 686
  de Wolff, 688
  deferentes, **145, 186.** *Véase también* Vaso deferente
  del veneno, **548**
  espermáticos, **480, 519**
  excretor, **424, 448, 498, 671**
  eyaculador, 437, 594, **595, 859**
  galactóforo, **829**
  genital, **671**
  hermafrodita, 499
  inguinal, 826
  inhalantes, 378, **379**
  nefridial, **464**
  neural, **169**
  olfatorio, **168, 689**
  ópticos, **167**
  ováricos, **592**
  pétreo, 646, **647, 652**
  radiales, 362, 378, **379, 645,** 646, 651
  salival, **592**
  sexuales, **186**
  torácico, 116, **121**
  urogenital, **134**
  vitelino, **420**
Conectivo(s), **523, 571, 592, 594**
  circumesofágicos, 571
  circumfaringeos, 523
Conejo, **835,** 844
  americano, **844**
  cola de algodón, 844
  (*o* conejillo) de Indias, 846
    cruzamiento consanguíneo, 227
    cruzamiento dihíbrido, **215**
    curva de aumento de peso, **863**
  europeo, 845
  herencia, 218
  útero, **835**
Conjugación, 185
  Paramecium, 364
Conjuntiva, **180**
Cono
  arterioso, 700, 730, **731**
  cristalino, 571, **572**
  de fecundación, 193
Conocyema, 458
†*Conorytes,* 843
Conos, 179, 180
Conotriquidos (CHONOTRICHIDA), 372
Conquiliología, 485
Consumidores
  primarios, 242
  secundarios, 242
Contaminación, 878, **885**
Continentes, puentes terrestres, 260
Contracción
  muscular, **84,** 85-90
    energía, 89
  tetánica, 84
Contrasombreado, **298,** 299, 795
Contraveneno, 770
Control
  hormonal de la reproducción, 861
  neuroendocrino, 143
Conuropsis carolinensis, 813
Conus, **490,** 497, 513
Convergencia adaptativa, 298, **299**
Convoluta, 417, 427
Copa de Neptuno, **376**
Copépodos (COPEPODA), **577, 580, 582,** 583
Copromonas, 369
Coraciformes (CORACIIFORMES), **814**
Coracoides, **78, 729, 789, 790**
Coragyps atratus, 810
Coral(es), **77, 270,** 400, 402
  córneo, **403**
  esqueleto, **77**
  pétreo, 388, **403**
  rojo, **404**
  tipos, **403**
  urticante, 332
Coralimorfarios (CORALLIMORPHARIA), 407
Corallium, 404, 407
Coraua goliath, 727
Corazón(es), **95, 100,** 109, **110, 170**
  anélidos, **520, 522**
  artrópodos, **549, 552, 569, 570**
  aves, **200, 791,** 792
  branquial, **509,** 510
  braquiópodos, **466**
  condricties, **687**
  cordados, **662, 666, 669, 671,** 675, **676, 677**
  dorsal, **492**
  hombre, **117, 121**
  insectos, 592
  linfáticos, 731
  mamíferos, **823,** 824
  moluscos, **491,** 492, **494, 498,** 503, **509, 510**
  osteicties, **697,** 700
  pogonóforos, **475**
  rana, 116
  reptiles, 753, **757**
  sistémico, 510
  válvulas, **117**
Corbícula, 598
Corbicula fluminea, 507
Cordados (CHORDATA), **317, 329,** 338, **339,** 478, 483, 640, 661, **662,** 672, 855
  características, 661
  divisiones, 661
  esqueleto, 661
  evolución, 661
  inferiores, 661-673
  origen, 661
  rasgos generales, 664
  sistema circulatorio, 662, 665
    reproductor, 661
    respiratorio, 665
Corderos, mutaciones, 226
Cordéumidos (CHORDEUMIDA), 562
Cordílidos (CORDYLIDAE), 777
Cordioideos (CORDIOIDEA), 447
Cordius robustus, 447
Cordomesodermo, 195
Cordón espermático, 826
  nervioso, **95, 110,** 162, **324, 414, 415, 424,** 436, **446, 470, 473, 477, 482, 491, 520, 521, 522, 523, 526, 530, 534, 569, 592, 594,** 661, **662,** 665, **666, 669, 671,** 672, **676, 677,** 678, **687,** 688, 701, **757, 791,** 794, 825
    dorsal, **317, 436, 482**
    ventral, **436,** 571
  umbilical, **203**
Cordylophora, 405
Cordylus, 778
Corea de Huntington, **232**
Corégono, 716
Coregonus, 716
Coreidos (COREIDAE), **619**
Corioalantoides, 203
Corion, **201, 202, 203, 596,** 597, 767
Corístidos (CHORISTIDA), 385
Coríxidos (CORIXIDAE), 618, **619**
Cormoranes, 809
Córnea, **179, 180,** 571, **572**
Cornuspiroides, **350**
Coroides, 179, **180**
Corona
  diente, 823, **831**
  rotífero, **448**
Coronados (CORONATAE), **390,** 408
Corpúsculo(s), 522
  ameboides, 570
  polar, **188, 189,** 191, **199, 741**
  sanguíneos, 70
  sensitivos, 176
  sexual de Barr, 233
Correlimos, **797,** 812
Corrodentes (CORRODENTIA), 618
Corteza, 821
  cerebral, **166, 168**
  óvulo, 191
  suprarrenal, 151
Corti, órgano, 177, **178**
Corticosterona, 152
Cortisol, 152
Cortisona, **31**
CORVIDAE, 816
Corvus, 340, 815
Corydalis cornuta, 622
Corymorpha, 405
Corynactis, 407
  californica, **391**
†*Coryphodon,* 850
Corythucha, **619**
Cósidos (COSSIDAE), **624,** 625
Cosmozoica, teoría, 277
Costillas, **78, 81, 95, 697, 764, 789, 791,** 792
  abdominales, **756**
  cartilaginosas, **822**
  cervicales, 755, **756**
  óseas, **822**
  pleurales, **80**
  torácicas, **756**
Costumbres reproductoras, 194
Cótidos (COTTIDAE), 720
†Cotilosaurios (COTYLOSAURIA), 770, 772
Cotingas, 815
COTINGIDAE, 815
Coto, 717, 720
  pardo, 717
Cottus, 720
Cotylaspis, 419
Cowper, glándulas, *véase* Glándulas bulbouretrales
Coxa, **590,** 591
Coyote, 847
Cráneo, **78,** 80, **81, 509,** 697, 698, **822, 830**
  humano, 857
Crania, 467
Craspedacusta so
Crassostrea virgin
Creación especial,
Creagrus furcatus,
Creatina, **85**
Crecimiento, **73**
  alométrico, 606
†Creodontos (CRE
Creophilus, 631
Crepidula, 497, **50**
Creseis, **500, 513,**
Cresta(s), 58, 786
  genital, **481**
  neurales, 198
Cretácico, **270, 27**
Cretinismo, 149
Crías
  altriciales, 804,
  precoces, 804, 8
Cribrostomum, **35**
Cricétidos (CRICE
Crinoideos (CRIN
    639, **640, 6**
  estructura, 655
  historia natural,
Crinozoos (CRIN
Criptobiosis, 474
Criptobrancoideos
    749
Criptobránquidos
    749
Criptocerados (CR
Criptódiros (CRY
Criptomonádidos
Criptoquirdia, 834
Criptostigmados (
Crisia, 463
Crisídidos (CHRY
Crisomela, **631,** 6
Crisomélidos (CH
Crisomonádidos (
Crisópidos (CHRY
Cristalino, 179, **18**
Cristatella, **461**
  mucedo, 463
Crithidia, 353, 36
Crocodylus
  acutus, 782
  niloticus, 782
Cromadóridos (C
Cromadorinos (C
Cromátidas, 63, **6**
  hermanas, 189
Cromatina, **57,** 61
  sexual *o* corpús
Cromatóforos, 14
Cromatoforotropi
Cromóforo, 180
Cromosomas, **56,**
  deleción, 226
  duplicación, 22
  entrecruzamient
  gigantes, 222, 2
  homólogos, 187
    entrecruzamie
  humanos, **64**
  mapas, 222, **223**
  plumosos, 191
  sexuales, **64,** 21
  X, 219
  Y, 219
Crosopterigios (C
Crotalinos (CROT
Crótalo atroz, 781

324, 414, 415, 424,
477, 482, 491, 520,
530, 534, 569, 592,
566, 669, 671, 672,
688, 701, **757, 791,**
9
5, 597, 767
385
18, 619
2
, 390, 408
9, 741
TIA), 618
625
764, 789, 791, 792
194
IRIA), 770, 772
Glándulas bulbo-
97, 698, **822, 830**

Crania, 467
Craspedacusta sowerbyi, 405
Crassostrea virginica, 506
Creación especial, 277
Creagrus furcatus, **lám. 3**
Creatina, **85**
Crecimiento, **73**
  alométrico, 606
†Creodontos (CREODONTA), 837, 847
Creophilus, 631
Crepidula, 497, **500,** 513
Creseis, **500, 513, 514**
Cresta(s), 58, 786
  genital, **481**
  neurales, 198
Cretácico, **270, 271, 287**
Cretinismo, 149
Crías
  altriciales, 804, 835
  precoces, 804, 835
Cribrostomum, **350**
Cricétidos (CRICETIDAE), 846
Crinoideos (CRINOIDEA), **270, 271, 337,** 338, 639, **640, 643, 655,** 657
  estructura, 655
  historia natural, 655
Crinozoos (CRINOZOA), 656
Criptobiosis, 474
Criptobrancoideos (CRYPTOBRANCHOIDEA), **749**
Criptobránquidos (CRYPTOBRANCHIDAE), 749
Criptocerados (CRYPTOCERATA), 618
Criptódiros (CRYPTODIRA), 772
Criptomonádidos (CRYPTOMONADIDA), 369
Criptoquirdia, 834
Criptostigmados (CRYPTOSTIGMATA), 561
Crisia, 463
Crisídidos (CHRYSIDIDAE), **634,** 636
Crisomela, **631,** 632
Crisomélidos (CHRYSOMELIDAE), **631,** 632
Crisomonádidos (CHRYSOMONADIDA), 368
Crisópidos (CHRYSOPIDAE), **623**
Cristalino, 179, **180,** 571
Cristatella, **461**
  mucedo, 463
Crithidia, 353, 369
Crocodylus
  acutus, 782
  niloticus, 782
Cromadóridos (CHROMADORIDA), 444
Cromadorinos (CHROMADORINA), 444
Cromátidas, 63, **64**
  hermanas, 189
Cromatina, **57,** 61, 189
  sexual *o* corpúsculo de Barr, 233
Cromatóforos, 145, 520, 704, **728,** 759
Cromatoforotropinas, 145
Cromóforo, 180
Cromosomas, **56,** 61, **64, 65, 188, 189**
  deleción, 226
  duplicación, 226
  entrecruzamiento, 222
  gigantes, 222, **223**
  homólogos, 187
    entrecruzamiento, **222**
  humanos, **64**
  mapas, 222, **223**
  plumosos, 191
  sexuales, **64,** 219
  X, 219
  Y, 219
Crosopterigios (CROSSOPTERYGII), 712
Crotalinos (CROTALINAE), 781
Crótalo atroz, 781
  cornudo, **763,** 781
  de bosque, 781
  de cascabel, 781
  diamantino, 781
  enano, 781
  mudo, 781
  verde, **781**
Crotalus, 781
  adamanteus, 781
  atrox, 781
  ceraster, **763,** 781
  horridus, 781
  viridis, **781**
Crotaphytus, 776
  collaris, **777**
Crustáceos (CRUSTACEA), **77, 190,** 247, **271, 336,** 337, 539, **540,** 542, **543,** 556, 561, **564-586**
  características, 564
  comensales, 580
  cubierta del cuerpo, 564, 565, 566
  espermatozoides, **190**
  esqueleto, **77**
  evolución, 565
  excreción, 564
  inferiores, 579
  larva, 578-**579**
  órganos de los sentidos, 565
  óvulos, **190**
  parásitos, 580, **582**
  rasgos generales, 565
  relaciones con el hombre, 582
  reproducción, 564
  respiración, 564
  sistema circulatorio, 565
    endocrino, **145**
    excretor, 565
    nervioso, 565
Cruzamiento, 214
  al azar, 229
  de prueba, 214, **215**
  dihíbrido, 214
    apareamientos, **216**
    conejo de Indias, 215
  consanguíneo, 227
  monohíbrido, 210, **211**
    genética, **212**
    herencia, **212**
  no consanguíneos, 227
  recíproco, 221
  retrógrado, 214
Crymatogaster, 721
  aggregata, **720**
Cryptobranchus, 150, 736, **740,** 743
  alleganiensis, **749**
Cryptocellus, 560
Cryptocercus, 354
Cryptochiton, 491, 512
Ctenícidos (CTENIZIDAE), 559
Ctenidios, 486, 487, **488,** 491, 496, 502, 503
Ctenodiscus, 659
Ctenóforos (CTENOPHORA), **317, 328, 329, 331,** 332, 387, 408-411
  características, 408
  estructura, 409, **410**
  historia natural, 410
Ctenophalides canis, 630
  felis, **630**
Ctenoplana, **409,** 410, 411
Ctenostomas (CTENOSTOMATA), 463
Cuadrado, **764**
Cuadríceps, **81**
Cuajar, **832**
Cuaternario, **270**
Cubierta
  del aguijón, 598-599
  del cuerpo, 74, 75-77, **464, 470, 522, 552,** 755, **787**
    acantocéfalos, **454**
    anélidos, 517
    anfibios, 735
    antozoos, **401**
    artrópodos, 540, 542
    aves, 784
    braquiópodos, 465
    cangrejo de río, 566
    cefalópodos, 508
    crustáceos, 564, 565, 566
    esponja, 376, **379**
    gallina doméstica, 786
    gato doméstico, 820
    hemicordados, 481, 482
    hombre, 856
    insectos, **591**
    invertebrados, 75
    lombriz de tierra, 520
    mamíferos, 820, 827
    nemertinos, 430
    perca amarilla, 697
    Peripatus, 477
    planarias, 414
    pogonóforos, 475
    quetognatos, 479
    reptiles, 758
    rotíferos, 448
    saltamontes, 589
    sanguijuela, 534
    Squalus, 685
    vertebrados, 76, 671
  vegetal, sucesión en la formación, **256**
Cúbito, **78, 79, 81, 279,** 789, **790,** 821, **822**
Cúbito-radial, **729**
Cubomedusas (CUBOMEDUSAE), 400, 406
Cucaracha, **609,** 613
  americana, 613, **614**
  común, 613
  negra, 613
  roja, 613
  rubia, 613
Cuco, 813
  oriental, 813
  piquigualdo, 813
Cuculiformes (CUCULIFORMES), 813
Cuculus
  canorus, 813
  saturatus, 813
Cucumaria, 653, 657
Cuello, 786, 820, 826
  del diente, **831**
  del útero, **859**
Cuerdas vocales, 127, **732,** 757, 824
Cuerno(s), **828**
  del útero, 826
  estructura y fases de crecimiento, **827**
Cuerpo(s)
  alados (corpora allata), **145, 147**
  basal, **56**
  calloso, **168,** 825
  cardíacos (corpora cardíaca), **145,** 146, **147**
  cavidades de tres líneas filogenéticas, **322**
  cubierta, *véase* Cubierta del cuerpo
  del útero, 826
  ejes, 197
  estriado, **166**
  humano, cambios con la edad, **863**
  grasos, 101, 592, 735
  lúteo, **862**
  mamilar, **153**
  parabasal, **353**
  paramiláceos, **350**

Cuerpo(s)
  pardos, 671
  pineal, 155, **163**, 164, 688, **689**
  pituitario, **167**
  regulación, 140
  restiforme, **689**
  simetría, 197
  temperatura, 142
  tipos de simetría, 325
  ultimobranquiales, **148**, 150
  vítreo, **179**
Cuervo, 340, 815, 816
Cuidados después de nacer, 805
Culebra(s)
  acuática, **780**
    de San Francisco, **lám. 3**
  corredoras, 780
  de la leche, 780
  vermiforme, 779
Culex, 371, **608**, **628**
  pipiens, 628
Culícidos (CULICIDAE), **628**
Cumáceos (CUMACEA), 585
Cumulados (CUMULATA), 428
Cunina, 406
Curculiónidos (CURCULIONIDAE), **610**, **631**, 633
Currucas, 816
Cuscús manchado, 839
Cuspidaria, 515
Cuterebra, 630
Cutícula, **67**, 76, **125**, **418**, 435, **436**, **446**, **462**, **466**, **520**, **521**, 529, **530**, 534, 542, 601
Cuvier, G., 282, 289, 665
Cyamus, 585
Cyanea, 406
  arctica, 389
Cyatholaimus, 444
Cyclops, 426, 444, **577**, 584
  viridis, 444
Cyclothone, 716
Cyclura, 776
Cylindrolaimus, 444
Cylindrophus, 780
Cymbulia, 514
Cymnothoa, 582
Cynocephalus, 840
†*Cynognathus*, 774
Cynomys, 832
Cypraea, 497, 513
Cypridina, 583
Cyprinodon macularius, 718
Cyprinus carpio, 717
Cypris, larva, 580, **581**, 582
Cypselurus, **718**
Cyrtodactylus kotschyi, 776
Cythereis, 583
Cytherella, 583

Chaetoderma, 334, 511
Chaetogaster, 518, 527, 528
Chaetogordius, 537
Chaetonotus, 452
Chaetopterus, 335, **532**, 537
Chaetura pelagica, 814
Chagas, enfermedad, **608**, 619
Chagrín, 691
Chajá, 809
Chalcides
  chalcides, 203, 777
  ocellatus, 777
Chamaea fasciata, 269, 816
CHAMAEIDAE, 816
Chamaeleo, 777
  bitaeniatus, **778**
  chamaeleon, **777**
Chamaesaura, 778
Chaos (Pelomyxa), 370
Chaparral, **268**, 269
Chapúes, 816
Charadrius vociferus, **803**, **805**, **812**
Charina bottae, **779**
Charnela, **501**
Chelodina, 774
Cheloepus, 843
Chelonia, 774
  mydas, **775**
Chelydra serpentina, **773**
Chelys fimbriata, 774
Chen hyperborea, 809
Chiggers, 560
Chilomastix, 370
Chilomycterus, **696**
Chimaera, 339, 693
  colliei, 684
Chimpancé, 842, **843**
Chinches, **608**, **609**
  asesinas, 146, 618, **619**
  de agua gigantes, 618, **619**
  de campo, **619**
  de encaje, **619**
  de las camas, **619**
  de las cucurbitáceas, **619**
  de las plantas, **619**
  hediondas, 619
  harinosas, 621
  verdaderas, 618
Chingolito melodio, **815**
Chingolo piquiblanco, **790**
Chipmunk, 845
Chiridota, 657
Chironectes, **839**
Chironex, 406
  fleckeri, 400
Chironomus, 257, **627**, 628
Chiropsalmus, 406
Chiton, 334
Chlamydomonas nivalis, 369
Chlamydoselachus anquineus, 692
Chloridea empusa, 585
Chlorohydra viridissima, 389
Chocha perdiz americana, 812
Chochín, 816
  americano, **815**
Choeropsis liberiensis, 852
Chondronema, 445
Chordeiles minor, **813**, 814
Chorlitejo culirrojo, **803**, **805**, **812**
Chorlito, **256**
Chotacabras, 813
  americano, 799
  gris, 813
  pardo, 813
  yanqui, **813**, 814
Chrysemys, 340, 754, **760**, 774
Chrysis, 636
Chrysobothris femorata, 632
Chrysochus, **631**
Chrysopa, 623
Chrysops, **608**, 629
  discalis, 629
Chromadora, 444
Chromidina, 372
Chromulina, 368
Chucualá o chuckwala, 766, 776
Chucho, 693
Chupasavias, 815

2,4-D, 881
Da Vinci, Leonardo, 284
Dactiloquirotas (DACTYLOCHIROTA), 657
Dactylanthus, 407
Dacus dorsalis, 629
Damán, 850
Danaus plexippus, **300**, 605, 627
DAP, *véase* Modelo de acción manifiesta
Daphnia, 337, **577**, 579, 582
  pulex, 583
Dardos, **436**, 437, 599
Darwin, Charles, 292, 302, **403**, 527
Darwin, Erasmus, 292
Darwin, pinzones, **306**
Darwinula, 583
Dasiátidos (DASYATIDAE), 693
Dasipódidos (DASYPODIDAE), 843
Dasiúridos (DASYURIDAE), 839
Dasiuro, 839
Dasyatis, 693
†*Dasyleptus*, 612
Dasypeltinos (DASYPELTINAE), 780
Dasypeltis, 780
Dasypus novemcinctus, 843
Dasyurus, 839
Dátiles de mar, 515
Daubentonia, 841
Daubentónidos (DAUBENTONIIDAE), 841
DDE, 882
DDT, 300, 618, 881, 882
Decápodos (DECAPODA), 515, **576-578**, 585
Dedos, 81, **448**, 788, 791, 792, 822
Deglución, alimento, **97**
Degradación del suelo, 876
Deirochelys, 774
Deleción, cromosomas, 226
Delfín, **299**, 846
  común, 846
Delphinus delphis, 846
Demo, 306
Demodex, **551**
  folliculorum, 561
Demospóngidos, Demosponjas (DEMOSPONGIAE), 331, **376**, **377**, 382, 385
Dendragapus, 811
Dendraster, 338, 651
Dendrita, 72, **73**, 158, **161**
Dendrobates, 748
Dendrobátidos (DENDROBATIDAE), 737, **748**
Dendrocerátidos (DENDROCERATIDA), 385
Dendrocoelum, 428
Dendrocopos pubescens, 815
  villosus, 815
Dendroctonus, **631**, 633
†*Dendrocystites*, **641**
Dendrodoris, 514
Dendrohyrax, 850
Dendroica, 815
Dendroicas, 815, 816
Dendrolagus, 839
Dendronotus, 514
Dendroquirotas (DENDROCHIROTA), 657
Dendrosoma, 367
Dendrostomum, 470
Dengue, 628
Denisonia, 780
Dentalium, 335, 485, **494**, 512
  rectius, **495**
Dentario, **764**, 818
Dentición, 823, 829
Dentículos, **702**
Dentina, **95**, **291**, **686**, **821**, 823
Depredador y presa, interacción, 246
Depredadores, **244**, 246
Deriva continental, **272**
  genética, 305
Dermacentor, **545**
Dermacentor
  andersoni, **552**,
  occidentalis, 55
  variabilis, 553,
Dermacentroxenu
Dermanyssus gall
Dermápteros (DE
Dermasterias, 659
  imbricata, **645**
Dermatemídidos (
Dermatemys maw
Dermatitis, **106**
Dermátomo, 200
Dermatophylus, 6
Dermestes, **631**
Derméstidos (DE
Dermis, 76, **77**, 2
    758, 759, **7**
Dermochelys cori
Dermópteros (DE
Dermoquélidos (
Deroceras, 514
Derocheilocarus
Desaminación, 46
Desarrollo, 195
  embrionario, 1
    brión; Rep
  ideas, 204
  mamíferos, 201
Descomponedores
Desdentados (EDE
Desechos orgánico
Deshidratación, 2
Desiertos, **268**, 26
Desmodus, 841
Desmognathus fus
Desmoscolex, **438**,
Desoxirribonucleic
Despolarización, **1**
Destrucción de los
Deterioro ambient
Detrito, 242
Deuteromerito, **35**
Deuterostomas (D
    322, 323, 3
  menores, 478
Devescovina, 370
Devónico, **270**, **27**
Diabetes, 151, 231
Diablo de Tasman
  del lodo, 749
Diabrotica, **608**, 6
Diadema, 643, 65
Diadematáceos (D
Diademátidos (DI
Diadophis, 299
Diáfisis, **79**
Diafragma, **95**, 12
Dialectos, 800
Dialeurodes, **820**
Diapausa, 146, 59
  embrionaria, 14
  temperatura óp
Diapheromera, 61
Diaptomus, 426,
Diarthronomyia
Diástole, 117
Diastylis, 585
†Diatrímidos (DIA
†*Diatryma*, 806, 81
Dibothriocephalus
Dibranquios (DIB
Dicamptodon, 73
  copei, 743
  ensatus, 751

:HIROTA), 657
627
ón manifiesta
403, 527
693
.E), 843
839
'AE), 780
ONIIDAE), 841
515, **576-578**, 585
'92, 822
5
njas (DEMOSPON-
7, 382, 385
ATIDAE), 737, **748**
OCERATIDA), 385
15
CHIROTA), 657
512
l, 823
acción, 246

Dermacentor
  andersoni, **552**, 553, 560, **608**
  occidentalis, 553, 560
  variabilis, 553, 560
Dermacentroxenus rickettsi, 560, **608**
Dermanyssus gallinae, 553, 560
Dermápteros (DERMAPTERA), **609**, **615**
Dermasterias, 659
  imbricata, **645**
Dermatemídidos (DERMATEMYDIDAE), 773
Dermatemys mawi, 773
Dermatitis, **106**
Dermátomo, 200
Dermatophylus, 630
Dermestes, **631**
Derméstidos (DERMESTIDAE), **631**, 632
Dermis, 76, **77**, 200, 534, **686**, **702**, **728**, **729**, **758**, 759, **787**
Dermochelys coriacea, 774
Dermópteros (DERMOPTERA), 840
Dermoquélidos (DERMOCHELYIDAE), 774
Deroceras, 514
Derocheilocarus typicus, 583
Desaminación, 46
Desarrollo, 195
  embrionario, 195-207. *Véase también* Embrión; Reproducción
  ideas, 204
  mamíferos, 201
Descomponedores, 244
Desdentados (EDENTATA), 843, **844**
Desechos orgánicos, **73**
Deshidratación, 28
Desiertos, **268**, 269
Desmodus, 841
Desmognathus fuscus, 751
Desmoscolex, **438**, 444
Desoxirribonucleico, ácido, *véase* DNA
Despolarización, **159**
Destrucción de los animales enemigos, 859
Deterioro ambiental, **877**
Detrito, 242
Deuteromerito, **355**
Deuterostomas (DEUTEROSTOMIA), **317**, **322**, 323, 337
  menores, 478
Devescovina, 370
Devónico, **270**, **271**
Diabetes, 151, 231
Diablo de Tasmania, 839
  del lodo, 749
Diabrotica, **608**, 633
Diadema, 643, 658
Diadematáceos (DIADEMATACEA), 657
Diademátidos (DIADEMATOIDA), 657
Diadophis, 299
Diáfisis, **79**
Diafragma, **95**, 127, **128**, **592**, **596**, **823**
Dialectos, 800
Dialeurodes, **820**
Diapausa, 146, 597
  embrionaria, 146
  temperatura óptima, 147
Diapheromera, 614
Diaptomus, 426, 584
Diarthronomyia chrysanthemi, 628
Diástole, 117
Diastylis, 585
†Diatrímidos (DIATRYMIDAE), 811
†*Diatryma*, 806, 811
Dibothriocephalus latus, **426**, **427**, 429
Dibranquios (DIBRANCHIA), 515
Dicamptodon, 738
  copei, 743
  ensatus, 751

Diceros, 851
Diciémidos (DICYEMIDA), 458
Diciemos (DICYEMA), 457
Dicrostonyx, 832
Dictiocerátidos (DICTYOCERATIDA), 385
Dicyema, **457**, 458
†*Dicynodon*, 774
Didélfidos (DIDELPHIDAE), 839
Didelphis, 340
Didermocerus, 851
Didinium, **367**, 372
Dieldrín, 881
Diencéfalo, **163**, 164, 166, 678, 688, **689**, **733**
Dientes, 94, 95, **441**, 448, 479, 492, **529**, 568, **652**, 676, **677**, 686, 698, 699, 762, 829, **830**, **831**, 857. *Véase también* Sistema digestivo
  de la charnela, 502
  del huevo, 767
  hombre, **95**
  mamíferos, 823
  maxilares, **727**
  vomerinos, **727**
Diestro, 834
Dieta equilibrada, 103
Diferenciación, factores, 204
Difflugia, 347, **349**, 370
Difosfoglicérico, ácido, **41**
Difusión, 24, **25**, **132**
  facilitada, 58
Digenéticos (DIGENEA), 419, 428
Digestión, **73**, 95
  control, 99
  enzimas, 96
  extracelular, 94
  hidra, 392
  hombre, 96
  intracelular, 93
  Paramecium, 360
Digitígrados, 820, **826**
Dihíbridos, 214
†*Dimetrodon*, 774
Dimorfa, especie, 301
†*Dinichthys*, 339, 692
†Dinoceros (DINOCERATA), 850
Dinoflagelados, 351
Dinoflagélidos (DINOFLAGELLIDA), 369
Dinophilus, 537
†*Dinornis*, 808
†Dinornites (DINORNITHES), 808
Dinornitiformes (DINORNITHIFORMES), **808**
†Dinosaurios, **271**, **317**, 782
  de pico de pato, 782
Dioctofimatinos (DIOCTOPHYMATINA), 444
Dioctophyma renale, 445
Diodon, 721
Dioico *o* gonocorístico, 185, 324
Diomedea exulans, 808
Diomedeidos (DIOMEDEIDAE), 808
Diotocardios (DIOTOCARDIA), 512
Dipéptidos, **102**
Dipléurula, larva, 643, **644**
Diploblástico, 323
†*Diplocaulus*, 745
Diplodinium, **368**, 373
  ecaudatum, **368**
†*Diplodocus*, 770, 782
Diploide, número, 187, **188**
Diplolepis, 635
Diplomonádidos (DIPLOMONADIDA), 370
Diplópodos (DIPLOPODA), **336**, 337, 539, **540**, **541**, 542, 543, 556, 561
Diplostráceos (DIPLOSTRACA), **577**, 583
Dipluros (DIPLURA), 557, 588, **609**, **612**
Dipnoos (DIPNOI), 701, 711, 712, **713**

Dipodomys, **845**, 846
Dipsánidos (DIPSANIDAE), 780
Dipsas, 780
Dípteros (DIPTERA), 549, 602, 605, **608**, **609**, **627**, **628**, **629**
Dipylidium, 333, 429
  caninum, 426, **608**, 617
Disacáridos, **102**
Disco, 644, **645**
  basal, 389
  intervertebral, **80**, 821
  oral, **401**
  pedio, **401**
Discoglósidos (DISCOGLOSIDAE), 746
Discoglossus, 191, 746
Disculicepitídeos (DISCULECEPITIDEA), 429
Disculiceps, 429
Disentería amebiana, **349**
Disociación química, **23**
Disogenia, 410
Dispholidus, 762
Dissosteira carolina, 589, 614
  longipennis, **589**
Distribución, 236, 258-274
  área, 258
  barreras biológicas, 259
    climáticas, 259
    físicas, 259
  castor, 258
  discontinua, 261
  ecológica, **258**, **263**
  factores reguladores, 259
  geográfica, **258**, 260
  geológica, 258, 269, **270**
  ley del mínimo, 259
  métodos, 259
Distancia genética, 308
  inmunológica, 308
Ditíscidos (DYTISCIDAE), 630, **631**
Ditrisios (DITRYSIA), 625
Divertículos faríngeos, **491**
División meiótica, 187
DNA, 36, **37**, 46-49, **56**, 59, **62**, 63, 191, 204, 225, 234, 308
  polimerasa, 38
  recombinante, 151, 234
  replicación, **188**
†*Docodon*, 838
†Docodontos (DOCODONTA), 838
Dólar de arena, 338, **640**, 651, 653, 657
Doliolaria, larva, 653, 656
Doliólidos (DOLIOLIDA), 673
Doliolum, 338, 668, **669**, 673
Domesticación, 870
Dominante, carácter, 211
Donacia, 633
Dorífora del Colorado, 632
Dorilaiminos (DORYLAIMINA), 444
Doris, **500**
Doropygus, 584
Dorylaimus, 444
Down, síndrome, 233
Draco, 776
Dracunculus medinensis, 444, 445
Dragón de Komodo, 755, 778
  de mar, 720
  volador, 776
Drepánidas, 261
Dromaeus, 807
Dromedario, 852
Drosofílidos (DROSOPHILIDAE), 629
Drosophila, 64, 294, 606
  alelos múltiples, 218
  color de los ojos, 218, **221**
  cromosomas, 219, **224**

Drosophila
    gigantes, 222, **223**
    salivales, 279
  factores letales, 218
  herencia ligada al sexo, **220,** 221
  mapas de cromosomas, **223**
  melanogaster, **210,** 629
  mutaciones, **226,** 295
Dryobates villosus, 815
Dryocopus, 815
  pileatus, **814**
†*Dryopithecus,* 865
Duela, **317,** 417
  de la sangre, 422
  del hígado, 332, 422
    china, 429
    del cordero, **420,** 428
      ciclo biológico, **421**
      músculos, 420
      sistema digestivo, **420**
      sistema excretor, **420**
      sistema reproductor, **420**
  intestinal, 422
  pulmonar, 422
Dugesia, **173,** 332, 417, 428
  regeneración, **184**
  tigrina, 413
Dugesiella, **545,** 553, 559
Dugong, 851
Dugong dugong, 851
Duodeno, **98**
Duplicación, cromosomas, 226
Duración media de la vida, 864
Duramadre, 164, **169**
Dycyema, 331
Dynastes hercules, 589
Dytiscus, 107, 631

Ebria, 369
Ebriidos (EBRIIDA), 369
Ecdisiotropina (ET), 146, **147,** 606
Ecdisis, 543, 573
Ecdisona, 146, 543, 606
Eciton, 635
Ecología, 9
  animal, 236-258
  y conservación, 257
Ecosistema, 254
  abierto, 255
  cerrado, 255
  degradación, 255
Ecotonos, 266
Ectocotyla, 427
Ectodermo, 197, **198, 199, 201, 202, 322, 324, 395, 402, 526**
Ectoparásitos, 247
Ectopistes migratorius, 805, 812
Ectoplasma, 343, **344,** 350, **358,** 359
Ectoproctos (ECTOPROCTA), 334, 463
Ecuación química, 23
Echeneis, 721
Echidnophaga gallinacea, 630
Echinarachnius, **640,** 651
Echiniscus, 337
Echinocardium, 658
Echinococcus, 429
  multilocularis, 426
  granulosus, **426**
Echinocyamus, 658
Echinodera, 333
Echinoderes, **453**
Echinolampas, 658
Echinoneus, 658
Echinophthirius horridus, 618
Echinorhynchus, 334
Echinosoma hoplacantha, 643
Echinosorex albus, 840
†*Echinosphaerites,* 656
Echinothuria, 658
Echinus, 658
Echiurus, 336, 471, 472
Echytraeus, 335
Edad
  del Bronce, 868
  del Cobre, 868
  del Hierro, 868
†*Edrioaster,* 657
†Edrioasteroideos (EDRIOASTEROIDEA), 567, **641**
Edwardsia, **388,** 402, 407
Efecto de invernadero, 880
Efectores, 158, **171, 176**
Efectos climáticos, 880
Efemerópteros (EPHEMEROPTERA), **609,** 613, **614**
Efímeras, **124, 125, 609,** 613, **614**
Efiras, 399, **400**
Egestión, **73**
Eglefino, 718
Egretta thula, 810
Eiders, 809
Eimeria, 371
  stiedae, 355, 371
Eimeriinos (EIMERIINA), 356, 371
Eisenia foetida, 525, 527
Elápidos (ELAPIDAE), 769, 780
Elasípodos (ELASIPODA), 657
Elasmobranquios (ELASMOBRANCHII), 692
  reproducción, 691
†*Elasmosaurus,* **771,** 775
Elatéridos (ELATERIDAE), **631,** 632
Electrocardiograma, 118
Electroforesis, 309
Electrólitos, 22
Electrones, **20,** 22
  sistema de transporte, **39,** 40
Electrophorus electricus, 716
Electrorreceptores, 173
Elefante, **10, 271,** 850
  africano, **290,** 850, **851**
  evolución, 289, **290, 291**
  indio, **290,** 850
  marino, **849**
Elefantiasis, **443**
Elefántidos (ELEPHANTIDAE), 850
Elementos
  inorgánicos, 103
  químicos, 20
    tabla periódica, **21**
Elephas, **290, 291**
  maximus, 850
Eleutherodactylus, 284, 747
Elópidos (ELOPIDAE), 714
Elopiformes (ELOPIFORMES), 714
Elphidium, 370
†*Elpistostege,* 745
Elton, Charles, 243
Elysia, 514
EMBERIZIDAE, 816
Émbidos, **609,** 616
Embiópteros (EMBIOPTERA), 607, **609,** 616, **617**
Embiotoca lateralis, **lám. 4**
Embiotócidos (EMBIOTOCIDAE), 709, **720,** 721
Embriología, 9, 195
  comparada, 282
  primitiva, rana, **199**
Embrión, 195, 197, **206, 462, 526, 575,** 597, 735
  diferenciación, 197, **198**
  gato, **203**
  hombre, **201**
  pollo, **200, 202**
  vertebrados, **282**
†Embritópodos (EMBRITHOPODA), 850
Embudo, **521, 523, 793**
  bucal, **676, 677**
  del oviducto, 526
  espermático, **184, 524**
  ovífero, **185, 524**
Emerita, 585
Emídidos (EMYDIDAE), 773
Emigración, 238, 833
Empoasca, **620**
Emúes, 807
Emulsión, 24
Emys, 773
  orbicularis, 774
Enaima, 325
Enanismo, 154
Encefalitis, 353
Encéfalo, **145, 147,** 162, 198, **200, 662, 666, 671,** 672, 675, **676, 677, 687,** 688, 701, **757, 791,** 794, 825
  anfibios, **167**
  aves, **167**
  caimán, **167**
  cavidades, 164
  evolución, 166
  funciones, 164-166, **168**
  gato, **167**
  humano, **168,** 858
  mamíferos, **167**
  medio, **167**
  peces, **167**
  pollo, **167**
  rana, **167**
  reptiles, **167**
  tiburón, **167**
  vertebrados, **163, 166, 167.** *Véase también* Sistema nervioso
Encías, **95,** 823
Encrespadura de la remolacha, **608**
Enchytraeus, 528, 537
Endamoeba, 347
Endelomyia, **634**
Endergónicas, reacciones, 38
†*Endoceras,* 510
Endocrinología, 149
Endocutícula, **591**
Endodermo, 197, **198, 199, 201, 202, 322, 324, 395, 402, 526**
Endoesqueleto, 646, 664
Endoparásitos, 247
Endoplasma, **344,** 350, 359
  granular, 343
Endopodito, 565, **567, 568**
Endopterigotos (ENDOPTERYGOTA), 622
Endostilo, **666, 669, 670**
Endotelio, **118, 125**
Enemigos, 859
Energía, 19-20, 38, **39, 85,** 237
  atómica, 883
  cinética, 19
  fósil, 870
  para la contracción muscular, 89
  pirámide, **244**
  potencial, 19
  radiante, **243**
  solar, 242, 883
Enfermedad(es), 860
  de Chagas, **608,** 619
  del sueño, 353, 629
  holandesa del olmo, **608**
Enfermedad(es)
  transmitidas po
Engraulis ringens,
Enhydra lutris, 84
Enhydris, 780
Enjambres, abejas
Enlaces
  peptídicos, **32,**
  químicos, 22
Enóplidos (ENOPL
Enoplinos (ENOPL
Enoplos (ENOPLA
Enoplus, 444
Enrolladores de h
Ensatina eschschol
Ensis, **506,** 515
Entamoeba, 347
  coli, 370
  gingivalis, 347,
  histolytica, **10,** 3
Enterobius, 445
  vermicularis, **44**
Enterogonos (ENT
Enteropneustos (E
483, 484
  larvas, 664
Entocythere, 583
Entodiniomórfidos
373
Entomobrya lagun
Entomología, 10,
Entomostráceos (E
579
Entoproctos (ENT
460, **467**
  características, 4
  clasificación, 46
  historia natural,
  sistema digestivo
Entosphenus, **677**
  tridentatus, **676,**
Entotrofos (ENTO
Entovalva, 506
Entrecruzamiento,
Envenenamiento p
Envoltura nuclear,
Enzimas, **34-36**
  digestivos, 96
  lugares activos,
  pancreáticos, **10**
Eoacantocéfalos (E
455
Eobacterium, 278
Eoceno, **271, 288**
†Eocrinoideos (EO
†*Eocystites,* 657
†*Eogyrinus,* 745
†*Eochippus (*†*Hyra*
Eosinófilos, **70, 11**
†Eosuquios (EOSU
†Eoterios (EOTHER
†*Eozostrodon,* 838
Epeira, 336, 549
  marmorea, 559
Ephemera, 613
Ephialtes, 635
Epiactis, **388,** 402
Epiblasto, 201
Epibolia, 197, **199**
Epicauta, **631,** 632
Epicutícula, 542, **5**
Epidermis, 76, 77,
  anélidos, **520, 5**
  anfibios, **728, 7**
  aves, **787**

Enfermedad(es)
  transmitidas por insectos, **608**
Engraulis ringens, 715
Enhydra lutris, 848
Enhydris, 780
Enjambres, abejas, 601
Enlaces
  peptídicos, **32**, 33
  químicos, 22
Enóplidos (ENOPLIDA), 444
Enoplinos (ENOPLINA), 444
Enoplos (ENOPLA), 433
Enoplus, 444
Enrolladores de hojas, 625
Ensatina eschscholtzi klauberi, **lám. 4**
Ensis, **506**, 515
Entamoeba, 347
  coli, 370
  gingivalis, 347, 370
  histolytica, **10**, 347, **349**, 370
Enterobius, 445
  vermicularis, **442**
Enterogonos (ENTEROGONA), 673
Enteropneustos (ENTEROPNEUSTA), **481**, 483, 484
  larvas, 664
Entocythere, 583
Entodiniomórfidos(ENTODINIOMORPHIDA), 373
Entomobrya laguna, **612**
Entomología, 10, 587
Entomostráceos (ENTOMOSTRACA), 566, 579
Entoproctos (ENTOPROCTA), 333, 434, 456, 460, **467**
  características, 468
  clasificación, 468
  historia natural, 468
  sistema digestivo, 468
Entosphenus, **677**
  tridentatus, **676**, 680
Entotrofos (ENTOTROFOS), 612
Entovalva, 506
Entrecruzamiento, 189, 221
Envenenamiento por metales pesados, 882
Envoltura nuclear, 61
Enzimas, **34-36**
  digestivos, 96
  lugares activos, 35
  pancreáticos, **100**
Eoacantocéfalos (EOACANTHOCEPHALA), 455
Eobacterium, 278
Eoceno, **271**, **288**
†Eocrinoideos (EOCRINOIDEA), 656
†*Eocystites,* 657
†*Eogyrinus,* 745
†*Eochippus (†Hyracotherium),* **288**, 289
Eosinófilos, **70**, **112**
†Eosuquios (EOSUCHIA), 775
†Eoterios (EOTHERIA), 838
†*Eozostrodon,* 838
Epeira, 336, 549
  marmorea, 559
Ephemera, 613
Ephialtes, 635
Epiactis, **388**, 402
Epiblasto, 201
Epibolia, 197, **199**
Epicauta, **631**, 632
Epicutícula, 542, **591**
Epidermis, 76, **77**, **124**, **176**, **179**, **205**
  anélidos, **520**, **521**, **523**, 529, **530**, 534
  anfibios, **728**, **729**
  aves, **787**
  braquiópodos, **466**
  briozoos, **462**
  ciliada, 645
  cnidarios, 389, **390**, **399**
  condrictíes, **686**
  cordados inferiores, 669, **670**
  estratificada, 76
  insectos, **591**
  nematodos, **436**
  nematomorfos, **446**
  nemertinos, 431
  osteictíes, 697, **702**
  platelmintos, 414, **415**
  poríferos, **378**, **379**
  quetognatos, 480
  reptiles, **758**
Epidídimo, **184**, **186**, **825**, **859**
Epidinium, 82, 373
  ecaudatum, **368**
Epífisis, **79**, **733**. *Véase también* Cuerpo pineal
Epifragma, 499
Epigénesis, teoría, 204
Epigino, 547
Epiglotis, **97**, 126, **283**, 824
Epilachna varivestis, 632
Epimerito, **355**
Epímero, **198**, **200**
Epinefrina, *véase* Adrenalina
†Epiornitiformes (AEPYORNITHIFORMES), 807
Epipelágica, 264
Epiphanes, **449**, 450
Epipleurales, 699
Epipodito, **568**
Epistylis, 373
Epitálamo, **166**
Epitelio, **125**, **174**
  ciliado, **502**
  gástrico, 378
  germinativo, **186**
  glandular, 67
  intestinal, **521**
  olfatorio, **174**, **175**
  protector, 67
  uterino, **201**
Epitoca, 532
Epizoanthus, 408
Eptatretus stouti, **676**, 682
Eptesicus, 841
Equeneidos (ECHENEIDAE), **720**
Equidnas, 838
Équidos (EQUIDAE), 288, 851
Equilibrio, 177, 571
  hombre, **178**
  iónico, 141
  osmótico, 140
Equináceos (ECHINACEA), 658
Equínidos (ECHINOIDA), 658
Equinodermos (ECHINODERMATA), **77**, **158**, **173**, **270**, **271**, **317**, **329**, **337**, 478, 639-659
  características, 639
  clasificación, 656-659
  cuerpo, 639
  esqueleto, **77**
  excreción, 643
  extinguidos, **641**
  larvas, 643, **644**, 648, 664
  órganos de los sentidos, **173**
  rasgos generales, 642
  relaciones y filogenia, 640
  reproducción, 643
  respiración, 639
  sistema nervioso, 639, 642
    reproductor, 640, 643
  tamaño, 643
  teoría, 664
Equinoderos (ECHINODERA), 333, 453
Equinoideos (ECHINOIDEA), 338, 639, **640**, **643**, **644**, 657
Equinopluteus, larva, **644**, 652
Equinostómidos (ECHINOSTOMIDA), 428
Equinotúridos (ECHINOTHUROIDA), 658
Equinozoos (ECHINOZOA), 657
Equiúridos (ECHIURIDA), 472
  características, 471
  historia natural, 471
  sistema circulatorio, 471
    digestivo, 471
Equiuroineos (ECHIUROINEA), 472
Equiuros (ECHIURA), 335, 456, **470**, 471, 518
  clasificación, 472
Equus, **288**, 289, 340
  asinus, 851
  burchelli, 851
  caballus, 851
  zebra, **851**
Erax, **627**, 629
Erebus agrippina, 589, 626
Eremobates, **545**, 559
Erethizon, 846
  dorsatum, **845**
Eretizóntidos (ERETHIZONTIDAE), 846
Eretmochelys, 774
Ergates, 633
Ergates carpintero, 633
Erinaceidos (ERINACEIDAE), 840
Eriofíes, 553
Eriophyes, **551**, 553, 561
Eritrocitos *o* glóbulos rojos, 10, **70**, 111, **112**, 349, 353, 824
Erizos, 840
  acorazonados, 651
  de mar, **270**, **317**, 338, **640**, **643**, **651**, 657, 658
    alimento, 242
    espermatozoide, **192**
    estructura, 651, **652**
    historia natural, 652
    óvulo, **192**
    sistema digestivo, 652
Erosión, **241**
Erpobdella, 538
Errantes (ERRANTIA), 528, **536**, 537
†*Eryops,* 745
Eryx jaculus, 779
Erwinia tracheiphila, **608**
Esbozo del hígado, 199
Escafognatito, 570
Escafópodos (SCAPHOPODA), **334**, 335, 485, **487**, **494**, 512
  estructura, 494
  historia natural, 494
Escamas, **698**, **702**, **703**, **758**
  caudales, 761
  cicloideas, 702, **703**
  córneas, 755
  ctenoideas, 702, **703**
  cuticulares, **418**, 821, **828**
  ganoideas, 702, **703**
  placoideas, **686**
  ventrales, **761**
Escamosos (SQUAMATA), 753, **754**, 775
Escápula, **78**, **81**, **729**, **789**, **790**, 821, **822**
Escarabajo(s), **609**, 630
  aceitero, 632
  buceadores, 630
  de agua, **631**

Escarabajo(s)
  de la corteza, **631**
  de la patata, 608
  «de resorte», 632
  enterrador, 631
  lamelicornios, **631**, 632
  longicornios, **631**, 633
  molinero, 632
  pelotero, 632
Escarabeidos (SCARABEIDAE), **631**, 632
Escasez de alimento, 859
Esciáridos, **610**
Escifistoma, 399, **400**
Escifomedusas (SCYPHOMEDUSAE), 334, 406
Escifozoos (SCYPHOZOA), **328**, **331**, 332, **388**, 398, **399**, **400**, 404, **405**, 406
Escincos, 777
  de cola azul, **760**, 777
  europeo, 203
Escíndidos (SCINDIDAE), 777
Escisión asexual, **400**
  transversal, 417
Esciúridos (SCIURIDAE), 845
Esciuromorfos (SCIUROMORPHA), 845
Escleractinios (SCLERACTINIA), 407
Escleritos, 589
Escleroblastos, **379**, **381**
Escleropáreos (SCLEROPAREI), 720
Esclerospóngidos, Esclerosponjas (SCLEROSPONGIAE), 331, 383, 385
Esclerótida, 179, **180**
Esclerótomo, 200
Escolecomórfidos (SCOLECOMORPHIDAE), 751
Escólex, 423, **424**, **426**
Escólidos (SCOLIIDAE), 636
Escolítidos (SCOLYTIDAE), **631**, 633
Escolopácidos (SCOLOPACIDAE), 812
Escolopendromorfos (SCOLOPENDROMORPHA), 561
Escomberesócidos (SCOMBERESOCIDAE), 718
Escómbridos (SCOMBRIDAE), 721
Escorbuto, **106**
Escorpenas, 720
Esorpénidos (SCORPAENIDAE), 720
Escorpeniformes (SCORPAENIFORMES), 720
Escorpiones, **270**, **317**, **545**, 546, **550**, 558
  con flagelo, 558
  de agua, 618, **619**
  velludos, 553, 558
  veneno, 553
Escorpiónidos (SCORPIONIDA), **545**, 550, 558
Escribanos, 816
  de agua, 631
Escroto, 820, **859**
Escualiformes (SQUALIFORMES), **684**, 692
Escualos (SQUALIDAE), 685, 693
Escuatínidos (SQUATINIDAE), 690, 693
Escudo(s), **552**
  cefálico, **483**
  córneos, **760**
  neural, **742**
Escutigeromorfos (SCUTIGEROMORPHA), 561
Escherichia coli, 210, 234, 347
Eschrichtius glaucus, 847
Esfécidos (SPHECIDAE), **634**, 636
Esfenisciformes (SPHENISCIFORMES), 808, **809**
Esferidios, 652
Esfinges, 625
Esfíngidos (SPHINGIDAE), **624**, 625
Esfirénidos (SPHYRAENIDAE), 721
Esfírnidos (SPHYRNIDAE), 693
Eslizón, 777
  ocelado, 777
  tridáctilo, 777
Esmalte, **95**, **291**, **686**, **821**, 823
Esócidos (ESOCIDAE), 716
Esófago, **94**, **95**, 448, **464**, **466**, **477**, **482**, **490**, **491**, 502, **509**, **520**, 521, **522**, **552**, 568, **569**, **571**, 592, **652**, 667, **671**, **676**, **677**, **679**, 686, **700**, **727**, 730, **733**, 756, **757**, **791**, **823**, 824, **832**. *Véase también* Sistema digestivo
Esox
  lucius, 716
  masquinongy, 716
Espaldar, **760**
Espatángidos (SPATANGOIDA), 658
Espatebotrídeos (SPATHEBOTHRIDEA), 429
Especiación, 302
  parapátrica, 304
  simpátrica, 304
Especialistas, especies, 246
Especie, 319
Esperanza media de vida, 864
Espermacio, **410**
Espermateca, 594, **595**
Espermátidas, **188**, 190, **395**
Espermatocitos, **188**, 190
Espermatóforos, 193
Espermatogénesis, 147, **188**, 190
Espermatogonios, 187, **188**
Espermatozoides, **10**, 152, 185, **186**, **188**, **189**, **190**, **192**, **198**, **199**, **396**, **400**, **575**
Espículas, 376, **380**
  calcáreas, **380**
  silíceas, **380**
Espículas, 376, **380**
  calcáreas, **380**
  silíceas, **380**
Espina, **686**
  dorsal, 821
  neural, **80**, **169**
Espinas, 479, **645**, **646**, **651**, **652**
  vertebrales, **823**
Espinoso, 709, **719**
Espinulosos (SPINULOSA), 659
Espiráculos, **125**, **283**, 547, **552**, **590**, 591, **593**, **684**, 685, 686, **687**, **700**
Espirotricos (SPIROTRICHIA), 367, 373
Espirúridos (SPIRURIDA), 445
Espiruroideos (SPIRUROIDEA), 445
Espolón, 598, **599**
Espongílidos (SPONGILLIDAE), 384, **385**
Espongina, **380**
Espongioblastos, 379, **381**
Espongiocele, 376, **378**, **379**
Esponjas, **77**, **270**, **271**, **317**, **324**, 375-386, 577
  calcáreas, 379, **383**
  características, 375
  células en, 380-381
  coralinas, 383
  cubierta del cuerpo, 376, **378**, **379**
  de agua dulce, 331, 382, **383**
  de tocador, 331, **376**, 379
  espículas, **380**
  esqueleto, **77**, 379
  estructura, 376, **378**
  filogenia, 384
  fisiología, 381
  histología, 381
  individualidad, 381
  incrustante, **376**
  relaciones con otros animales, 383
  reproducción, 381
  sistemas de conductos, 378, **379**
  vítreas, **376**, 379
Espora, 355, **356**
Esporocisto, 419, **421**
Esporogonia, 355, **357**
Esporozoitos, 354, 355, **356**
Esporozoos (SPOROZOA), **317**, 330, **331**, **342**, 354, 371
Esporulación, 184
Esprella, **383**
Esqueleto, 75, **77**
  anfibios, 724, 735
  apendicular, 686
  aves, 784, 788
  caimán, 755
  cefálico, 698, 755
  cocodrilo, **756**
  condrictíes, 683
  coral, **77**
  cordados, 661
  crustáceo, **77**
  equinodermo, **77**
  esponjas, **77**, 379
  externo, 324
  foraminífero, **77**
  gato doméstico, 822, 823, **824**
  humano, **81**, 857
  interno, 324
  invertebrados, 78
  lamprea, 676
  osteictíes, 695
  perca amarilla, 698
  protozoos, **77**
  radiolarios, **77**
  rana, 729
  reptiles, 753
  rotífero, **77**
  serpiente, 762
  Squalus, 686
  vertebrados, 77, **78**, 672
  visceral, 80, 686, 698
Esquistosomiasis *o* bilharziosis, 422
Esquizocelos (SCHIZOCOELA), 334
Esquizodontos (SCHIZODONTA), 515
Esquizóforos (SCHIZOPHORA), 629
Esquizogonia, **356**, **357**
Esquizonte, 356, **357**
Esquizópodo, larva, 578
Estado de equilibrio, 142
  interno, 140
Estafilínido (STAPHYLINIDAE), **631**
Estatoblastos, 184, **462**
Estatocisto, **77**, 398, **410**, 499, 504, **509**, 510, 571
Estatolito, **177**, 571
Estauromedusas (STAUROMEDUSAE), **388**, **400**, 406
Estaurotípidos (STAUROTYPIDAE), 773
Estegocéfalo, **317**
†Estegosaurios (STEGOSAURIA), 782
Esteleroideos (STELLEROIDEA), 338, 639, 644, 659
Estenoglosos (STENOGLOSSA), 513
Estenohalinos, 707
Estenorrincos (STERNORHYNCHA), 621
Estenostomas (STENOSTOMATA), 463
Esterilidad, **105**
  adolescente, 861
Esterilización, 183
Esternito, 566, 591, **604**
Esternón, **78**, **81**, **729**, **756**, **789**, **790**, **791**, 821, **822**, **823**
Esteroles, **31**
Estetos, 493
Estigma, **350**, 666
Estigmene acraea, **624**, 625
Estilasterinos (STYLASTERINA), 405
Estilete, **431**, **458**,
Estilo, **557**, **603**
  o estilete cristali
†Estilóforos (STYL
Estilomatóforos (S
  498, 514
Estilopes, 633
Estímulo, **84**, 157,
Estipe, **590**
Estolón, **466**, **669**
Estoloníferos (STO
Estómago, **94**, **95**,
  462, **464**, **46**
  498, 502, **50**
  592, **644**, **64**
  671, 686, **68**
  824, **832**.
  gestivo
  cardíaco, **646**
  chupador, **548**
  de la miel, 600
  pilórico, **646**
Estómago-intestino
Estomatópodos (S
  585
Estomiatoideos, 71
Estomocordados (
Estomocordio, *véa*
Estomodeo, 199, 4
Estorninos, 816
Estradiol, 152
Estrato germinativ
Estrella de mar, 27
  645, **646**, **64**
  alimentación,
  desarrollo, **64**
  estructura, 64
  historia natur
  reproducción,
  sistema digesti
  sistema nervio
  sistema reprod
  sol, **640**
Estreptoneuros (S
Estresípteros (STR
Estribo *o* columela
Éstridos (OESTRID
Estrigeatoidos (ST
Estrigiformes (STR
Estro, 629, 834, 86
Estróbilo, **400**, 423
Estrógeno, 152, 86
†Estromatoporídeos
  404
Estrongílidos (STR
Estrucioniformes (
  807
Estructura lingüifo
Estructuras sensori
Esturión, 337, **705**,
  del Atlántico, 71
Etheostoma, 720
Ética
  de conservación,
  terrestre, 258
Etiópica, región, 2
Etología, 9
Euarctos, 848
Eubranchipus vern
Eucáridos (EUCAR
Eucelomados (EUC
Eucestodos (EUCE
Eucypris, **577**, 583
Euchlora, 408
Eudendrium, 405

56
, **317**, 330, **331**, **342**,
:3, **824**
!
ziosis, 422
ELA), 334
'ONTA), 515
ORA), 629
IDAE), **631**
499, **504**, **509**, 510,
)MEDUSAE), **388**,
'YPIDAE), 773
JRIA), 782
IDEA), 338, 639,
SSA), 513
HYNCHA), 621
)MATA), 463
, **789**, **790**, **791**, 821,
.5
RINA), 405

Estilete, **431**, **458**, **475**
Estilo, **557**, **603**
  o estilete cristalino, 501, 502
†Estilóforos (STYLOPHORA), 656
Estilomatóforos (STYLOMMATOPHORA), 498, 514
Estilopes, 633
Estímulo, **84**, 157, **159**
Estipe, **590**
Estolón, **466**, **669**
Estoloníferos (STOLONIFERA), **403**, 407
Estómago, **94**, **95**, 97, **102**, **170**, **410**, **448**, **461**, **462**, **464**, **466**, **470**, **483**, **491**, **493**, **494**, **498**, 502, **503**, **509**, 568, **569**, **577**, **581**, **592**, **644**, **647**, **652**, **653**, **666**, 667, **669**, **671**, 686, **687**, **697**, 700, 756, **757**, **823**, 824, **832**. *Véase también* Sistema digestivo
  cardíaco, **646**
  chupador, **548**
  de la miel, 600
  pilórico, **646**
Estómago-intestino, **451**, **477**
Estomatópodos (STOMATOPODA), 575, **576**, 585
Estomiatoideos, 716
Estomocordados (STOMOCHORDA), 484
Estomocordio, *véase* Bolsa bucal
Estomodeo, 199, **402**, **596**, 597
Estorninos, 816
Estradiol, 152
Estrato germinativo, 76, **758**
Estrella de mar, **270**, **271**, **317**, **640**, **643**, 644, **645**, **646**, **647**, **648**, 659, **lám. 2**
  alimentación, 648
  desarrollo, **646**
  estructura, 644, **646**
  historia natural, 647
  reproducción, 648
  sistema digestivo, 647
  sistema nervioso, 647
  sistema reproductor, 647
  sol, **640**
Estreptoneuros (STREPTONEURA), 512
Estresípteros (STRESIPTERA), **609**, **633**
Estribo *o* columela, 177, **178**, **188**, **738**, 825
Éstridos (OESTRIDAE), **627**, 629
Estrigeatoidos (STRIGEATOIDEA), 428
Estrigiformes (STRIGIFORMES), **813**
Estro, 629, 834, 862
Estróbilo, **400**, 423
Estrógeno, 152, 861, **862**
†Estromatoporídeos (STROMATOPORIDEA), 404
Estrongílidos (STRONGYLIDA), 445
Estrucioniformes (STRUTHIONIFORMES), 807
Estructura lingüiforme, 686
Estructuras sensoriales, 504
Esturión, 337, **705**, 713
  del Atlántico, 713, **714**
Etheostoma, 720
Ética
  de conservación, 886
  terrestre, 258
Etiópica, región, 260
Etología, 9
Euarctos, 848
Eubranchipus vernalis, 583
Eucáridos (EUCARIDA), 576, 585
Eucelomados (EUCOELOMATA), 334
Eucestodos (EUCESTODA), 423, 429
Eucypris, **577**, 583
Euchlora, 408
Eudendrium, 405
Eudorina, **352**, 369
Euequinoideos (EUECHINOIDEA), 657
Eufausiáceos (EUPHAUSIACEA), 585
Eugenesia, 233
Euglena, **10**, **71**, **173**, 330, **342**, 369
  bipartición, **351**
  estructura, **350**
  movimientos, 350
  nutrición, 351
  reproducción, 351
Euglénidos (EUGLENIDA), 369
Euglypha, 370
Eulamelibranquios, 515
Eumalacostráceos (EUMALACOSTRACA), 584
Eumeces
  fasciatus, 777
  skiltonianus, **760**, 777
Eumenes, 636
Eumerus, 629
Eumetazoos (EUMETAZOA), 331
Eumetopias jubata, **849**
Eunectes murinus, 779
Eunice
  gigantea, 519
  viridis, **533**, 537
†*Euoplocephalus,* **771**, 782
Eupenctata quinquesemita, **654**
Euphausia, 585
Euplanaria, 428
  tigrina, 413
Euplectella, 331
  aspergillum, 385
Euplotes, **367**, 373
Euriálidos (EURYALAE), 659
†Euriápsidos (EURYAPSIDA), 774
Eurihalinos, 707
†Euriptéridos (EURYPTERIDA), **270**, **271**, 546, **554**, 555, 558
Eurycea
  bislineata, 751
  multiplicata, 744
†*Eurylambda,* 839
Eurylepta californica, 418
†*Euryodus,* 745
Eurypelma, 549, 559
†*Eurypterus,* 336, 554, 558
Eurythöe, 537
Euspongia, 331
Eustaquio, trompa, **178**, **283**, 758, 794, 824
†*Eusthenopteron,* 712
Eutamias, 845
Eutardigrádidos (EUTARDIGRADIDA), 474
Euteleósteos (EUTELEOSTEI), 715
Euterios (EUTHERIA), 839
Eutettix, 621
Eutrofización, 879
Evolución, 10
  aves, 785
  cordados, 663
  cósmica, 278
  geológica, 278
  hombre, 290
  molecular, 308
  orgánica, **271**, 276-310
  paralela, 298
  peces cartilaginosos, 690
  pruebas, 278
    embriológicas, **283**
  reptiles, 754
  teorías, 291
  vertebrados, **280**
Excreción, **73**, **237**
  ameba, **132**, 345
  anfibios, 725
  artrópodos, 540
  condrictios, 683
  crustáceos, 564
  equinodermos, 643
  hemicordados, 481
  hidra, 132, 395
  insectos, 588
  invertebrados, 132
  lombriz de tierra, **132**
  medios, 140
  moluscos, 486
  osteictios, 695
  Paramecium, 360
  planaria, **132**
  poliquetos, 530
  quelicerados, 545
  saltamontes, **132**
  sanguijuela, 534
  reptiles, 753
  vertebrados, **132**
Exergónicas, reacciones, 38
Exhibiciones de cortejo, 804
Exocétidos (EXOCOETIDAE), 708, **718**
Exocetoideos (EXOCOETOIDEI), 718
Exocutícula, **591**
Exoesqueleto, **82**, 542
†*Exogyra,* 506
Exopodito, 565, **567**, **568**
Exopterigotos (EXOPTERYGOTA), 612
Expresión génica, 206
Exteroceptores, 157
Extraestribo, 178
Extremidades, 81, **317**

Facetas, 571, **572**
Factor(es), 211
  acumulativos, 217
  inhibidores, 154
  interacción, 217
  letales, 218
  liberadores, 154
Fagocitos, 113
Fagocitosis, 93
Fainopeplas, 815
Faisanes, 811
Faisánidos (PHASIANIDAE), 811
Falacrocorácidos (PHALACROCORACIDAE), 809
Falangéridos (PHALANGERIDAE), 839
Falanges, **78**, **81**, **82**, **280**, **729**, 821, **822**
Falángidos (PHALANGIDA), **545**, 560
Falco
  peregrinus, 811
  sparverius, 811
Falconiformes (FALCONIFORMES), **810**
Falena de penacho, **624**, 626
Falso escorpión, **545**, 559
Familia, 319
Fanerozonios (PHANEROZONIA), 659
Faringe, **93**, 94, **95**, **178**, 409, **410**, **414**, 436, **437**, **442**, **448**, **451**, **453**, **462**, **473**, **477**, 479, 481, **482**, 491, 492, **498**, 509, **520**, 521, **529**, **534**, **552**, **592**, **670**, **671**, **677**, **679**, 686, **687**, **697**, **700**, 730, 732, 756, 791, 824. *Véase también* Sistema digestivo
Faringobdélidos (PHARYNGOBDELLIDA), 538
Fartet, 719
Fascia lata, **81**
Fasciola, 332, 428
  hepatica, **420**, **421**
Fasciolaria hepatica, **418**
Fasciolopsis buski, 422
Fascolómidos (PHASCOLOMIDAE), 839
Fase folicular, 861

Fasmidios (PHASMIDIA), 439, 445
Fásmidos (PHASMIDAE), **614**
Fauna, 258
  cambios, 883
  insular, 261
Fecundación, **188**, **189**, 191, **199**, **395**
  cruzada, 193, 417
  externa, 193, 743
  interna, 193, 417, 743, 767
Félidos (FELIDAE), 848
Felis catus, 848
  concolor, 848
  leo, 848, **lám. 3**
  tigris, 848
Fémur, **78**, **81**, **82**, **590**, 591, **729**, **789**, 790, **792**, 821, **822**
Fenicoptéridos (PHOENICOPTERIDAE), 810
Fenilalanina, **225**
Fenilcetonuria, **225**
Fenilpirúvico, ácido, **225**
Feniseca tarquinius, 627
Fenotipo, 210, **212**, **214**, **215**, **216**, **217-221**
Fer-de-lance, 781
Feromonas, 249, 603, 606
Ferrissia, 514
Feto, 203
  humano, **861**
Fibras
  blancas, 68
  contráctiles, **436**
  del huso, **64**
  elásticas, 68
  gigantes, **523**
  motoras, **176**, **523**
  nerviosas, **73**, **176**, **523**, **572**
  sensitivas, **523**
Fibrillas, 82, **358**
Fibrina, 113
Fibrinógeno, 113
Fibroblastos, 68
Fíbula, 598, **600**
Fiebre
  amarilla, **608**, 628
  de las Montañas Rocosas, **552**, 553, **608**
  de las trincheras, 617
  de Texas, *552*, **608**
  recurrente, **552**, 617
  terciana, 628
Fierasfer, 248, 654
Filamento(s)
  branquiales, **677**, **699**, 700
  deslizante, teoría, 87
  gástrico, **399**
  séptico, 401
Filaria, 445
  ciclo biológico, **443**
Filariasis, **608**
Filariínos (FILARIINA), 445
Filibranquios, 515
Filinia, 449
Filobotroideos (PHYLLOBOTHRIOIDEA), 429
Filocáridos (PHYLLOCARIDA), 584
Filactolemados (PHYLACTOLAEMATA), 462, 463
Filodáctilo, 776
Filoplumas, **787**, 788
Filópodos, 583
Filospermoideos (FILOSPERMOIDEA), 459
Filoxera de la vid, 621
Filtración, 135
Fílum, 319
Fimosomátidos (PHYMOSOMATOIDA), 658
Fisiología, 9
  comparada, 281
Fisípedos (FISSIPEDIA), 847
Fisóforos (PHYSOPHORIDA), 406
Fissurella, **500**, 513
Fitófagos, **243**, 605
Fitomastiginos, 342
Fitomastigofóreos (PHYTOMASTIGOPHOREA), 368
Fitomonádidos (PHYTOMONADIDA), 369
†Fitosaurio, 782
Flagelados (FLAGELLATA), **317**, 368
Flagelos, **56**, 67, 71, **350**, **353**, **498**, 499
  estructura, **71**
Flamencos, 809, 810
Flora, 258
  cambios, 883
Floscularia, **449**
Flujo génico, 296
Foca, **299**, 849
  común, 849
  con orejas, 849
  peletera del norte, 849
  peluda, 849
Fócidos (PHOCIDAE), 849
Focha, **797**, 811
  americana, 811
Fólico, ácido, **106**
Folículos, **148**, **186**, 594, 786, **787**, **862**
  piloso, **77**, 821
Folidotos (PHOLIDOTA), 844
Foraminiféridos (FORAMINIFERIDA), 370
Foraminíferos (FORAMINIFERA), **77**, 342, 347, **348**, **349**, **350**, 404
  esqueleto, **77**
Fórceps, **684**, 685, **687**
Forcipulados (FORCIPULATA), 659
Forficula auricularia, **615**
Formación reticular, 164
Formica, 635, 884
  rufa, 635
  ***sanguinea*, 635**
Formícidos (FORMICIDAE), **635**
Fórmulas dentarias, 823, 830
Forónidos (PHORONIDA), 334, 456, 463, **464**
  características, 463
  historia natural, 464
  sistema circulatorio, 464
    excretor, 464
Fosas
  olfatorias, 671, 689, 696, 701
  sensitivas, 398
Fosfocreatina, **85**, 89
Fosfogliceraldehído, **41**
Fosfoglicérico, ácido, **41**
Fosfolipasas, 35
Fosforilación oxidativa, 40
Fosfórico, ácido, **37**
Fósforo, ciclo en la Naturaleza, 241
Fósiles, 269, 284, **286**
Fositas sensitivas, 676
Fossaria modicella, 421
Fotorrecepción. 179
Fotorreceptores, 173, 179
  extrarretinianos, 181
  retinianos, 181
Fotosíntesis, **237**
Fototaxis
  negativa, 171, 603
  positiva, 171, 603
Fóvea central, 180
Foxinos, 716, 717
Fragmentación, **184**
Frailecillo, 812
Fratercula, 812
Fregata, 809
Fregátidos (FREGATIDAE), 809
Friganas, **609**, 623, **624**
FRINGILLIDAE, 816
Fructosa, **29**
Fructosa-difosfato, **41**
Frugívoros, 833
Fuego, 870
Fuentes de energía, 870
Fugilreacción, 360
Fulgóridos (FULGORIDAE), **620**, 623
Fulica americana, 811
Fulmares, 808
Fumárico, ácido, **43**
Fundulus heteroclitus, 719
Fundus, 756
Fungia, **403**, 407
Funículo, **461**, **462**
Fúrcula, 791
FSH, *véase* Hormona estimulante del folículo

Gadiformes (GADIFORMES), 718
Gadus morhua, 718
Galago, 842
Gálago, 842
Galápago, 307, 773
  europeo, 774
  leproso, 774
Galápagos, islas, **308**
  fauna, 261
Gálea, **590**
Galeichthys, 717
Galeocerdo cuvieri, 693
Galeodes, 559
  caspius, 546
Galeopithecus, 840
Galeras, 575, **576**, 585
†*Galeropygus,* 658
Galumna, 561
Galleria mellonella, 625
Galliformes (GALLIFORMES), **811**
Gallina(s)
  domésticas, 167, **190**, **195**, **282**, 811
  andaluzas, 213
    dominancia, **214**
  áreas plumosas, **789**
  cresta, caracteres, **216**, **217**
  cubierta del cuerpo, 786
  desarrollo, **200**
    de las membranas embrionarias, **202**
  encéfalo, **167**
  espermatozoides, **190**
  esqueleto, **789**
  estructura, 786
  glándulas endocrinas, 794
  organización interna, **791**
  órganos de los sentidos, 794
  óvulos, **190**
  rasgos externos, 786
  selección artificial, 227
  sistema circulatorio, 792
    excretor, 793
    nervioso, 794
    reproductor, 795
    respiratorio, 792
Gallinago, 812
Gallineta, 720
Gallinula, 811
Gallo
  de monte, **811**
  salvaje, 811
  selección artificial, 227
Galludo, **684**, **687**, 693
Gallus, 811
  bankiva, 227
Gamba, **576**, 585
Gambusia, 705, 709
  affinis, 358, 711,
Gambusias, 709
Gametocitos, 355, 3
Gametogénesis, 187
Gametos, 184, 187,
Gammarus, 585
Ganado
  bovino, selección
    mutaciones, 22
  vacuno, *véase* Va
Ganchitos, **787**
Ganchos, **424**, **454**,
  bucales, **451**
Ganglio(s), 72, 162,
  cerebral, **145**, 414
  del tronco, 667
  intraesofágico, **14**
  linfáticos, 116, **12**
  nerviosos, 143, 4
    592
  ópticos, **572**
  pedio, **494**, **496**, 5
  pleural, **496**
  segmentarios, **571**
  simpáticos, **169**, **1**
  subesofágicos, **57**
  subfaríngeos, **523**
  supraesofágicos,
  suprafaríngeos, **5**
  ventrales, 146, **47**
Ganoína, **712**
Gansos, 809
Garceta
  americana, 810
  nival, 810
Garrapata, **317**, 336
    608
  de las gallinas, 56
  de las orejas, 553
  del perro, 560
  enfermedades tra
  espinosa de la rat
Garras, 820
Garza, 809, 810
  verde, 810
Gases, 27, 236, **243**
Gasteropelicinos, 70
Gasterophilus intest
Gasterópodos (GAS
    487, 495, **496**
  clasificación, 496
  estructura, 498
  evolución, 495
  rasgos generales,
Gasterosteidos (GA
Gasterosteiformes
    719, 720
Gasterosteus, 709, 7
  aculeatus, **719**
Gastra, 411
Gastralios, 756
Gastrina, 100, 150
Gastrocele, *véase* A
Gastrodermis, 389,
Gastrodes, 411
Gastrophyne caroli
Gastropteron, 514
Gastrostegos, **761**
Gastrotheca, 748
  marsupiata, **743**
Gastrotaenia, 429
Gastrotricos (GAST
    451
  características, 45

- *Gambusia,* 705, 709, 710
  - *affinis,* 358, 711, **719**
- Gambusias, 709
- Gametocitos, 355, **357**
- Gametogénesis, 187, **357**
- Gametos, 184, 187, **190**, 191, 228, 355
- *Gammarus,* 585
- Ganado
  - bovino, selección artificial, 228
    - mutaciones, 226
  - vacuno, *véase* Vaca
- Ganchitos, **787**
- Ganchos, **424, 454, 473, 505**
  - bucales, **451**
- Ganglio(s), 72, 162, 504, 523
  - cerebral, **145**, 414, **451, 494, 496, 503**
  - del tronco, 667
  - intraesofágico, **145**
  - linfáticos, 116, **121**
  - nerviosos, 143, 448, 462, 498, 510, **534, 592**
  - ópticos, **572**
  - pedio, **494, 496, 503**
  - pleural, **496**
  - segmentarios, **571**
  - simpáticos, **169, 170**
  - subesofágicos, **571, 592, 594**
  - subfaríngeos, **523**
  - supraesofágicos, 570, **571, 592**, 593, **594**
  - suprafaríngeos, **523**
  - ventrales, 146, **479, 494, 496, 503**
- Ganoína, **712**
- Gansos, 809
- Garceta
  - americana, 810
  - nival, 810
- Garrapata, **317**, 336, **545**, 546, 551, **552**, 560, **608**
  - de las gallinas, 560
  - de las orejas, 553
  - del perro, 560
  - enfermedades transmitidas por, **608**
  - espinosa de la rata, **553**
- Garras, 820
- Garza, 809, 810
  - verde, 810
- Gases, 27, 236, **243**
- Gasteropelicinos, 708
- *Gasterophilus intestinalis,* 630
- Gasterópodos (GASTROPODA), **334**, 335, 485, **487**, 495, **496, 497, 500**, 512
  - clasificación, 496
  - estructura, 498
  - evolución, 495
  - rasgos generales, 495
- Gasterosteidos (GASTEROSTEIDAE), 719
- Gasterosteiformes (GASTEROSTEIFORMES), **719**, 720
- *Gasterosteus,* 709, 719
  - *aculeatus,* **719**
- *Gastra,* 411
- Gastralios, 756
- Gastrina, 100, 150
- Gastrocele, *véase* Arquénteron
- Gastrodermis, 389, **390, 399, 462**
- *Gastrodes,* 411
- *Gastrophyne carolinensis,* 747
- *Gastropteron,* 514
- Gastrostegos, **761**
- *Gastrotheca,* 748
  - *marsupiata,* **743**
- *Gastrotaenia,* 429
- Gastrotricos (GASTROTRICHA), 333, 434, **451**
  - características, 451
  - clasificación, 452
  - sistema digestivo, 451
    - excretor, 451
    - reproductor, 452
- Gastrozoides, **396**
- Gástrula, 197, **198, 199, 322, 400, 526**, 575, 648, **649, 741**
- Gastrulación, **196, 199, 200**, 382
- Gato
  - doméstico, **167, 317, 822, 828**, 848
    - cubierta del cuerpo, 820
    - dientes, 823
    - embrión, **203**
    - encéfalo, **167**
    - esqueleto, 821, **822**
    - estructura, 820
    - estructura interna, **823**
    - fórmula dentaria, 823
    - glándulas salivales, **822**
    - músculos, **822**
    - órganos de los sentidos, 825
    - órganos urogenitales, **825**
    - pabellones de la oreja, 820
    - rasgos externos, 820
    - sistema digestivo, 823
    - sistema excretor, **185**, 825
    - sistema muscular, 821
    - sistema nervioso, 825
    - sistema reproductor, **185, 203**
    - sistema respiratorio, 824
  - montés, **848**, 849
- Gause, principio de exclusión competitiva, 246
- *Gaussia princeps,* **580**
- *Gavia immer,* **812**
- Gavial, 782
  - del Ganges, 782
- *Gavialis gangeticus,* 782
- Gaviiformes (GAVIIFORMES), **812**
- Gavilán, **810**
  - de Cooper, 810
- Gaviota, 340, 811, 812
  - argéntea, siringe, **800**
  - de cola de golondrina, **lám. 3**
- Geco, 758, 775, **776**
  - doméstico, 767
- Gecónidos (GEKKONIDAE), 775
- Gel, 24
- Geléquidos (GELECHIDAE), 625
- Gemación, **184**, 382, 394, **396**
- Gemelos, 228
  - bivitelinos *o* fraternos, 228
  - univitelinos *o* idénticos, 228
- †*Gemuedina,* 692
- Gémulas, 194, 382, 383
- Gen(es), 211, 218, 309
  - naturaleza, 223
  - operador, 50
  - regulador, 50
- Genas, 589, **590**
- Gene, órgano, **552**
- Generación espontánea, 183, 277
- Generalistas, especies, 246
- Género, 319
- Genética, 9, 209
  - de poblaciones, 228
  - médica, 231
- Genoma, 225
- Genotipo, 212, 228
- *Geocentophora,* 428
- *Geococcyx californiana,* 813
- *Geochelone,* 774
- *Geodia,* 385
- Geolifomorfos (GEOPHILOMORPHA), 561
- Geométricos (GEOMETRIDAE), 625
- Geómidos (GEOMYIDAE), 845
- *Geomys,* 846
  - *bursarius,* 245, 826, 831, 832, 836
- *Geonemertes,* 430, 433
- *Geophilus,* 561
- *Geoplana,* 417
- *Geospiza,* **308**
  - *fortis,* 309
  - *fuliginosa,* 309
  - *magnirostris,* 308
- Geospízidos, 261
- Geospizinos, 307
- Geotaxis negativa, 171
- Gérridos (GERRIDAE), 618, **619**
- *Gerris,* 618, **619**
- *Giardia,* 370
- Gibón, 842
- Gigantismo, 154
- *Gigantorhynchus,* 334, 457
- Gigantostráceos (GIGANTOSTRACA), 558
- Gila terrible, 778
- Gimnoblastos (GYMNOBLASTEA), 405
- Gimnocerados (GYMNOCERATA), 618
- Gimnodáctilo, 776
- *Gimnodinium brevis,* 351
- Gimnofiones (GYMNOPHIONA), 724, **726**, 751
- Ginandromorfos, 219
- Ginmolemados (GYMNOLAEMATA), 463
- Gimnosomas (GYMNOSOMATA), **513**, 514
- Gimnostomáticos (GYMNOSTOMATIDA), 372
- Gimnótidos (GYMNOTIDAE), 716
- *Giraffa camelopardalis,* 852, **853**
- Giráfidos (GIRAFIDAE), 852
- Girínidos (GYRINIDAE), 631
- Girocotilídeos (GYROCOTYLIDEA), 429
- Glande del pene, **859**
- Glándula(s)
  - accesorias, **186**, 594, **595**
  - anal, **470**
  - androgénicas, 144, **145**
  - bulbouretrales *o* de Cowper, **184, 823, 825**, 826, **859**
  - calcíferas, 521
  - coxales, 548
  - de la cáscara, **795**
  - de la concha, 689
  - de la sal, 767
  - de la seda, **548**
  - de la uña, **473**
  - de Mehlis, **420**
  - del aceite, 786, **791**
  - del albumen, **498**, 499
  - del almizcle, 755
  - del cemento, **448, 454, 581**
  - del gas, 707
  - del limo, **477**
  - del seno, 144, **145**
  - del veneno (*o* venenosas), **548, 728, 769**
  - digestivas, **448**, 466, 491, 492, **493, 498**, 502, **503**, 568
  - duodenal, **98**
  - ecdisiales, **145**, 146, **147**
  - endocrinas, 74, 143-155
    - como sistema, 155
    - gallina doméstica, 794
    - gato doméstico, 825
    - hombre, **148**
    - lamprea, 678
    - *Squalus,* 688
    - vertebrados, 672
  - exocrinas, 143
  - frontal, **431**
  - gástricas, 97
  - hipobranquial, 489

Glándula(s)
  infraorbitales, 824
  lacrimales, **170**, 757, 829
  malolientes, 557
  mamarias, **829**
  mucosas, **498**, 499, **676**, **728**
  neural, **666**, 667
  olorosas, 829
  paratiroides, *véase* Paratiroides
  parótida, **87**, **822**, 824
  pedia, **498**
  pineal, **148**, 155
  pituitaria, *véase* Pituitaria
  prostática, *véase* Próstata
  protorácicas, **147**
  rectal, **687**, 688
  renales, 133
  salivales, **67**, **94**, 96, **97**, **170**, **357**, **473**, **477**, **490**, **498**, **509**, **552**, **592**, **822**, 824
  sebáceas, 76, **77**, 821, 829
  sexuales, *véase* Gónadas
  sublinguales, **97**, **822**, 824
  submaxilares, **97**, **822**, 824
  sudoríparas, 76, **77**, 102, 140, 829
  suprarrenal, **823**, *véase también* Cápsulas suprarrenales
  tiroides, *véase* Tiroides
  unicelulares, 414, 520
  verde, **569**, 570
  vitelinas, **414**, 415, **420**, **424**
Glaucoma, **232**
Glaucomys, **845**,
Glicerina, **41**, **45**, **46**, **102**
Gliptodonto, 843
Globigerina, 330, 347, 370
Globina, 130
Glóbulos
  blancos, *véase* Leucocitos
  rojos, *véase* Eritrocitos
Gloger, regla, 303, 795
Glomeridesmus, 562
Glomeris, 562
Glomérulos, **134**, 135, **136**, **482**, 733
Glomo, **134**
Gloquidio, **505**
Glosifoniidos, 535
Glossina, **610**, **627**, 629
Glossiphonia, 538
Glotis, **97**, 126, **727**, **732**, 757, **791**, 792, 824
Glotón, 848
Glottidia, 467
Glucagón, 150, 151
Glucocorticoides, 151
Glucógeno, 30, **41**, **46**, **85**, **86**, **102**, **103**
Glucólisis, **41**-42, **44**, **85**
Glucosa, 28, **41**, **44**, **85**, **102**, **103**, 151
Glycera, 532
Glycymeris, 515
Glyptocidaris, 658
Gnathonemus, 715
Gnathostomula, **458**, 459
Gnatobases, 554
Gnatobdélidos (GNATOBDELLIDA), 538
Gnatoquilario, 556
Gnatosoma, **553**
Gnatostomados (GNATHOSTOMATA), 658
Gnatostomúlidos (GNATHOSTOMULIDA), 333, 456, **458**
  características, 458
  clasificación, 459
  historia natural, 458
  sistema digestivo, 458
    excretor, 458
    nervioso, 458
    reproductor, 458
Góbido anfibio, **708**
Góbidos (GOBIDAE), 721
Gobiesociformes (GOBIESOCIFORMES), 717
Gobiesox, 717
Gobios, 696, 721
Golfingia, 470
Golgi, complejo, **56**, **59**, 61
Golondrina, 815
  común, **815**
  de acantilado, **803**
  de mar, 812
†*Gomphotherium*, 289, **290**
Gomphus, 612
Gonactinia, 407
Gónadas, 152, 185
  artrópodos, **570**
  aves, 794
  braquiópodos, **466**
  briozoos, **461**
  cnidarios, 395, **396**, 398, **399**, **400**, **401**
  cordados inferiores, **666**, **669**, **671**, 672, **676**, 678
  equinodermos, **646**, 647, **652**, **653**
  equiuros, **470**
  hemicordados, **482**, **483**
  hombre, **148**
  mamíferos, **186**
  moluscos, **491**, 492, **493**, **494**, **503**, 504, **509**, 510
  osteictíes, **697**
  quinorrincos, **453**
  sipúnculos, **470**
Gonadotropina, **862**
Gonaxis, 514
Gondwana, 273
Gonglyonema, 445
Goniobasis, 513
Goniodes, 617
Gonionemus, **388**, 398, 405
Gonium, 369
Gonópodos, 557
Gonoteca, **396**
Gonozoides, 396
Gonyaulax, 369
  catenella, 351
Gopherus, 774
  agassizi, **773**
Gordiáceos (GORDIACEA), 334, *véase también* Nematomorfos
Gordioideos (GORDIOIDEA), 446
Gordius, 334, **446**
Goreauiella, 386
Gorgojo, **609**, **610**, 630, **631**, 633
  de la alfalfa, **633**
  de la cápsula del algodón, 633
  del trigo, 633
Gorgonáceos (GORGONACEA), **388**, 404, 407
Gorgonia, 332, **388**, 407
Gorgonocephalus, 338, 650, **651**, 659
Gorila, 842, **843**
Gorilla gorilla, 842, **843**
Gorrión, 340, 816
  cantor, 815
Graaf, folículos, 153, **186**
Grabación, 804
Gradiente osmótico, 138-139
Gran
  esturión blanco, 713
  garza azul, *810*
Gránulo
  basal, **350**, **353**
  corticales, 193
Granulocitos, **112**
Graptemys, 774
Graptolites, **270**
Grasas, **102**, 103, **237**
  estructura, **30**
  respiración, 45-46
Gravedad, 19, 236
Gregarina, 330, **342**, 371
Gregarinas (GREGARINIA), 355, 371
Grílidos (GRYLLIDAE), **614**, 615
Griloblátidos (GRYLLOBLATTIDAE), **614**, 615
Grillo, 613, 615
  arborícola, **614**
  de campo, **614**, 615
  doméstico, **614**, 615
  mormón, 615
Gromíidos (GROMIDA), 370
Gruidos (GRUIDAE), 811
Gruiformes (GRUIFORMES), 811
Grulla, 811
  canadiense, 811
Grupos
  de ligamiento, 221
  sanguíneos, 231
    hombre, 114, **115**
    MN, **230**
Grus canadensis, 811
Grylloblatta, **614**, 615
Gryllotalpa, 615
Gryllus, **614**, 615
Guanina, **37**, 704
Guano, 135, 241
Guerra, 859
Gulo, 848
Guppy, 719
Gusano(s)
  arenícolas, 537
  blancos, 632
  cilíndricos, *véase* Nematodos
  cintiformes, *véase* Nemertinos
  cogollero del maíz, **624**
  de cabeza espinosa, *véase* Acantocéfalos
  de cristal, 478
  de cuerno, **624**
  de cuero, 628
  de fuego, 532, 533, 537
  de la Guinea, 444. 445
  de la harina, 632
  de luz, 632
  de seda, 146, 625
  palolo, **533**, 537
  planos, *véase* Platelmintos
  rosado del algodonero, 625
  saeta, 337, 478, **479**
  segmentados, *véase* Anélidos
  telarañoso, 625
  tornillo, 629
  tubícolas, 537
Gusto, 174
Gymnarchus, 704
Gymnodinium, 369
Gymnogyps californianus, 810
Gymnopis, 751
Gyrinus, 631
Gyrocotyle, **423**, 429
Gyrodactylus, 428

Hábitat, 246
Hábito, 172
Habrotrocha, 450
Hadal, 264
Hadroméridos (HADROMERIDA), 385
Hadrurus, 553
  hirsutus, 558
Haeckel, Ernst, 283
Haemadipsa, 538
Haematobia irritans.
Heaematococcus plu
Haematopinus suis,
Haemonchus, 445
Haemopis marmora
Haemoproteus, 371
Halacarus, 560
Halammohydra, 406
Halarachne, 560
Halcón, **795**, 810
  común, 811
  peregrino, DDE,
†*Haldanodon*, 838
Haliaeetus leucocep
Halibut, 721
Haliclona, **376**, 385
Haliclystus, **388**, **40**
Halicóndridos (HAL
Halícitos (HALICTI
Halictus, 636
Halichondria, 385
Haliotis, 497, **500**, 5
  rufescens, **497**
Halisarca, 331, 385
Halobates, 602, 618
Hanleya, 512
Hanuman, 842
Hapagnatha, 459
Haplodocos (HAPL
Haploembia solieri,
Haploide, número, 1
Haploidía, 226
Haploscléridos (HA
Haplosporidium, 37
Haplospóridos (HA
Haplotaxíados (HAP
Haplotaxinos (HAPL
Haplotaxis, 537
Harmolita grandis, 6
Harpadon nehereus,
Harpadóntidos (HA
Hardy-Weinberg, le
Harpacticoides (HA
Harpacticus, 584
Hartmannella, 370
Harvey, William, 11
Havers, canal *o* con
  sistemas, 70
Heces, **73**, 99, **102**
Hectocótilo, 510
Hedylopsis, **513**, 514
Hélice alfa, **33**
†Helicoplacoideos (H
  657
†*Helicoplacus*, **641**, 6
Helicospóridos (HEL
Heliopora, 407
Heliosphaera, **349**
Heliosporidium, 330,
Heliothis zea, 626
Heliothrips haemorr
Heliozoos (HELIOZO
Helisoma, 514
Helix, 514
  aspersa, **498**
  historia natural, 4
  pomatia, 500
  reproducción, 499
  sistema circulatori
    digestivo, 498
    reproductor, 49
    respiratorio, 498
Helminthoglypta, 51
Helmintología, 10

Haemadipsa, 538
Haematobia irritans. 629
Heaematococcus pluvialis, 369
Haematopinus suis, **617**
Haemonchus, 445
Haemopis marmorata, 538
Haemoproteus, 371
Halacarus, 560
Halammohydra, 406
Halarachne, 560
Halcón, **795**, 810
  común, 811
  peregrino, DDE, 882
†*Haldanodon*, 838
Haliaeetus leucocephalus, 811
Halibut, 721
Haliclona, **376**, 385
Haliclystus, **388**, **400**, 406
Halicóndridos (HALLICHONDRIDA), 385
Halícitos (HALICTIDAE), 636
Halictus, 636
Halichondria, 385
Haliotis, 497, **500**, 513
  rufescens, **497**
Halisarca, 331, 385
Halobates, 602, 618
Hanleya, 512
Hanuman, 842
Hapagnatha, 459
Haplodocos (HAPLODOCI), 717
Haploembia solieri, 617
Haploide, número, 187, **188**
Haploidía, 226
Haploscléridos (HAPLOSCLERIDA), 385
Haplosporidium, 372
Haplospóridos (HAPLOSPORIDA), 372
Haplotaxiados (HAPLOTAXIADA), 537
Haplotaxinos (HAPLOTAXINA), 537
Haplotaxis, 537
Harmolita grandis, 635
Harpadon nehereus, 716
Harpadóntidos (HARPADONTIDAE), 716
Hardy-Weinberg, ley, 229
Harpacticoides (HARPACTICOIDA), 584
Harpacticus, 584
Hartmannella, 370
Harvey, William, 119
Havers, canal *o* conducto, **69**, 70
  sistemas, 70
Heces, **73**, 99, **102**
Hectocótilo, 510
Hedylopsis, **513**, 514
Hélice alfa, **33**
†Helicoplacoideos (HELICOPLACOIDEA), **641**, 657
†*Helicoplacus*, **641**, 657
Helicospóridos (HELICOSPORIDA), 372
Heliopora, 407
Heliosphaera, **349**
Heliosporidium, 330, 372
Heliothis zea, 626
Heliothrips haemorrhoidalis, 622
Heliozoos (HELIOZOA), 347, **349**, 371
Helisoma, 514
Helix, 514
  aspersa, **498**
  historia natural, 499
  pomatia, 500
  reproducción, 499
  sistema circulatorio, 498
    digestivo, 498
    reproductor, 499
    respiratorio, 498
Helminthoglypta, 514
Helmintología, 10
Heloderma, 768
  horridum, 778
  suspectum, 778, **779**
Helodermátidos (HELODERMATIDAE), 778
Hembra, 185
Hemeritrina, 470
Hemerocampa leucostigma, 605
  vetusta, **625**
Hemiarthrus, 585
†Hemicidaroideos (HEMICIDAROIDEA), 658
Hemicordados (HEMICHORDATA), 338, 456, 478, 480, **481**, **482**, **483**
  características, 481
  clasificación, 484
  cubierta del cuerpo, 481, 482
  excreción, 481
  órgano excretor, 482, 484
  sistema circulatorio, 481, 482
    nervioso, 481, 482
    reproductor, 481, 482
Hemidactylus turcicus, 776
Hemimetábolos (HEMIMETABOLA), 606, **609**, 612
Hemioniscus, 585
Hemípteros (HEMIPTERA), 602, **608**, **609**, 618, **619**, **620**
Hemiramphus, 718
Hemirránfidos, 707
Hemisferio(s)
  animal, 195
  cerebrales, **163**, **168**, 678, 688, **689**, 825
  vegetativo, 197
Hemixis, 366
Hemo, 130
Hemocele, 109, **110**, 323, 477, 486, 570, 592
Hemocianina, 131
Hemofilia, 114, 231, **232**
Hemoglobina, **25**, 71, 130, 522
Hemorragia, **105**, **106**, 114
Hemosporiinos (HAEMOSPORIINA), 356, **357**, 371
Hendidura(s)
  branquiales, 199, **200**, 201, **317**, 481, **482**, 661, **662**, 665, **666**, **669**, 670, **671**, **676**, **677**, **684**, 685, 686, **687**, **700**
  sináptica, 161
Henle, asa, 135, **136**
Henricia, 649, 659
Heparina, 114
Hepatopáncreas, **569**
Hepiálidos (HEPIALIDAE), 624
Herbívoros, 92, **241**, 242, **243**, 833
Hercothrips fasciatus, 622
Herencia, 209
  de los caracteres adquiridos, 292
  de los grupos sanguíneos, hombre, **232**
  hombre, **217**, 218, 230
  ligada al sexo, 219, 220
  mecanismo, 211
  mendeliana, hombre, **232**
  tipos especiales, 216
Hermafrodita, *véase* Monoico
Hermione, **536**
Herpestes mungo, 848
Herpetomonas, 353, 369
Herpobdella, 538
Herrerillos, 816
Hespéridos (HESPERIIDAE), **626**
Hesperoleon, 623
†*Hesperornis*, **299**, **806**, 807
†Hesperornitiformes (HESPERORNITHIFORMES), 807
Hetaerina, 613
Heterakis, 445
  gallinae, 369
Heterocelos (HETEROCOELA), 385
Heterociémidos (HETEROCYEMIDA), 458
Heteroclóridos (HETEROCHLORIDA), 368
Heterochloris, 368
Heterodera
  radicicola, **442**
  schachtii, 440, 445
Heterodóntidos (HETERODONTIDAE), 692
Heterodontos (HETERODONTA), **506**, 515
Heterodontus francisci, 692
Heterómidos (HETEROMYIDAE), 846
Heteromiotos (HETEROMYOTA), 472
Heteromorfosis, 574
Heteronemertinos (HETERONEMERTINI), 432
Heterópodos, 499, **502**
Heterosomas (HETEROSOMATA), 709, 721
Heterotardígrados (HETEROTARDIGRADA), 474
Heterotríquidos (HETEROTRICHIDA), 373
Heterozigoto, 212
Hexacoralarios (HEXACORALLIA), 407
Hexactinélidos (HEXACTINELLIDA), 331, **376**, 382, 385
Hexanchus griseus, 692
Hexánquidos (HEXANCHIDAE), 692
Hexanquiformes (HEXANCHIFORMES), 692
Hexápodos (HEXAPODA), 337, 561, 601, 611
Hialosponjas (HYALOSPONGIAE), 385
Hibernación, 238
Hibridación, 306
Hidra, **93**, **132**, **317**, 389, **393**
  alimentación, 392
  blanca, 389
  células nerviosas, **394**
  comportamiento, 393
  depresión, 394
  digestión, 392
  estructura celular, 389
  excreción, **132**, 393
  funciones, 389
  gemación, **184**, 394
  injertos, 394
  locomoción, 392
  parda, 389
  polimorfismo, 398
  rasgos generales, 389
  regeneración, 394
  reproducción sexual, **395**
  respiración, 393
  sistema digestivo, **93**
  verde, 389
Hidrobátidos (HYDROBATIDAE), 809
Hidrocortisona, *véase* Cortisol
Hidrófido de franjas, 781
Hidrófidos (HYDROPHIIDAE), 780
Hidrofílidos, **631**
Hidroide, **158**, **402**
Hidroideos (HYDROIDA), **388**, 389, 405
  coloniales, 396
Hidroseno, **679**
Hidroteca, **396**
Hidroxiindol-O-metiltransferasa, 155
Hidrozoos (HYDROZOA), **328**, **331**, 332, **388**, 389, **396**, **397**, 398, 404, **405**
Hielo, 238
Hiena, 848
Hiénidos (HYAENIDAE), 848
Hierro, 870
Hígado, 7, **93**, **94**, **95**, 99, **102**, **110**, **119**, **121**, **170**, **466**, **491**, **494**, **496**, **509**, **510**, **548**, **570**, **581**, **669**, **670**, **671**, **676**, **677**, 686, **687**, **697**, 700, **757**, **791**, 792, **823**, 824.
  Véase también Sistema digestivo
Hileras, 547, **548**, **549**, **557**
Hílidos (HYLIDAE), 736, **743**, 748

Himenópteros (HYMENOPTERA), 549, 597, **598**, 605, **609**, 633, **634**, **635**
Himenostomátidos (HYMENOSTOMATIDA), 372
Hinóbidos (HYNOBIIDAE), 743, 749
Hioides, **283**, **822**
Hipermastígidos (HYPERMASTIGIDA), 354, 370
Hiperparasitismo, 605
Hiperparásitos, 248
Hiperpolarización, **159**
Hipertensión, 120
Hipertiroidismo, 149
Hipoblasto, 201
Hipobóscidos (HIPPOBOSCIDAE), 371, **627**, 630
Hipofaringe, 589, **590**, **592**
Hipófisis, *véase* Pituitaria
Hipoglucemia, 151
Hipómero, **198**, 200
Hipopotámidos (HIPPOPOTAMIDAE), 852
Hipopótamo, **852**
  pigmeo, 852
Hipostoma, 389, **390**, **552**
Hipostómidos (HYPOSTOMIDES), 720
Hipotálamo, 142, **166**, **168**
  papel, 168
Hipótesis, 8
Hipotiroidismo, 149
Hipotríquidos (HYPOTRICHIDA), 373
Hippa, 585
†*Hippidion*, **289**
Hippocampus, **696**, 709, 719, **720**
Hippodamia, **631**, 632
Hippodiplosia insculpata, **lám. 1**
Hippoglossoides platessoides, **721**
Hippoglossus, 721
Hippopotamus amphibius, **852**
Hippospongia, 385
Hiracoideos (HYRACOIDEA), 850
Hirudina, 535
Hirudíneos (HIRUDINEA), **335**, 517, 533, **534**, **535**
Hirudo, 335
  medicinalis, **534**, 535, 538
HIRUNDINIDAE, 815
Hirundo rustica, **815**
His, fascículo, 117
Histiotheuthis, **512**
Histología, 9, 66
  esponjas, 380
Histomonas meleagris, 369
Histoplasmosis, 806
Historia natural
  acantocéfalos, 455
  anfibios, 736
  arañas, 549
  Ascaris, 437
  aves, 796
  bivalvos, 504
  braquiópodos, 465
  briozoos, 461
  caimán, 758
  cangrejo de río, 573
  cefalópodos, 508
  ciclóstomos, 678
  cohombros de mar, 654
  crinoideos, 655
  entoproctos, 468
  equiúridos, 471
  erizos de mar, 652
  escafópodos, 494
  estrellas de mar, 647
  forónidos, 464
  gnatostomúlidos, 458
  Helix, 499
  hombre, 858
  lombriz de tierra, 524
  mamíferos, 831
  nematomorfos, 446
  nemertinos, 431
  Neopilina, 492
  ofiuras, 650
  osteictíes, 706
  planaria, 415
  pogonóforos, 476
  poliplacóforos, 493
  poliquetos, 529
  quetognatos, 479
  quinorrincos, 453
  reptiles, 758, 764
  rotíferos, 449
  saltamontes, 594
  sanguijuela, 534
  sipuncúlidos, 469
Histricomorfos (HYSTRICOMORPHA), 846
Histricopsylla gigas, 630
Hoazin, 811
Hojas germinativas, 197
Holártica, región, 261
Holaspis, 544
†*Holaster*, 658
Holastéridos (HOLASTEROIDA), 658
Holectípidos (HOLECTYPOIDA), 658
†*Holectypus*, 658
Holoblástica, segmentación, 195, 320
Holocéfalos (HOLOCEPHALI), 693
Holocelos (HOLOCOELA), 428
Holocentrus, 719
Holofítica, nutrición, 342, 351
Holometábolos, **609**, 622
Holósteos (HOLOSTEI), 714
Holothuria, 338, 654, 657
Holotricos (HOLOTRICHIA), 366, 372
Holoturias, *véanse* Cohombros de mar, Holoturoideos
Holoturoideos (HOLOTHUROIDEA), **337**, 338, 639, **640**, 642, **643**, **644**, **653**, **654**, 657
Holozoica, nutrición, 342, 351
Homalopsinos (HOMALOPSINAE), 780
Homalorrágidos (HOMALORRHAGIDA), 453
Homalozoos (HOMALOZOA), 656
Homarus, 585
  americanus, 566
Hombre, **10**, **271**, **280**, **282**, 340, 841, 842, 855-872
  alimento, 242, 869
  cambios ecológicos, 257
  capacidad pulmonar, **129**
  caracteres hereditarios mendelianos, **232**
    ligados al sexo, 221
  características, 855, 864, 865
  ceguera para los colores, 231
  civilizado, futuro, 871
  clasificación, 871
  cobijo, 869
  comparado con los animales, **10**
  control de la expansión, **885**
  corazón, **117**
  crecimiento, 863
  cromosomas, **64**
  cruzamientos consanguíneos, 227
    no consanguíneos, 227
  cubierta del cuerpo, 856
  curva de aumento de peso, **863**
  de Cro-Magnon, **867**
  de Java, 866
  de Neanderthal, 866, **867**
  de Pekín, 866, 870
  degradación de los ecosistemas, 255
  desarrollo embrionario, 290
  dientes, **95**, **831**, 857
  digestión, 96
  distribución, 858
  duración de la vida, 863
  embrión, **201**
  encéfalo, **168**
  enfermedades, **608**
  equilibrio, **178**
  escala cronológica, **865**
  espermatozoides, 190
  esqueleto, **81**, 857
  estructura, 290, 856
    social, 250
  evolución, 290
  factor Rh, 115
  factores letales, 218
  fisiología, 856
  glándulas endocrinas, **148**
    mamarias, **829**
  grupos sanguíneos, 114, **115**
  gusto, **174**
  herencia, **217**, 218, 230
    de la visión del color, **231**
    de los grupos sanguíneos, **232**
  historia, 864
    natural, 858
  hormonas, 148
  instrumentos, **866**, 870
  introducciones de animales y plantas, 262
  médula espinal, **169**
  moderno, **867**, 868
  músculos, **81**
  mutaciones, 227
  oído, **178**
  olfato, **175**
  órganos internos, 858
    rudimentarios, **284**
  óvulos, **190**
  parásitos, **349**, 422, 425, 435-444, 551, 553
  pelo, 857
  pie, **826**
  piel, 76, **77**, **217**
  posición en la naturaleza, 855
  registro fósil, 290
    y subfósil, **865**
  regulación del agua, 141
  relaciones con los animales, 13-14
    funcionales, 290
  respiración, 128
  riñón, **137**
  sangre, **112**
  sistema circulatorio, **121**
    digestivo, **95**
    excretor, **136**
    muscular, 858
    nervioso, 858
    nervioso autónomo, **170**
    reproductor, 860
    respiratorio, 126, **127**
    urogenital femenino, **860**
    urogenital masculino, **859**
  tamaño, 856
  tenias, 426
  útero, **835**
  vista, **180**
  volumen pulmonar, **129**
Homeostasis, 140
Homeotermos, 142, 785, 819
Homínidos (HOMINIDAE), 842, 855
Hominoideos (HOMINOIDEA), 842, 855
Homo, 340
  erectus, 866, **867**
  sapiens, 842, 855, 866, 871
Homo sapiens
  neanderthalensis
  sapiens, 867
Homocelos (HOMC
†Homoiostelos (HO
Homología, **279**, **2**
Homópteros (HOM
619, **620**
Homoscleróforos (
385
†Homostelos, **641**, 6
Homozigoto, 212
Homunculus, 204
Hooke, Robert, 52
Hopkinsia rosacea,
Hoplocáridos (HO
Hoplonemertinos (
Hormiga(s), **609**, **6**
  argentina, 635
  aterciopelada, **63**
  carpintera, **635**
  cosechadora, 635
  de fuego, 635
  legionarias, 635
  león, **609**, 622, 6
  parasol, 635
Hormiguero mayor
Hormiphora, 411
Hormona(s), 143-1
  adrenocorticotró
  antidiurética (AD
  de los ovarios, **8**
  en la reproducció
  estimulante de lo
    del crecimient
    del folículo (F
    del tiroides (T
  gonadotrópica,
  hombre, 148
  invertebrados, 14
  juvenil (neotenin
  lactogénica *o* lut
  luteinizante (LH)
  luteotrópica (LT
  regulación, 143
  tirotrópica, 154
  vertebrados, 148
Huesecillos auditiv
Hueso(s), 69, **79**, **1**
  compacto, **79**
  de cartílago, 698
  de membrana, 6
  esponjoso, **79**
  estructura, **69**
  frontal, **827**
  innominado, 821
  interespinales, 69
  intramusculares,
  largo, 79
    estructura, **79**
  sesamoideos, 821
Huésped(es), 247
  definitivos, 247
  intermedios, 247
  transmisores, 24
Huevo(s), **381**, **530**,
  acantocéfalos, **45**
  amícticos, 450, 4
  anfibios, **195**, **1**
  aves, **195**, 795, 8
  coloración prote
  cubiertas protect
  duela del hígado
  en mosaico, 204
  gastrulación, 196

Homo sapiens
  neanderthalensis, 867
  sapiens, 867
Homocelos (HOMOCOELA), 384
†Homoiostelos (HOMOIOSTELA), 656
Homología, **279, 280,** 316
Homópteros (HOMOPTERA), 606, **608,** 609, 619, **620**
Homoscleróforos (HOMOSCLEROPHORA), 385
†Homostelos, **641,** 656
Homozigoto, 212
Homunculus, 204
Hooke, Robert, 52
Hopkinsia rosacea, **lám. 2**
Hoplocáridos (HOPLOCARIDA), 585
Hoplonemertinos (HOPLONEMERTINI), 433
Hormiga(s), **609, 633, 635,** 869, 884
  argentina, 635
  aterciopelada, **634,** 636
  carpintera, **635**
  cosechadora, 635
  de fuego, 635
  legionarias, 635
  león, **609,** 622, **623**
  parasol, 635
Hormiguero mayor, 843
Hormiphora, 411
Hormona(s), 143-155
  adrenocorticotrópica (ACTH), 154
  antidiurética (ADH), **138,** 141, 153
  de los ovarios, **862**
  en la reproducción, 203
  estimulante de los melanóforos (MSH), 154
    del crecimiento, 154, 734
    del folículo (FSH), 154, 861
    del tiroides (TSH), 149
  gonadotrópica, 154, 734
  hombre, 148
  invertebrados, 144
  juvenil (neotenina), 146, 606
  lactogénica *o* luteotrópica, 154
  luteinizante (LH), 154, 861, **862**
  luteotrópica (LTH), 154
  regulación, 143
  tirotrópica, 154
  vertebrados, 148
Huesecillos auditivos, 177
Hueso(s), 69, **79, 102**
  compacto, **79**
  de cartílago, 698
  de membrana, 698
  esponjoso, **79**
  estructura, **69**
  frontal, **827**
  innominado, 821
  interespinales, 699
  intramusculares, 699
  largo, 79
    estructura, **79**
  sesamoideos, 821
Huésped(es), 247
  definitivos, 247
  intermedios, 247
  transmisores, 248
Huevo(s), **381, 530,** 551, **552,** 804
  acantocéfalos, **454,** 455
  amícticos, 450, 451
  anfibios, **195, 199, 740**
  aves, **195,** 795, 803, 804
  coloración protectora, 805
  cubiertas protectoras, **195**
  duela del hígado del cordero, **421**
  en mosaico, 204
  gastrulación, 196
  insectos, **195, 598,** 600, **616,** 621, **622, 626, 628, 629, 630, 633, 635**
  mamíferos, **196,** 834
  mícticos, 450, **451**
  nematodos, **438,** 439, **440,** 441, **442**
  número, 194
  peces, 691, **710**
  pollo, **195**
  rana, **195, 199**
  reptiles, **205,** 754, 758
  rotíferos, **450, 451**
  salamandra, **205**
  segmentación, **196**
  tenia, **427**
  terrestres, 202
  tiburón, 691
  tipos, **320,** 321
  trucha, 710. *Véase también* Reproducción
Humedad, 266
  relativa, 239
Húmero, **78, 79, 81, 279, 729, 789, 790, 792,** 821, 822
Humor acuoso, 179, **180**
  vítreo, 179, **180**
Huso, 63, 714
Huso huso, 714
Hutchinsoniella, 583
Huxley, A. F., 87
Huxley, H. E., 87
Hyaena, 848
Hyalella, **577,** 585
Hyalonema, 331, 385
Hyalophora cecropia, **147,** 625
Hydatina, 333, 450
Hydra, 332, **390, 405**
  americana, 389
  fusca, 389, 392
  oligactis, 389, 392
Hydractinia, 398
Hydrachna, 560
Hydrocyanus, 716
Hydrodamalis stelleri, 851
Hidrofílidos (HYDROPHILIDAE), 633
Hydroides, 537
Hydrolagus, **684**
  colliei, 693
Hydrolimax, 428
Hydromantes, 751
Hydrophis, 781
Hydropsyche, 623
Hydrous triangularis, 631
Hydrus, 781
Hyemoschus, 852
Hyla, 748
  arborea, 748
  cadaverina, **lám. 4**
  cinerea, **729**
  crucifer, 748
  meridionalis, 748
  regilla, **738, 740,** 748
Hylemyia antiqua, 629
  brassicae, 629
Hylidae, 737
Hylobates, 842
Hymenolepis, 429
  diminuta, 426
  nana, 426
Hynobius, 749
†*Hyopsodus,* 849
Hypera postica, **633**
Hyphantria cunea, 625
†*Hipoderma bovis,* **627,** 630
Hypogeophis, 751
†*Hypsognathus,* 772
†*Hyracotherium,* **288,** 289
Hyrax, 850
Hystrichis, 445

Ibis, 809
Icneumónidos (ICHNEUMONIDAE), **634,** 635
Ictalúridos (ICTALURIDAE), 717
Ictalurus nebulosus, **717**
  punctatus, 717
ICTERIDAE, 816
Ictiófidos (ICHTHYOPHIIDAE), 751
†Ictiopterigios (ICHTHYOPTERYGIA), 775
†Ictiornitiformes (ICHTHYORNITHIFORMES), 807
†Ictiosaurios (ICHTHYOSAURIA), **271, 299,** 775
Ictiostegalios (ICHTHYOSTEGALIA), 745
Ichthyomyzon, 681
Ichthyophis, 340, 751
  glutinosus, **726**
†*Ichthyornis,* 806, 807
†*Ichthyosaurus,* 775
†*Ichthyostega,* 744, 745
Idiocia fenilcetonúrica, **232**
Idiosoma, **553**
Idothea, 585
Iguana, 776
Iguana, 776
  del desierto, 766
  marina, 766, 767
Iguánidos (IGUANIDAE), 776
†*Iguanodon,* 782
Ikeda, 472
  taenioides, 471
Íleon, 98
Ilion, **78, 81, 729,** 790, 821, **822**
Imagen en mosaico *o* por aposición, 572
  por superposición, 572
Imago, 606
Impresión (grabación), 172, 804
Impulso nervioso, 158, 160
Inarticulados (INARTICULATA), 467
Incas, 869
Incisivos, 823, **830, 831**
Inclusión, 24
Incubación, 803, 805
Índridos (INDRIDAE), 841
Indris, 841
Inducción, 49, **50**
Inducciones sinérgicas, 205
Inductor, 205
Infundíbulo, **163,** 164, **166,** 678, 688, 689, 733
  del oviducto, 795
Infusorígena, larva, 457
Infusorios (INFUSORIA), 330, 358
Inhibición, 205
Inmunidad, 114, 357
Inocellia, 622
Insecticidas, 805, 881
Insectívoros (INSECTIVORA), 92, **271, 830,** 833, 840, **841, 842**
Insectos (INSECTA), **124, 132, 241,** 247, **270, 271, 279, 317, 336,** 337, 539, **540, 541,** 542, 543, 556, 561, 587-638
  alados, 612
  alas, **609**
  alimento, 605
  aparato bucal, 602
  beneficiosos, 607
  características, 587, **609**
  clasificación, 611
  coloración, 601
  comportamiento, 603
  conservación del agua, 604
  crecimiento, 606

- Insectos
  - cubierta del cuerpo, **591**
  - dañinos, 608
  - de la laca, 621
  - del fuego, 612
  - depredadores, 605, 607
  - diapausa, 146
  - distribución, 602
  - enfermedades transmitidas por, **608**
  - evolución, 588
  - excreción, 588
  - forma, 601
  - fósiles, **610**
  - función, 601
  - gregarios, 606
  - hoja, 614
  - instinto, 603
  - larva, 606
  - metamorfosis, 606
  - muda, 146
  - músculos, **82**, 602
  - número de descendientes, 606
  - ojos, **179**
  - órganos de los sentidos, 588
  - ovíparos, 605, 607
  - palo, **614**
  - parásitos, 605
  - percepción sensitiva, 603
  - piezas bucalos, **609**
  - plagas, 608
  - producción de luz, 602
    - de sonidos, 602
  - productores de agallas, 605
  - rasgos generales, 588
  - reacciones subsociales, 606
  - relaciones con el hombre, 607
  - reproducción, 607
  - respiración, **124**, 588, 602
  - sistema circulatorio, 588
    - digestivo, 588, 602
    - endocrino, **145**
    - nervioso, 588
    - reproductor, 588, **595**
  - sociales, 597, 606
    - castas, 607
    - reina, 607
    - superiores, 250
  - solitarios, 606
  - tamaño, 589
  - tubos de Malpighi, **133**
  - variaciones estacionales, 602
  - vivíparos, 605
  - vuelo, **604**
- Inserciones musculares, **501**, 502
- Inspiración, 128
- Instars, 606
- Instinto, 172, 603
- Insulina, 150, 234
- Inteligencia, 173
- Interacción cooperativa, 205
- Interambulacros, 639, 651
- Interfase, **62**, **64**, 190
- Intermedina, 154, 729, 759
- Intermuda, 573
- Interneurona, **161**, 162
- Interoceptores, 157
- Interradios, 645
- Intestino, 98, **102**
  - anélidos, **520**, **521**, **522**, **530**, **534**
  - anfibios, **66**, **93**
  - artrópodos, **548**, 568, **569**, **570**
  - aves, **791**
  - braquiópodos, **466**
  - briozoos, **461**, **462**
  - condicties, 686, **687**
  - cordados inferiores, **666**, 667, **669**, 670, **671**, **676**, **677**
  - delgado, anfibios, 730
    - estructura, **98**
    - hombre, **95**, **170**
    - mamíferos, **823**, 824, **832**
    - reptiles, 756
    - vertebrados, 94
  - enteropneustos, 481
  - equinodermos, 647, **652**, **653**
  - equiuros, **470**
  - forónidos, **464**
  - grueso, 99
    - anfibios, 730
    - hombre, **95**
    - mamíferos, **823**, 824
    - vertebrados, 94
  - hemicordados, **483**
  - hombre, **95**
  - insectos, **145**, **592**, 598
  - lombriz de tierra, **93**
  - medio, artrópodos, **552**
    - pentastómidos, **473**
    - quinorrincos, **453**
  - moluscos, **491**, 492, **493**, **498**, 502, **503**, **509**
  - nematodos, **436**, 438, **442**
  - nematomorfos, **446**
  - osteictíes, **697**, 700
  - platelmintos, **414**, **415**, **420**
  - quetognatos, **479**
  - rana, **66**
  - reptiles, 757
  - rotíferos, **448**
  - salamandra, **93**
  - vertebrados, **94**. *Véase también* Sistema digestivo
- Introgresión, 306
- Introverso, 461, **470**
- Invaginación, 197, **199**
- Invernación, 834
- Inversión, 226
  - del sexo, 220
- Invertebrados, **125**, 323
  - coloniales, 250
  - cubierta del cuerpo, 75
  - esqueleto, 78
  - excreción, 132
  - homologías, 281
  - hormonas, 144
  - larvas, **325**
  - ojos, **179**
  - origen, 286
  - sistema circulatorio, 109
    - digestivo, 93
    - muscular, 82
    - nervioso, 162
  - temperatura ambiente, 238
- Involución, 197, **199**
- Iones, 22
  - de potasio, 159
  - de sodio, 159
- *Iridia*, **350**
- Iridocitos, 704
- Iridóforos, 728, **729**, 759
- *Iridomyrmex humilis*, 635
- Iris, **179**, **180**
- *Iris oratoria*, 614
- Irritabilidad, 10
- Islas continentales, 261
  - oceánicas, 261
- Isolecito, huevo, **320**
- *Isophyllia*, 407
- Isópodos (ISOPODA), **576**, **577**, **578**, 585
- Isópteros (ISOPTERA), **609**, 615, **616**
- Isótopos, 22
- *Isotricha*, 372
- Isquion, **78**, **81**, **729**, 790, 821, **822**
- Istiofóridos (ISTIOPHORIDAE), 721
- *Ixodes ricinus*, 560
- Ixódidos (IXODIDES), **552**, 560
- Ixodinos, 560

- Jabalí
  - de Europa, 851
  - verrugoso, 851
- Jacobson, órgano, 727, 734, 762, 786
- †*Jagorina*, 692
- Jalea real, 600
- *Japyx*, **612**
- Jaquetón, 685
- Jirafa, 852, **853**
- John dory, 719
- Jugo
  - gástrico, 97
  - pancreático, **100**
- Juliformios (JULIFORMIA), 562
- *Julus*, 337
  - *virgatus*, 562
- Jurásico, **270**, **271**, **287**

- *Kalotermes*, 615
  - *flavicollis*, 616
- *Katherina*, 512
- *Keratella*, **449**
- *Kinosternon*, 773
- *Kiricephalus*, 473
- Kiwi, **808**
- Kjoekkenmoedding, 875
- Klinefelter, síndrome, 233
- *Knemidokoptes*, 561
- Koala, 839
- Kölreuter, 209
- Kowalewsky, A., 665
- Kraits, 780
- Krebs, ciclo, 41, 42, **43-46**, **85**
- †*Kuehneotherium*, 839
- Kwashiorkor, 874

- †Laberintodontos (LABYRINTHODONTIA), **270**, 745
- *Labia minor*, 615
- Labidognatos (LABIDOGNATHA), 559
- Labio, 435, **590**, **592**, **600**, 820, 823
  - dorsal, **436**
    - del blastóporo, 197
  - mayor, **860**
  - menor, **860**
  - ventrolateral, **436**
- Laberinto óseo, 178
- Labirintúlidos (LABYRINTHULIDA), 371
- Labro, 589
- *Labyrinthula*, 371
- *Laccifer lacca*, 621
- *Lacerta*, 193, **756**, 768, 778
- Lacértidos (LACERTIDAE), 778
- Lacertilios (LACERTILIA), 775
- Lacinia, **590**
- Láctico, ácido, **85**, **103**
- *Lactophrys*, 721
- *Lachesis muta*, 781
- *Lachrymaria*, **367**
- Ladilla, **617**
- *Laelaps*, 560
  - *echidnina*, **553**
- Lagarta peluda de los encinares, **624**, 626
- Lagartija caimán, 778
- Lagartos, **317**, **754**
  - ápodos, 761
    - plateados, 778
  - caimán, 778
  - cola de cebra, 77
    - de látigo, 768,
  - de collar, 776, 7
  - del Nuevo Mund
  - del Viejo Mundo
  - espinosos, 340, 7
    - de Yarrow, **lá**
  - gusano, 781
  - músculos, **756**
  - partenogénesis,
  - venenosos, 778
- Lagena, 178
- Lagomorfos (LAG
- *Lagopus*, 811
- *Lagorchestes*, 839
- Lagunas óseas, 70
- Lamarck, Jean Ba
- Lamelibranquiados TA), 514
- Lamelibranquios (500, 501, 51
- *Lamellisabella*, **475**
- Láminas
  - internas, **787**
  - óseas concéntric
  - pectinadas, 409,
- *Lamna nasus*, 692
- Lámnidos (LAMNI
- *Lampetia*, 629
- *Lampetra lamottei*,
- Lampíridos (LAMP
- Lamprea, **317**, 339,
  - de lago, **680**
  - esqueleto, 676
  - estructura, **676**,
  - marina, 681
  - órgano de los se
  - sistema circulato
    - digestivo, 677
    - excretor, 678
    - muscular, 677
    - nervioso, 678
    - reproductor,
- Lampreílla, 681
- Lampridiformes (L
- *Lampris regius*, 71
- *Lampropeltis*, 780
- *Lampsilis*, 505
- *Lampyris*, 107, 632
- Langerhans, islotes
- Langosta, **270**, 566
  - alada, 614
  - americana, 589,
  - de Carolina, 589
  - de roca, 585
- Langur, 842
- LANIIDAE, 815
- *Lanthonotus borne*
- Lantonótidos (LAN
- Lantonoto sin orej
- Lanugo, 857
- Lapa, **500**, 513
- *Laphomonas*, 370
- *Laphygma fugiper*
- *Laqueus californic*
- Láridos (LARIDAE
- Laringe, **93**, **95**, **12**
- *Larrea tridentata*,
- *Larus*, 340, 812
- Larva, 147, 200, 32
  - abejas, **598**, 600

Lagartos, **317**, **754**, 760, 775, 778
  ápodos, 761
    plateados, 778
  caimán, 778
  cola de cebra, 776
    de látigo, 768, 777
  de collar, 776, **777**
  del Nuevo Mundo, 776, **777**
  del Viejo Mundo, 776, 778
  espinosos, 340, 776
    de Yarrow, **lám. 3**
  gusano, 781
  músculos, **756**
  partenogénesis, 193
  venenosos, 778
Lagena, 178
Lagomorfos (LAGOMORPHA), **844**
Lagopus, 811
Lagorchestes, 839
Lagunas óseas, 70
Lamarck, Jean Baptiste de, 52, 292
Lamelibranquiados (LAMELLIBRANCHIATA), 514
Lamelibranquios (LAMELLIBRANCHIA), 500, 501, 515
Lamellisabella, **475**, 476
Láminas
  internas, **787**
  óseas concéntricas, 70
  pectinadas, 409, **410**
Lamna nasus, 692
Lámnidos (LAMNIDAE), 692
Lampetia, 629
Lampetra lamottei, 681
Lampíridos (LAMPYRIDAE), 602, **631**, 632
Lamprea, **317**, 339, **679**, 681
  de lago, **680**
  esqueleto, 676
  estructura, **676**, **677**, **680**
  marina, 681
  órgano de los sentidos, 678
  sistema circulatorio, 677
    digestivo, 677
    excretor, 678
    muscular, 677
    nervioso, 678
    reproductor, 678
Lampreílla, 681
Lampridiformes (LAMPRIDIFORMES), 719
Lampris regius, 719
Lampropeltis, 780
Lampsilis, 505
Lampyris, 107, 632
Langerhans, islotes, **148**, 150
Langosta, **270**, 566, 584, 613, 614
  alada, 614
  americana, 589, 614
  de Carolina, 589, 614
  de roca, 585
Langur, 842
LANIIDAE, 815
Lanthonotus borneensis, 778
Lantonótidos (LANTHONOTIDAE), 778
Lantonoto sin orejas, 778
Lanugo, 857
Lapa, **500**, 513
Laphomonas, 370
Laphygma fugiperda, **624**
Laqueus californicus, **466**
Láridos (LARIDAE), 812
Laringe, **93**, **95**, 126, **127**, **732**, 757, **823**, 824
Larrea tridentata, 269
Larus, 340, 812
Larva, 147, 200, 324
  abejas, **598**, 600
  acarinos, 551, 552
  actinotroca, 464
  ammocetes, 679
  anfibios, 735
    branquias, **736**
  ascidia, 665
  auricularia, 643, 653
  bipinnaria, 648, **649**, 664
  braquiolaria, 648, **649**
  cidípida, 410
  cifonauta, **325**
  ciliada, 649
  crustáceos, 578-579
  cypris, 580, **581**, 582
  dipléurula, 643, **644**
  doliolaria, 653, 656
  equinopluteus, 652
  esquizópodo, 578
  estrella de mar, **649**
  frigana, **624**
  infusorigena, 457
  insectos, 606, **629**, **630**, **633**, **635**
  lepidóptero, **626**
  malacostráceos, 577
  megalopa, 578, **579**
  metanauplius, 578
  mosquitos, **628**
  mysis, 578, **579**
  nauplius, 565, 578, **579**, 580, **581**, 582
  nematodos, **440**
  ofiopluteus, **644**, 651
  pedogénicas, 743
  pilidio, **325**
  pluteus, 643
  protozoea, 578, **579**
  tenia, **427**
  tornaria, **483**, 664
  trocófora, 323, 324, **325**, 486, 490, 494, 496, 506, **529**
  tunicado, **662**
  velígera, 486, **490**, 496, 506
  vitelaria, 656
  zoea, 578, **579**
Larváceos (LARVACEA), 338, **663**, 667, 673
Lasiocámpidos (LASIOCAMPIDAE), 625
Lateritización, 875
Latimeria, 194, 696
  chalumnae, **712**, 714
Latrodectus, **545**, 549
  mactans, 550, 553, 559
Laura, 584
Laurasia, 273
Laurer, conducto, 420
Lavanderas, 816
Lecane, 449
Lecanicefaloideos (LECANICEPHALOIDEA), 429
Lecitina, **31**
Lecitoepiteliados (LECITHOEPITHELIATA), 428
Lechuza, **813**
  común, 813
  minadora, 813
Leeuwenhoek, Antony van, 204
Leignathus equulus, 704
Leiopelma, 746
Leiopelmátidos (LEIOPELMATIDAE), **746**
Leipoa ocellata, 811
Leishmania, 342, 354
  brasiliensis, 354
  donovani, 354
  tropica, 354
Lemings, 832, 846
Lemmus, 832, 846
Lemniscos, **454**
Lemur, 841
Lémur, 841
  volador, 840
Lemúridos (LEMURIDAE), 841
Lemuriformes (LEMURIFORMES), 841
Lemuroideos (LEMUROIDEA), 841
Lengua, 94, **97**, 598, **671**, **676**, 677, **679**, **697**, 700, **727**, 756, **757**, 762, 791, 796, 823. *Véase también* Sistema digestivo
Lenguado, 721
León, 848, **lám. 3**
  marino, 849
    de California, 849
    de Steller, **849**
Leopold, A., 886
Lepadella, 448
Lepas, 580, 584
  fascicularis, **581**
†*Lepidocaris,* 583
Lepidochelys, 774
Lepidodermella, 452
†*Lepidodiscus,* **641**
Lepidomenia, 511
Lepidopléuridos (LEPIDOPLEURIDA), 511
Lepidopleurus, 512
Lepidópteros (LEPIDOPTERA), 605, **609**, 623, **624**, **626**
Lepidosaurios (LEPIDOSAURIA), 775
Lepidosiren, **713**
  paradoxa, 713
Lepidosirénidos (LEPIDOSIRENIDAE), 713
Lepidurus, **577**, 583
Lepisma, **612**
  saccharina, 612
Lepisosteidos (LEPISOSTEIDAE), 714
Lepisosteus, 702, 711
  osseus, **714**
  spatula, 714
Lepomis, **709**, 720
Lepóridos (LEPORIDAE), 844
Lepospóndilos (LEPOSPONDYLI), 745
Leptasterias, 649, **659**
  hexactis, **645**
Leptestheria, 583
Leptinotarsa decemlineata, 632
Leptocardios (LEPTOCARDII), 338, **663**, 673
Leptodactílidos (LEPTODACTYLIDAE), 747
Leptodactylus, 747
Leptodora, 583
Leptomedusas (LEPTOMEDUSAE), 405
Leptophlebia, 613
Leptoplana, 332, 428
Leptorhynchoides, 455
Leptostráceos (LEPTOSTRACA), 575, **576**, 584
Leptosynapta, **640**, 657
Leptothrips, 622
Leptotiflópidos (LEPTOTYPHLOPIDAE), 779
Leptotyphlops, 755, 779
Lepus, **835**
  americanus, 253, **844**
  californicus, **844**
Lernaea, 582, 584
Lerneopodoides (LERNAEOPODOIDA), 584
Lestes, 613
Lethocerus, 618, **619**
  grandis, 589
Leucilla nuttingi, **377**
Leuciscos, 717
Leucocitos, **70**, 111, **112**
Leucocytozoon, 371
Leuconoide, 378, **379**
Leucosolenia, **378**, 379, 381, 385
Leuresthes tenuis, 719

Ley *o* principio general, 8
LH, *véase* Hormona luteinizante
Libélulas, **609**, 612, **613**
Libellula, 612, **613**
Libinia, 585
Libro, **832**
Licénidos (LYCAENIDAE), 627
Licósidos (LYCOSIDAE), 559
Liebre, 844
  de mar, **500**, **513**, 514
  silbadora, 844
Ligamento, **454**, **646**
  anular, **79**, **81**
  carpiano, **81**
  de la charnela, 502, **503**
  redondo, **860**
  suspensor, **180**
Ligamiento, 221
Ligeidos (LYGAEIDAE), **619**
Ligia, **576**, 585
Lígula, **590**
Lima, 506
Lima, 603
Limacomorfos (LIMACOMORPHA), 562
Limántridos (LYMANTRIIDAE), 624, 626
Limax, 335, 514
Limenitis archippus, **300**, 627
Limicolaria martensiana, 302, 303
Limícolas, 811, 812
Limnomedusas (LIMNOMEDUSAE), 405
Limnophilus, 623
Limnoria lignorum, 585
Limonius, **631**
Limulus, **270**, **271**, 336, 546, 555
  polyphemus, **554**, 538
Lince del Canadá, 848
Lindán, 881
Linea de crecimiento, **501**, 502
  lateral, **436**, 678, 689, 697, 698
  paleal, **491**, **501**
  primitiva, 201
Lineidos, 432
Lineus, 432
Linfa, 115, 731
Linfocitos, **70**, **112**
Linguatula, 337
  serrata, 473
Linguatúlidos (LINGUATULIDA), 337
Lingula, 286, 334, 465, 467
Linneo, Carlos, 291, 315, 325, 389
Linterna de Aristóteles, **652**
Linuche, 406
Liobunum, 560
Liopelma, 261
Liopomos (LYOPOMI), 715
Lipáridos (LIPARIDAE), 626
Lipasa, **45**, 99, **102**
Lipeurus, 617
Lípidos, 30, **31**, 58
Liposcelis divinatoria, **618**
Liptotiflos (LIPTOTYPHLA), 840
Líquido amniótico, 202
  intrapleural, 127, **128**
Lirio de mar, **317**, 338, **643**, 655, 657
Liriope, 406
Lisanfibios (LISSAMPHIBIA), 745
Lisinas espermáticas, 192
Lisosomas, **56**, 61
Lithobius, 337, 561
Litobiomorfos (LITHOBIOMORPHA), 561
†Litopternos (LITOPTERNA), 849
Litoral, **263**, 264
Littorina, 497, 513
Loa, 445
Lobados (LOBATA), 411
Lobiger, 514
Lobo, 340, 847
  marsupial, 839
Lóbulo, 399
  anterior, 734
  cefálico, **475**
  del manto, 502
  específico, **475**
  frontal, **168**
  medio, 734
  occipital, **168**
  olfatorio, **163**, **167**, 678, 688, **733**, 825
  óptico, **163**, 164, **167**, **594**, 678, 688, **689**, 733
  parietal, **168**
  posterior, 734
  respiratorio, **529**
  temporal, **168**
Locomoción
  ameba, 343, 344
  anfibios, 736
  artrópodos, 542
  en forma de fuelle, 763
  hidra, 392
  horizontal *o* lateral, 762
  mediante movimientos laterales, 763
  moluscos, 490
  nematodos, 439
  Paramecium, 359, **361**
  rectilínea, 762
  sapo, **83**
  serpenteante, 762
Locusta migratoria, 614
Locústidos (LOCUSTIDAE), 614
Lochas, 716
Loeb, Jacques, 193
Lofiiformes (LOPHIIFORMES), 717, **718**
Lofoforados, 460
Lofóforo, 460, **461**, **464**, 465, **466**
Loligo, **287**, 335, **509**, 510, 515
  opalescens, 508
  pealii, 508
Lombriz
  de tierra, **67**, **93**, **124**, **125**, **132**, **317**, 335, **519**, **521**, 537
    alimento, 521
    cubierta del cuerpo, 520
    desarrollo, **526**
    estructura interna, **520**
    fotorreceptores, 179
    historia natural, 524
    humedad, 240
    órganos de los sentidos, 523
    rasgos externos, 519
    relaciones con el hombre, 527
    sistema circulatorio, **110**, 111, **522**
    sistema digestivo, **93**, 521
    sistema excretor, **132**, **133**, 522
    sistema nervioso, **523**
    sistema reproductor, **185**, **524**, **525**
    sistema respiratorio, **124**, 522
  intestinal, 435, **436**, **442**, 443
Lophius
  americanus, **718**
  budegassa, 718
  piscatorius, 718
Lophortyx
  californicus, 811
Loriga, 448
Loris, 841
  perezoso, 841
Lorísidos (LORISIDAE), 841
Lorisiformes (LORISIFORMES), 841
Loro, 812
  de pico grueso, 813
Lota, 718
Lotas, 718
Lottia, 512
Loxocalyx, 468
Loxodonta, **290**
  africana, 850, **851**
Loxosceles, 553
Loxosoma, 468
Loxosomátidos (LOXOSOMATIDAE), 468
Loxosomella, 468
Lucánidos (LUCANIDAE), 632
Lucanus cervus, 632
Lucernarios (LUCERNARIIDA), 406
Luciérnagas, 602, **631**, 632
Lucilia, 629
Lución, 778
Lucios, 716
Lucha contra las enfermedades, 859
  por la existencia, 293, 294
Lugares de cría, 245
Luidia, 659
Lumbricinos (LUMBRICINA), 537
Lumbricúlidos (LUMBRICULIDA), 537
Lumbriculus, 537
Lumbricus, 335, 537
  terrestris, **519**, 525
Luna real, 719
Lutra, 848
Luz, 179
  solar, 236, 237, 266
  ultravioleta, mutaciones, 226
Lycosa, **545**, 549, 550, 559
Lyell, Charles, 292
Lynceus, 583
Lysiosquilla, 577
†*Lysorophus*, 745
Lycaena hyppophloeas, 627
Lygaeus, **619**
Lygus, **619**
  lineolaris, 619
Lymnaea, 514
Lynchia, 630
Lynx
  canadensis, 848
  rufus, **848**, 849
Lysiphlebus testaceipes, 635
Lytta, 632
  vesicatoria, 632
Llama, 852
Llave y cerradura, teoría, 35
Llisidos (LLISIDAE), 779

Macaca, 842
Macaco, 842
Macoma, 515
Macracanthorhynchus, 455
  hirudinaceus, 455
†*Macrauchenia*, 849
Macrobdella, 335
  decora, 538
Macrobiotus, 474
†*Macrocystella*, 656
Macrochaetus, **449**
Macrocheira kämpferi, 543
Macrochelys temminckii, 773
Macrodactylus, 632
Macrodasioideos (MACRODASYOIDEA), 452
Macrodasys, 451, 452
Macrófagos, 68, 92
Macrogameto, 352, 354, **356**, 357
Macrómeros, 320-323, **381**
Macronúcleo, **358**, 359, **364**, **365**
Macropódidos (MACROPODIDAE), 839
†*Macropoma*, 712
Macropus, 340
Macroscélidos (M
Macrostómidos (
Macrostomum, 4
Macrotermes, 615
Mactra, 515
Machilis, 612
Macho, 185
Madreporarios (
    404, **405**, 4
Madreporito, 648
Maduración, 187,
Magelona, **536**
Magellania, 465
Magicicada septe
Makaira, 721
Malaclemys terra
Malacobdella, 43
Malacología, 485
Malacosoma ame
Malacostráceos (
    566, 575, **5**
  larvas, 575
Malaria, 356, 628
  humana, **608**, **6**
Málico, ácido, **43**
Malófagos (MAL
Malpighi, Marcel
Malpighi, tubos,
    552, **592**, **5**
Malthus, T. R., 8
Mamas, **284**, 820
Mamíferos (MA
    190, **196**,
    818-853, 8
  alimento, 833
  avances evoluti
  características,
  circulación san
  clasificación, 8
  comparados co
  concentración
  cubierta del cu
  curva de aume
  dentición, 829,
  desarrollo, 201
  distribución, 8
  distribuciones
  encéfalo, **167**
  enemigos, 834
  estructura, 826
  fósiles, **270**, **27**
  glándulas, 829
  gónadas, **186**
  grandes, extinc
  historia natura
  huevo, **196**, 83
  nidos y cobijos
  pabellón de la
  pelos, 827, **828**
  pies, **826**, 827
  poblaciones, 8
  rasgos externo
  relaciones con
  reproducción,
  respiración, 81
  riñón, **135**
  sistema circula
    digestivo, 82
    reproductor,
  tamaño, **820**
  visión del colo
  voz, 832
†*Mammut*, 290
  americanum, 2

UNIV BIBLIOTECA TEMUCO

IATIDAE), 468
632
DA), 406
ades, 859
)4
A), 537
JLIDA), 537
, 226
:7
35
35
5
3
773
)DASYOIDEA), 452
56, 357
4, **365**
)DIDAE), 839

Macropus, 340
Macroscélidos (MACROSCELIDAE), 840
Macrostómidos (MACROSTOMIDA), 427
Macrostomum, 427
Macrotermes, 615
Mactra, 515
Machilis, 612
Macho, 185
Madreporarios (MADREPORARIA), **390**, 404, **405**, 409
Madreporito, 648
Maduración, 187, **188**, 190
Magelona, **536**
Magellania, 465
Magicicada septemdecim, **620**
Makaira, 721
Malaclemys terrapin, 774
Malacobdella, 430, 433
Malacología, 485
Malacosoma americanum, 625, **626**
Malacostráceos (MALACOSTRACA), 565, 566, 575, **576**, **577**, 584
  larvas, 575
Malaria, 356, 628
  humana, **608**, 628
Málico, ácido, **43**
Malófagos (MALLOPHAGA), **608**, **609**, **617**
Malpighi, Marcello, 119, 204
Malpighi, tubos, **132**, **133**, **473**, 498, **548**, **552**, **592**, 593
Malthus, T. R., 873
Mamas, **284**, 820
Mamíferos (MAMMALIA), **119**, **134**, **167**, **190**, **196**, **281**, **317**, **339**, 340, **663**, 818-853, 855
  alimento, 833
  avances evolutivos, 819
  características, 818
  circulación sanguínea, **119**
  clasificación, 837
  comparados con reptiles, 837
  concentración de orina en el riñón, **138**
  cubierta del cuerpo, 820, 827
  curva de aumento de peso, **863**
  dentición, 829, **830**, **831**
  desarrollo, 201
  distribución, 831
  distribuciones del color, 828
  encéfalo, **167**
  enemigos, 834
  estructura, 826
  fósiles, **270**, **271**, 837
  glándulas, 829
  gónadas, **186**
  grandes, extinción, **868**
  historia natural, 831
  huevo, **196**, 834
  nidos y cobijos, 832
  pabellón de la oreja, 826
  pelos, 827, **828**
  pies, **826**, 827
  poblaciones, 832
  rasgos externos, 820, 826
  relaciones con el hombre, 836
  reproducción, 834
  respiración, 819
  riñón, **135**
  sistema circulatorio, 820, 826
    digestivo, 823, 830
    reproductor, 821, 827
  tamaño, 820
  visión del color, 181
  voz, 832
†*Mammut,* 290
  americanum, 289
†*Mammuthus*
  imperator, **290**
  primigenius, 289, **290**
Mamut, 289
  imperial, **290**
  lanudo, **290**
Manatí, 850
  de Florida, 850
Manayunkia, 537
Mancha(s)
  ciega, **180**
  ocular, **173**, **325**, 398, 414, **473**, **483**, 645, **646**, 671
  sensitivas *o* sensoriales, **479**, **520**
Mandíbula(s), **81**, **317**
  anélidos, **529**
  artrópodos, 565, **567**, 568, 589, **590**, **592**, 598, **599**
  gnastostomúlidos, **458**
  humana, **81**, **857**
  inferior, 698, 821
  moluscos, 509
  onicóforos, **477**
  rotíferos, **448**
  vertebrados, **729**, **789**, **822**
Mandibulados (MANDIBULATA), 336, 541, 543, 556, 561, 564, 588
Mandril, 842
Mangosta común de la India, 848
Manipulación genética, 233
Manis, 828, 844
Manos, **168**
Manta, **684**, 690, 693
  birostris, 685
Mantas, 693
Mántidos (MANTIDAE), **614**
Mantis religiosa, 614
Manto
  braquiópodos, **466**
  moluscos, 486, **487**, **488**, **493**, **494**, **498**, **502**, **504**, **509**, **510**
  urocordados, **666**, **669**
Manubrio, 396, 398, **402**
Mapache, 850
  alimentación, **835**
Mapas de cromosomas, 222
Maquílido, **614**
Mar, recursos, 14
Marcas relámpago, 299
Marchitez de las cucurbitáceas, **608**
Margaropus, 560
Mariposa(s)
  blanca de cola parda, 626
  «cola de golondrina», 626
    negra, **626**
  de anillos, 625
  de la alfalfa, **626**, 627
  de la col, 627
  de los cardos, 627
  diurnas, **609**, 623, **626**
  molineras *o* mochuelos, 626
  nocturnas, **609**, **623**
Mariposillas nocturnas, **624**, 625
Mariquita, **631**, 632
Marmota, **828**, 845
Marrajo
  de Cornualles, 692
  gigante, 685
Marsopa, 846
Marsupiales (MARSUPIALIA), **271**, **839**, **840**
Marsupios, 505. *Véase también* Cámaras de incubación
Marsupobranquios (MARSUPOBRANCHII), 681
Marta, 848
Martes, 848
Martillo, 177, **178**, 825
Martín pescador, 814
  alción, **814**, 815
Martinete, 810
Masa, 18
  celular interna, 202
  visceral, 502
Mast, S. O., 344
Mastacembélidos (MASTACEMBELIDAE), 721
Mastacembelus, 721
Mástax, **448**
Masticophis, 780
Mastigamoeba hylae, 369
Mastigóforos (MASTIGOPHORA), 78, **329**, **330**, **340**, 342, 349, 351, **352**, **353**, 368
Mastigoproctus, **545**
  giganteus, 558
†*Mastodonsaurus,* 745
Mastodonte, 289, **290**, 868
Mastozoología, 10
Matamata, 774
Materia, 18
  estructura, 20
  viva, componentes químicos, 26
Matorral de artemisia, **268**, 269
Matriz, 24
Mauremys caspica, 774
Maxilar, 698, **709**, **729**, **764**
Maxilas, 448, **498**, **509**, **510**, 565, 568, **590**, **599**
Maxilípedos, 565, **567**, 568
Mayas, 869
Mayomyzon, 681
Meadow, D. H., 886
Meandra, 407
Meandrina, **401**
Mecanismo(s)
  de contracorriente, 701
  respiratorios, 124, **125**, **128**
  excretores, **132**
Mecanorrecepción, 175
Mecanorreceptores, 173
Mecópteros (MECOPTERA), **609**, 610, 622, **624**
Mechón caudal, cilios, 359
Media luna gris, 197, **199**
Medio ambiente y población, 864-887
Medula
  amarilla, 70
  espinal, **163**, 168, **169**, **171**, **735**, **823**
    lesiones, 170
  oblonga (M. oblongada), *véase* Bulbo raquídeo
  ósea, **79**, **121**
  pelo, 821
  roja, 70
  suprarrenal *o* renal, **138**, 143, **148**, 151
Medusa, **315**, **326**, 332, 387, **388**, **394**, **396**, **397**, 398, **400**
  estructura, **399**
  historia natural, 399
Megaceryle alcyon, **814**, 815
Megacyllene, **631**
Megachile, **636**
Megalobatrachus, 749
  japonicus, 727
Megalopa, larva, 578, 579
Megalops, 702
  atlantica, 716
Megalópteros (MEGALOPTERA), 622, **623**
†*Meganeura,* 610
†Meganeuros, 589
Megapódidos (MEGAPODIDAE), 811

- Megápodos, 803, 811
- *Megaptera novaeangliae*, **847**
- Megaquílidos (MEGACHILIDAE), **634**, 636
- Megaquirópteros (MEGACHIROPTERA), 840
- *Megarhyssa*, **634**
- *Megascolides*, 538
  - *australis*, 518
- *Megophrys*, 747
- Mehlis, glándula, **420**
- Meiosis, 65, 187, 189, **442**, **451**
- Meissner, corpúsculos, **176**
- Mejillón, 502, 506, 515
  - de agua dulce, 515
- *Melanerpes formicivorus*, 815
- Melanismo industrial, 301
- †*Melanodon*, 839
- Melanóforos, **729**, **758**, 759
  - negros, 728
- *Melanogrammus aeglefinus*, 718
- *Melanoplus*, 337
  - *femur-rubrum*, 614
  - *spretus*, 614
- *Melanotus*, 632
- Melatonina, 155
- *Meleagrina mertensii*, 507
- *Meleagris gallopavo*, 811
- *Meloe*, **632**
- *Meloidogyne*, 445
  - *marioni*, 440
  - *radicicola*, **440**
- Meloidos (MELOIDAE), **631**, 632
- *Melophagus ovinus*, **627**, 629
- *Melospiza*, 815
  - *melodia*, **815**
- Membrácidos (MEMBRACIDAE), **620**, 621
- Membrana(s), **25**
  - basal, **415**, **520**, 572, **591**
  - basilar, 177, **178**
  - celular, 55, **56**, **58**, **71**
  - embrionarias, 202
  - nictitante, **284**, 755, 786, 820
  - nuclear, **59**
  - ondulante, **353**
  - oval, **178**
  - permeable, 25
  - plasmática, 57
  - redonda, **178**
  - semipermeable, 25
  - tectoria, 177, **178**
  - timpánica, 177, 727, 758, 794
    - interna, **800**
  - unidad, 57, **58**
  - vitelina, 597
- *Membranipora*, 463
- Memoria, 167
- *Menacanthus stramineus*, **617**
- Menarquía, 861
- Mendel, Gregor Johann, 209
- Mendel, leyes de la herencia, 215, 221
- Meninges, **169**
- *Menipea*, 463
- Menopausia, 861
- *Menopon*, 617
  - *gallinae*, 617
- Menotiflos (MENOTYPHLA), 840
- Menstruación, 860
- Mentón, **590**
- *Mephitis*, 848
  - *mephitis*, **848**
- *Merapsis*, 544
- Mercurio, envenenamiento por, 882
- *Mergus merganser*, **809**
- Merísticos, rasgos, 316
- *Merlia*, 331, 386
- *Merluccius*, 718
- Merluzas, 718
- *Mermis*, 444
- Meroblástica, segmentación, 195, **320**, 321
- Merostomas (MEROSTOMATA), 336, 543, 546, **554**, 558
- Merozoitos, 354, **356**, **357**
- †*Merychippus*, **288**, 289
- Mesencéfalo (cerebro medio), **163**, 164, 199 **689**
- Mesénquima, **198**, 376, **379**, **415**, **418**, 431, **649**
- Mesenterios, **464**, 480, 529, **530**, 687
- Mesoceloma, **475**
- Mesodermo, 197, **198**, **199**, **202**, **205**, **317**, **322**, **324**, **526**
- Mesogasterópodos (MESOGASTROPODA), **497**, 499, 513
- Mesoglea, 389, **390**, **399**, **402**
- Mesolítico, 868
- Mesómero, **198**, 200
- Mesonefros, **134**, **135**
- Mesoovario, 734
- Mesopelágica, 264
- Mesopelágicos, 706
- Mesorquios, 735
- †Mesosaurios (MESOSAURIA), 772
- †*Mesosaurus*, 772
- Mesostigmados (MESOSTIGMATA), 560
- *Mesostoma*, 427
- Mesotórax, 590
- Mesozoico, **270**, **271**
- Mesozoos (MESOZOA), 331, 456, **457**
  - características, 457
  - clasificación, 457
- Metabolismo, 10, 73, 101-104
  - basal, 149
  - celular, 38
  - y energía, 38
- Metacarpianos, **78**, **81**, **280**, **789**, 821, **822**
- Metacarpo, **729**
- Metacercarias, 419, 421
- *Metacrinus*, **640**
- Metafase, **62**, 63, **64**, **65**, 189
- Metagénesis, 396
- Metales, 882
  - pesados, 882
- Metámero, 324
- Metamerismo, 323, 518
- Metamorfosis, 200, **649**, **741**
- Metanauplius, larva, 578
- Metanefros, **134**, **135**
- *Metasequoia*, 260
- Metasoma, **475**
- Metastigmados (METASTIGMATA), 560
- *Metastrongylus*, 445
  - *elongatus*, 527
- Metatarsianos, **78**, **81**, 821, **822**
- Metatarso, **82**, **729**
- Metaterios (METATHERIA), 839
- Metatórax, 590
- Metazoos, 65, 384
  - origen y evolución, **328**
- Metecdisis, 573
- Metencéfalo, **163**, 164
- Meteorización, **241**
- Metestro, 834
- Metilmercurio, 882
- Método científico, 8
- *Metridium*, 332, **401**, **405**, **407**
  - *senile*, 401, 402, lám. 4
- *Miastor*, 187, 193, 605, 628
- Micción, 139
- Micetofílidos (MYCETOPHILIDAE), 628
- Micetozoos (MYCETOZOA), 348, 349, 371
- †*Microbrachis*, 745
- *Microbuthus pusillus*, 546
- *Microcentrum*, **614**
- *Microciona*, 376, 385
  - *prolifera*, 382
- Microclima, 239
- *Microdon*, **449**
- Microcuerpos, 62
- *Microcyema*, 448
- Microevolución, 303
- Micrófagos, 92
- Microfilamentos, 62
- Microfilaria, **443**
- Microgametos, 352, 354, **356**, 357
- *Mycrohedyle*, 514
- Microhílidos (MICROHYLIDAE), 747
- *Microlinpheus*, 546
- Micrómeros, 321, **381**
- Micrómetro, 53
- Micronúcleo, **358**, 359, **364**, **365**
- Micropilo, 597
- Micropterígidos (MICROPTERYGIDAE), 624
- *Micropterus*
  - *dolomieui*, 720
  - *salmoides*, 720
- *Micropteryx*, 624
- Microquirópteros (MICROCHIROPTERA), 840
- †Microsaurios (MICROSAURIA), 745
- Microscleróforos (MICROSCLEROPHORA), 385
- Microscopio, 52-55
  - óptico, **54**
  - electrónico, **54**, 55
- Microspóreos (MICROSPOREA), 330, 372
- Microsporidios, 358
- Microspóridos (MICROSPORIDA), 372
- *Microstomum*, 417, 427
  - fragmentación, **184**
- Microtúbulos, **56**, 62
- *Microtus*, 832, 846
- Microvellosidades, **98**
- *Micrurus*, 780
  - *euryxanthus*, 780
  - *fulvius*, 780
- Micticos, huevos, 450
- Mictófidos (MYCTOPHIDAE), 716
- Mictofiformes (MYCTOPHIFORMES), 559
- Miel, 598
- Mielencéfalo, **163**, 164
- Migalomorfos (MYGALOMORPHAE), 559
- Migraciones, 706
  - altitudinales, 801
  - latitudinales, 801
- Milanos, 810
- Mileporinos (MILLEPORINA), 398, 405
- *Milianmina*, **350**
- Miliobátidos (MYLIOBATIDAE), 693
- Milpiés, **317**, **540**, **556**, **557**, 561
  - costumbres, 558
  - estructura, 558
- *Millepora*, 332, 405
- Mimáridos, 589
- Mimetismo, **300**
- MIMIDAE, 816
- Minador del manzano, 632
- Minerales, 236, **237**, **243**
  - ciclo, **241**
    - en la Naturaleza, 241
- Mineralocorticoides, 151
- Miobatráquidos (MYOBATRACHIDAE), 747
- Mioceno, **258**, **271**, **288**, **290**, **291**
- Miocitos, **381**
- Miodócopos (MYODOCOPA), 583
- Miofibrillas, 85
  - contracción, **87**
- Miofilamentos, 8
- Mioglobina, 131
- †*Miohippus*, **288**,
- *Miomastodon*, 29
- Miómeros, 669,
- Miomorfos (MY
- Mionemas, 359
- Miosina, 82, **87**
- Miótomo, 200
- Miracidio, 419, **4**
- *Miranda*, 549
  - *aurantia*, 559
- Miriápodos (MY
- Miridos (MIRIDA
- Mirlos acuáticos,
- Mirmecofágidos 843
- Mirmeleóntidos (
- *Mirounga*, 849
  - *angustirostris*,
- Misidáceos (MYS
- Mississipiense, **2**
- Mistacocáridos (583
- Misticetos (MYS
- *Misumena*, 559
- Mito, 816
- Mitocondrios, **56**
- Mitosis, **62**, **63**,
  - significado, 65
- Mixedema, 149
- Mixiniformes (M
- Mixinoideos, 339
- Mixospóngidos, GIDA), 38
- Mixospóreos (M
- Mixosporidios, 3
- Mixospóridos (M
- Mizostómidos, 5
- *Mnemiopsis*, **409**
  - *leidyii*, 411
- *Mniotilta varia*,
- Moas, 808
- Mobúlidos (MO
- Mocasín acuátic
- Modelo de acció
- Mofeta, **828**
  - listada, **848**
  - moteada, 848
- *Mola*, **696**
  - *mola*, 194, 721
- Molares, **284**, 82
- Moléculas, 20, 2
- *Molgula*, 338, 6
- Molinillo gástric
- *Moloch horridus*
- *Molpadia*, 657
- Molpádidos (M
- Moluscos (MOL **271**, **317**,
  - características
  - clasificación,
  - concha, **77**
  - estatocisto, **17**
  - excreción, 486
  - locomoción, 3
  - ojos, **179**
  - rasgos general
  - relaciones filo
  - respiración, 4
  - sistema circul
    - digestivo, 4
    - nervioso, 4
    - reproductor
  - tamaño, 491

356, 357
IDAE), 747
4, **365**
TERYGIDAE), 624
CHIROPTERA),
RIA), 745
SCLEROPHORA),
REA), 330, 372
ORIDA), 372
E), 716
IFORMES), 559
ORPHAE), 559
A), 398, 405
DAE), 693
7, 561
TRACHIDAE), 747
0, 291
A), 583

Miofilamentos, 85
Mioglobina, 131
†*Miohippus,* **288,** 289
Miomastodon, **291**
Miómeros, 669, **670,** 699
Miomorfos (MYOMORPHA), 846
Mionemas, 359
Miosina, 82, **87**
Miótomo, 200
Miracidio, 419, **421**
Miranda, 549
  aurantia, 559
Miriápodos (MYRIAPODA), 556
Míridos (MIRIDAE), **619**
Mirlos acuáticos, 815, 816
Mirmecofágidos (MYRMECOPHAGIDAE), 843
Mirmeleóntidos (MYRMELEONTIDAE), **623**
Mirounga, 849
  angustirostris, **849**
Misidáceos (MYSIDACEA), **576,** 585
Mississipiense, **285**
Mistacocáridos (MYSTACOCARIDA), 580, 583
Misticetos (MYSTICETI), 847
Misumena, 559
Mito, 816
Mitocondrios, **56, 57,** 58-**60, 86, 88, 192**
Mitosis, **62, 63, 64, 65, 442, 451**
  significado, 65
Mixedema, 149
Mixiniformes (MYXINIFORMES), 681
Mixinoideos, 339, 678, 681
Mixospóngidos, Mixosponjas (MYXOSPONGIDA), 385
Mixospóreos (MYXOSPOREA), 332, 372
Mixosporidios, 358
Mixospóridos (MIXOSPORIDA), 372
Mizostómidos, 530
Mnemiopsis, **409**
  leidyii, 411
Mniotilta varia, **802**
Moas, 808
Mobúlidos (MOBULIDAE), 693
Mocasín acuático, 781
Modelo de acción manifiesta (DAP), 761
Mofeta, **828**
  listada, **848**
  moteada, 848
Mola, **696**
  mola, 194, 721
Molares, **284,** 823, **831**
Moléculas, 20, 22
Molgula, 338, 666, 673
Molinillo gástrico, 568
Moloch horridus, 246, 776
Molpadia, 657
Molpádidos (MOLPADIDA), 657
Moluscos (MOLLUSCA), **77, 158, 173, 270, 271, 317, 325, 329, 334,** 485-516, 640
  características, 486
  clasificación, 511
  concha, **77**
  estatocisto, **177**
  excreción, 486
  locomoción, 390
  ojos, **179**
  rasgos generales, 487
  relaciones filogenéticas, 486
  respiración, 486, 488
  sistema circulatorio, **110**
    digestivo, 486, 488
    nervioso, 486
    reproductor, 486
  tamaño, 491
Molleja, **93,** 94, **520,** 521, **791**
Molly, 719
  del Amazonas, 719
Mona de Gibraltar, 842
Monarca, 627
Monaxónidos (MONAXONIDA), 385
Mongolismo, *véase* Down, síndrome
Monhisterinos (MONHYSTERINA), 444
Monhystera, 444
Moniezia, 429
Moniliformis, 455
Monilogaster, 537
Monilogástridos (MONILOGASTRIDA), 537
Mono(s), **271,** 841, 842
  antropomorfos, 844
  araña, 844
  ardilla, 844
  aullador, 844
  del Viejo Mundo, 844
  fantasma, 844
  narigudo de Borneo, 844
  rhesus, 844
Monocelis, 428
Monocitos, **70, 112**
Monocystis, 330, 355, 371
Monodon monoceros, 847
Monogenéticos (MONOGENEA), 418, 419, 428
Monogonontes (MONOGONONTA), 450
Monoico *o* hermafrodita, 185, 324
Monomorium, 635
Monopistocotíleos (MONOPISTHOCOTYLEA), 428
Monoplacóforos (MONOPLACOPHORA), 334, 485, **487, 491, 492,** 511
Monosacáridos, 96, **102**
Monosiga, **352**
Monosomía, 226
Monostyla, **449**
Monotocardios (MONOTOCARDIA), 513
Monotremas (MONOTREMATA), 201, **835, 838**
Monotrisios (MONOTRYSIA), 624
Monóxido de carbono, 882
Monstriloides (MONSTRILLOIDA), 584
Monstrilla, 584
Monstruo de Gila, 768, 778, **779**
Montipora, 407
Mopalia, 512
  ciliata, **493**
Morenas, 715
Morfología, 9
  comparada, 278
Morgan, T. H., 210, 222, 223
Mormíridos (MORMYRIDAE), 715
Mormiromastos, 704
Morsa, 849
Morus bassanus, 809
Mosaico
  fluido, 57, **58**
  huevos en, 204
†Mosasáuridos (MOSASAURIDAE), 778
Mosasaurios, 778
†*Mosasaurus,* 778
Mosca(s), 337, **608, 609, 627**
  abejorro, **627,** 629
  barrenadoras de las frutas, 629
  blanca, 621
    de invernadero, 621
  de establo, 631
  de Hesse, 608, **627,** 628
  de la carne, **595, 627, 629**
  de la cebolla, 629
  de la col, 629
  de las frutas, 629
  de las piedras, **609, 615**
  de los carneros, **627, 630**
  de sierra, **634**
    americana, 634
  del vinagre, 606, 629
  doméstica *o* común, **629**
  escorpión, **609,** 622, **624**
  negras, 628, **629**
  oriental de los frutales, 629
  polilla, 628
  portasierra, 634
  tsetsé, 353, **627,** 629
  verde dorada, 629
Moscardón azul de la carne, 629
†*Moschops,* 774
Mosquiteros, 816
Mosquito(s), **357, 608,** 627, **628**
  común, 628
  «danzantes», 628
  de agallas, 628
MOTACILLIDAE, 816
Movimiento
  ameboide, 82, 343
  browniano, 24
Mucina, 96, 97
Mucosa, **98**
  gástrica, **148,** 150
  intestinal, **148,** 150
  uterina, **860**
Muda, 146, 543, 573, 759, 788, 828
Muestra, población, 228
Muggiaea, 406
Mugil, 721
Mugílidos (MUGILIDAE), 721
Mulita, 843
†Multituberculados (MULTITUBERCULATA), 838
Müller, conductos, 689
Muraena, 715
Murciélago(s), **279, 280,** 840
  frugívoros, 840
  insectívoros, 840
  oído, 178
  rojo, **828**
Murénidos (MURENIDAE), 715
Murex, **500,** 513
Murgantia histrionica, 619, **620**
Múridos (MURIDAE), 846
Mus musculus, 218, 305, 832, 846
Musarañas, 840, **841**
Musca, 337
  domestica, 251, **629**
MUSCICAPIDAE, 816
Múscidos (MUSCIDAE), **627,** 629
Muscularis mucosae, **98**
Músculo(s), **66,** 75, **84, 85, 119, 179**
  aductor, **503, 581**
  anélidos, 529
  anular, **679**
  artrópodos, **82**
  bíceps, **79, 81**
    femoral, **822**
  braquiópodos, 466
  bronquiotranqueal, **800**
  cangrejo de río, 568
  cardíaco, 72
  carpocubital, **822**
  caudales, **822**
  caudofemoral, **822**
  ciliar, 179, **180**
  circulares, **415, 520, 521, 523, 530**
  cleidobraquial, **822**
  cleidotrapecio, **822**
  columnelar, 498
  contracción, **84,** 85-90

Músculo(s)
  delgado, **81**, **822**
  deltoides, **81**, **822**
  dorsoventrales, **415**
  duela del hígado del cordero, 420
  equinodermos, **646**
  erector, 821
  esfenopalatino, **769**
  esfenopterigoideo, **769**
  esfínter del cuello, **756**
  esquelético, 71
    retículo sarcoplasmático, **88**
  esternocleidomastoideo, **81**
  esternomastoideo, **822**
  estriados, 71
  extensores, **81**, **82**, 568, **569**, **822**
    carporradial, **822**
    largo de los dedos, **822**
  flexores, **81**, **82**, 568, **569**
    carpocubital, **822**
    carporradial, **822**
    profundo de los dedos, **822**
  gastrocnemio, **81**, **822**
  glúteo, **81**, **822**
  hombre, **81**
  insectos, **82**
  intercostales, **756**
  involuntarios, 72
  latissimus dorsi, **756**, **822**
  lisos, 72
  longitudinales, **415**, **520**, **521**, **523**, **530**, **604**
  masetero **822**
  moluscos, 502
  oblicuo externo, **81**, **756**, **822**
    interno, **81**, **756**, **822**
  opercular, **738**
  palmar largo, **822**
  parietales, 461
  pectorales, **81**, **790**, **791**
  peroneo, **81**
  plantar, **81**
  pronador redondo, **822**
  pterigoideo externo, **769**
  quetognatos, 480
  rana, **82**, **86**
  recto del abdomen, **81**, **756**
  relajación, **84**
  retractores, 461, **470**, **494**, **646**
  saltamontes, 591
  sartorio, 822
  segmentarios, **82**, **491**, **669**, **688**, 699, **757**
  semitendinoso, **822**
  séptico, **401**
  serrato mayor, **81**, **822**
  tensor de las faciae latae, **822**
  tergo-esternales, **604**
  tibial, **81**, **822**
  tono, 84
  transverso, **756**, **822**
  trapecio, **81**, **756**, **822**
  tríceps, **79**, **81**, **822**
  vasto, **81**
  vertebrados, **669**, 670, 672, 686
  viscerales, 72
  voluntarios, 72, 200
    contracción, **84**
  y energía, relaciones, **85**
Musola, 691, 693
Mustela, 848
  frenata, **848**
  vison, 848
Mustélidos (MUSTELIDAE), 848
Mustelus, 685, 691, 693. Véase también *Squalus*
Musteriense, 867
Mutaciones, 225, 295
  beneficiosas, 296
  Drosophila, **226**
  genéticas *o* puntuales, 225
  hombre, 227
  luz ultravioleta, 226
  perjudiciales, 296
  presión, 225
  radiación, 227
  rayos X, 226
Mutilla, 636
Mutílidos (MUTILLIDAE), **634**, 636
Mutón, 225
Mutualismo, 248
Mya, 335, **506**, 515
Mycetophila mutica, **628**
Myctophum, 716
Myotis, 841
Myrmecophaga, **843**
Myrmedonia, *631*
Myermeleon, **623**
Mysis, **576**, 585
Mysis, larva, 578, **579**
Mytilina, **449**, 450
Mytilus, **506**, 515
Myxidium, 330
Myxine, 339, 372
  glutinosa, 681
Myxochloris, 368
Myzostomum, 537, **656**

Nácar, 488, 502
Nacimiento, 203
NAD, **39**
Nadadores de espaldas, 618
NADH, **39**
Naegleria, 370
Naja, 780
  naja, **781**
Nanómetro, 53
Narceus, 562
Narcomedusas (NARCOMEDUSAE), **406**
Nariz, 126, **173**
Narval del Ártico, 847
Nasalis, 842
Nassarius, 497
Nasutitermes, 616
Natrix, 754, 780
Naturalística, teoría, 277
Nauplius, larva, 565, 578, **579**, 580, **581**, 582
Nausithoë, 406
Nautilo, **270**, **287**, 485, 507
  nacarado, 335, **509**, **510**
Nautiloideos (NAUTILOIDEA), 515
Nautilus, 335, 508, **509**, 515
  pompilius, **510**
Navanax, 514
Neanthes, 335, 537
  brandti, 519
  limnicola, 537
  virens, **528**, **529**, **530**
Neártica, región, **258**, 261
Nebalia, 450, **576**, 584
Nebaliáceos (NEBALIACEA), 584
Necator, 334, 445
  americanus, 440
Necrófagos, 92, 243, 246
Necróforos, **631**
Necrophorus, 631
Néctar, 598
Necton, 264
Nectonema, 446, 447
Nectonematoideos (NECTONEMATOIDEA), 447
Nectophrynoides, 748
†Nectrídeos (NECTRIDEA), 745
Necturo americano, 736, **742**, 744, 750
Necturus, 150, 736, **740**, 744, 750
  maculosus, **742**, 750
  pulmones, 126
  punctatus, 750
Nefridióporo, **133**, **470**, **477**, **491**, **493**, 519, **521**, 522, **523**, **530**
Nefridios, 132, 133, **453**, **466**, **470**, **475**, **491**, 492, **493**, **522**, **523**, **530**, **534**, **669**, **670**, 671
Nefrones, 135, 732
Nefrostoma, 133, **134**
Negrones, 809
Nematelmintos (NEMATHELMINTHES), 444
Nematóceros (NEMATOCERA), 628
Nematocisto, **390**, **391**
Nematodos (NEMATODA), 247, **315**, **317**, **322**, **329**, **332**, 333, 434, **436**, **438**, 435-446
  características, 435
  clasificación, 444
  de la remolacha, 440, 445
  de las raíces, 439, **440**, 445
  de los prados, 445
  depredador, **438**
  ecología, 438
  fisiología, 438
  locomoción, 439
  órganos sensoriales, 439
  relaciones con el hombre, 439
  sistema excretor, 439
    reproductor, 439
Nematógenos, 457
Nematognatos (NEMATOGNATHI), 717
Nematomorfos (NEMATOMORPHA), **333**, 334, 434, **446**, 447, 562
  historia natural, 446
Nemertinos (NEMERTINEA), **110**, **315**, **317**, **325**, **329**, **332**, 333, 430, **431**, **432**, 433, 434, **lám. 1**
  características, 430
  clasificación, 432
  estructura, 431
  historia natural, 431
  órganos de los sentidos, 431
  respiración, 431
  sistema circulatorio, **110**, 431
    digestivo, 431
    nervioso, 431
    reproductor, 432
Neocarus, 560
Neoceratodus, 339, 711, **713**
  forsteri, 713
Neodarwinismo, 295
Neodasys, 452
Neoechinorhynchus, 455
Neogasterópodos (NEOGASTROPODA), 497, 499, 513
Neogenes, 306
Neognatas (NEOGNATHAE), 807
Neolítico, 868, 870
Neomenia, 511
  carinata, **494**
Neomenioideos (NEOMENIOIDEA), 511
Neopalio, 167, 825
Neopilina, 334, 485, 486, **487**, 492
  galatheae, 492, 511
  estructura, **491**
  ewingi, 511
  historia natural, 492
  sistema circulatorio, 492
    digestivo, 491
    excretor, 491
Neopilina ewin
    nervioso, 4
    reproduct
Neópteros, 612
Neornites (NE
Neorrabdocelo
Neotenia, 149,
Neotenina, **146**
Neotoma, 354,
Neotremados (
Neotropical, re
Nepa, 618
Népidos (NEPI
Nereis, 335, **52**
Nerillidium, **53**
Nerítico, **263**, 2
Nervio(s), 72, **179**, 671
  amielínico, 7
  auditivo (acú
  coclear, **178**
  craneales, 16 689, 701
  espinal, **169**, 794, 825
    accesorio,
  facial, **165**
  glosofaríngeo
  hipogloso, **1**
  laterales, **523**
  mielínico, 72
  motor ocular
    ocular exte
  olfatorio, **16**
  óptico, **165**, 1
  parasimpátic
  patético, **165**
  polarización,
  radiales, 652
  segmentario,
  simpáticos, **1**
  somáticos, *1*
  trigémino, **1**
  vago (neumo
Neurilema, **73**
Neurocráneo, 8
Neuroglia, 72
Neurohipófisis,
Neurona(s), 72,
  aferentes, 16
  clases, 162
  conexiones si
  de asociació
  eferentes, 16
  espiratorias,
  excitadoras,
  inhibidoras,
  inspiratorias,
  motoras, 162
  postsináptica
  presináptica,
  sensitivas, 1
Neurópteros (
  622, **623**
Neurospora, 22
Neutrófilos, 70
Neutrones, **10**,
Nicotínico, áci
Nicho ecológic
Nidos, 245, **80**
Nigua, 630
Ninfa, 551, **59**
  acarinos, **55**
  áfidos. **621**
  termes. **616**

745
42, 744, 750
44, 750

77, 491, 493, 519,

66, 470, 475, 491,
3, 530, 534, 669,

ELMINTHES), 444
RA), 628

), 247, 315, 317,
434, 436, 438,

5
45

e, 439

NATHI), 717
MORPHA), 333,
562

A), 110, 315, 317,
3, 430, 431, 432,

431

), 431

13

STROPODA), 497,

), 807

OIDEA), 511

87, 492

- *Neopilina ewingi,* sistema
  - nervioso, 491
  - reproductor, 492
- Neópteros, 612
- Neornites (NEORNITHES), 807
- Neorrabdocelos (NEORHABDOCOELA), 427
- Neotenia, 149, 743
- Neotenina, **146**
- *Neotoma,* 354, 619, 846
- Neotremados (NEOTREMATA), 467
- Neotropical, región, **258,** 260
- *Nepa,* 618
- Népidos (NEPIDAE), 618, **619**
- *Nereis,* 335, **529, 530, 536,** 537
- *Nerillidium,* **536**
- Nerítico, **263,** 264
- Nervio(s), 72, **77, 84,** 158, 168, **174,** 177, **179,** 671
  - amielínico, 72
  - auditivo (acústico), **165**
  - coclear, **178**
  - craneales, 163, 164, **165, 170, 678, 683,** 689, 701, 757, 784, 819, 825
  - espinal, **169, 170, 171,** 678, **689,** 701, 757, 794, 825
    - accesorio, **165**
  - facial, **165**
  - glosofaríngeo, **165**
  - hipogloso, **165**
  - laterales, **523**
  - mielínico, 72
  - motor ocular común, **165**
    - ocular externo, **165**
  - olfatorio, **165, 175**
  - óptico, **165, 180, 572**
  - parasimpáticos, **170**
  - patético, **165**
  - polarización, **159**
  - radiales, 652
  - segmentario, 521
  - simpáticos, **170**
  - somáticos, 169
  - trigémino, **165**
  - vago (neumogástrico), **100, 165**
- Neurilema, **73**
- Neurocráneo, 80, **81**
- Neuroglia, 72
- Neurohipófisis, **153**
- Neurona(s), 72, 83, 158, **159, 171**
  - aferentes, 162, **171**
  - clases, 162
  - conexiones sinápticas, **161**
  - de asociación, **171, 523**
  - eferentes, 162, **171**
  - espiratorias, 129
  - excitadoras, 161
  - inhibidoras, 161
  - inspiratorias, 129
  - motoras, 162
  - postsináptica, 161
  - presináptica, 161
  - sensitivas, 162
- Neurópteros (NEUROPTERA), 384, **609,** 622, **623**
- *Neurospora,* 224
- Neutrófilos, 70, **112**
- Neutrones, **10,** 21
- Nicotínico, ácido, **105**
- Nicho ecológico, 245
- Nidos, 245, **803,** 804
- Nigua, 630
- Ninfa, 551, **596,** 606, **613, 614, 620**
  - acarinos, **552**
  - áfidos, **621**
  - termes, **616**
  - trips, **622**
- Ninfálidos (NYMPHALIDAE), 627
- Nipotenídeos (NIPPOTAENIIDEA), 429
- *Nippotaenia,* 429
- Nitratos, **237**
- Nitrógeno, ciclo en la Naturaleza, **237,** 240
- Niveles tróficos, 242
- *Noctiluca,* 369
- Noctua del tomate, 626
- Noctuidos (NOCTUIDAE), **624,** 626
- Nódulos de Ranvier, 73
- Nombres científicos, 327
  - comunes *o* vulgares, 327
- Nomenclatura, 315-340
  - binomial, 319, 327
  - científica, reglas, 327
- *Nonionella,* **350**
- Noradrenalina, 117, 151
- Norepinefrina, *véase* Noradrenalina
- *Nosema,* 330, 358
  - *apis,* 372
  - *bombycis,* 372, 625
- *Notacanthus,* 715
- Notacantiformes (NOTACANTHIFORMES), 715
- Notaspídeos (NOTASPIDEA), **513,** 514
- Notocordio, 80, **198, 200, 205, 317,** 661, **662,** 665, **666, 669-671M 676, 677, 687**
- Notodelfioides (NOTODELPHYOIDA), 584
- *Notommata,* **449**
- *Notonecta,* 618, **619**
- Notonéctidos (NOTONECTIDAE), 618, **619**
- *Notophthalmus,* 739
  - *viridescens,* 750
- *Notoplana (Leptoplana),* 428
- Notoríctidos (NOTORYCTIDAE), 839
- *Notoryctes,* 839
- Notostigmados (NOTOSTIGMATA), 560
- Notostráceos (NOTOSTRACA), **577,** 583
- †Notoungulados (NOTOUNGULATA), 849
- *Notropis,* 717
- *Nubeculina,* **350**
- Núcleo, **57, 59-61, 344, 349, 350, 353, 355, 356, 391**
  - basal, 165
  - del óvulo, 199
  - envoltura, 61
  - protozoos, 343, **344, 349, 350**
  - supraóptico, **153**
- Nucleicos, ácidos, 36-38
  - componentes, **37**
- †*Nucleolites,* 658
- Nucleolítidos (NUCLEOLITOIDA), 658
- Nucléolo, **56, 57,** 61, **64**
- *Nucula,* **506,** 515
- Nuculáceos (NUCULACEA), **506,** 515
- Nudibranquios (NUDIBRANCHIA), 497, **500, 513,** 514
- Nudicténeos (NUDA), 411
- Nudo auriculoventricular, 117
  - sinoauricular, 117
- Nuez de Adán, 824
- Número atómico, 22
- Números, pirámide, 243
- †*Nummulites,* 347, 371
- Nutria, 848
  - marina, 848
- Nutrición, 9
  - *Euglena,* 351
  - holofítica, 342, 351
  - holozoica, 342, 351
  - saprofítica, 342, 351
  - saprozoica, 342
- *Nuttallorinis borealis,* **815**
- *Nyctea scandiaca,* 813
- *Nycticebus,* 841
- *Nycticorax,* 810
- *Nyctoporis,* **631**
- *Nygmia phaeorrhoea,* 626
- *Nymphalis antiopa,* 627
  - *californica,* 627
- *Nymphon,* **555,** 558
- *Nymphula,* 625

- Ñandúes, 807

- *Obelia,* 332, **396,** 398, **405**
- Obreras
  - abejas, 597, **598, 599**
  - hormigas, **635**
- Oceánico, hábitat, **263,** 264
- *Oceanodroma,* 809
- Océanos, 874
  - evaporación, 239
- Ocelos, 589, **590, 592,** 594, **599**
- Ocotónidos (OCHOTONIDAE), 844
- Octocoralarios (OCTOCORALLIA), **404,** 407
- Octópodos (OCTOPODA), 515
- *Octopus,* **287,** 335, 509, 515
- *Oculina,* **403**
- *Ochotona,* 833, 844
- Odobénidos (ODOBENIDAE), 849
- *Odobenus,* 849
- *Odocoileus,* 852
  - *hemionus,* 852
  - *virginianus,* 852
- Odonatos (ODONATA), 606, **609,** 612, **613**
- Odontaspídidos (ODONTASPIDIDAE), 692
- *Odontaspis*
  - *ferox,* 692
  - *taurus,* 692
- Odontocetos (ODONTOCETI), 846
- Odontóforo, 489
- †Odontognatos (ODONTOGNATHAE), 807
- Odontostomátidos (ODONTOSTOMATIDA), 373
- *Odontosyllis enopla,* 533
- Odum, Howard, T., 244
- *Oecanthus,* **614,** 615
- *Oesophagostomum,* 445
- *Oestrus ovis,* 630
- Ofidio cilíndrico rojo, 780
- Ofidios (OPHIDIA), 778
- †Ofiocistioideos (OPHIOCISTIOIDEA), **641,** 658
- Ofiopluteus, larva, **644,** 651
- Ofiuras, **315, 640, 643, 650,** 659
  - estructura, 650
  - historia natural, 650
- Ofiúridos (OPHIURAE), **659**
- Ofiurohidras (OPHIUROHYDRA), 338
- Ofiuroideos (OPHIUROIDEA), **337, 640,** 642, **643, 644,** 650, **651**
- Oído, **168, 173,** 174, 177, **178, 200,** 594, 678, 701, 755, 794
  - medio, 794
- *Oikomonas,* 10, 353
- *Oikopleura,* 667, 673
- *Okapia,* 852
- Okapis, 852
- Ojo(s), **170,** 179
  - anélidos, **173, 529**
  - artrópodos, **173, 544,** 547, **548, 549, 566, 569, 575**
  - cnidarios, **179**
  - compuestos, **173,** 566, 571, 589, **590,** 594, **599**
  - insectos, **179,** 602
  - invertebrados, **179**
  - moluscos, **173, 179, 498, 510**

Ojo(s)
  onicóforos, **477**
  pineal, 678
  platelmintos, **414**, **415**
  quetognatos, 480
  simples, **173**
  vertebrados, **173**, 179, **200**, **666**, **687**, 689, 696, 701, 727, 755
Olécranon, **79**
Olfato, **168**, 174
  hombre, **175**
Oligobrachia, 476
Oligoceno, **271**, **288**, **290**
Oligoelementos, 26, 103
Oligoquetos (OLIGOCHAETA), **335**, 517, **519**, 537
Oligotoma, 617
  saundersi, **617**
Oligotríquidos (OLIGOTRICHIDA), 373
Olm de las grutas, 744, 750
Olor columbianus, 809
Omatidio, 571, **572**
Omnívoros, 833
Omus, 630
Onconectes virilis, **574**
Oncopeltus, 353
Oncorhynchus, 710, 716
  tschawtyscha, 716
Oncosfera, **424**, 425
Onda progresiva, 178
Ondatra zibethica, 846
Onicóforos (ONICOPHORA), 336, 456, 476, **477**, 541. Véase también *Peripatus*
Onicopálpidos (ONYCHOPALPIDA), 560
Oniscomorfos (ONISCOMORPHA), 557, 562
Oniscus asellus, 585
Onychodactylus, 749
Oocineto, **357**
Oocisto, 355, **356**, **357**
Oocitos, 146
Ooecio, **462**
Oogénesis, 147
Oogonios, 187, **188**
Ootipo, **420**, **424**
Opalina, **342**, 354, 370
Opalínidos (OPALINIDA), 370
Opalinos (OPALINATA), 330, **331**, **342**, 354, 370
Opercularia, 373
Opérculo, 696, **697**, **700**, **738**, 742
Operon, 49
  hipótesis, 49
†*Ophiderpeton,* 745
Ophiodracunculus ophidensis, 444
Ophiomorus, 777
Ophiothrix, 659
  spiculata, 650
Ophisaurus
  apus, 778
  attenuatus, 778
Ophiura, 338, **640**, 659
Ophlitospongia seriata, 382
Ophryocystis, 371
Ophryoscolex, 373
†*Ophthalmosaurus,* **771**, 775
Opiliones (OPILIONES), **545**, 551, 560
Opisthocomus hoazin, 811
Opisthorchis, 429
  sinensis, **422**
Opistobranquios (OPISTHOBRANCHIA), **496**, 497, **500**, **513**
Opistocómidos (OPISTHOCOMIDAE), 811
Opistoma *u* opistosoma, **475**, 546
Opistórquidos (OPISTHORCHIDA), 429
Opistospermóforos (OPISTHOSPERMOPHORA), 562
Opsanus, 717
Opsina, 180
Orangután, 842
Orbicella, 332, 407
Órbitas, **81**, **729**, **764**, **789**, 821
Orca, 846
Orcinus, 846
Orchestia, 146, **576**, 585
Orchestoidea, **lám. 2**
Orchomene obtusa, **578**
Orden, 321
  del picoteo, 249
Ordoviciense, **270**, **271**
Oreamnos americanus (montanus), 853
Oreja, **173**
  de mar, 335, 497, **500**, 513
Orejudo, **841**
Organizadores, 205
Órgano(s)
  axial, 642
  copulador, 594
  de la rueda, 670
  de los sentidos, 74, **173**, 409, **410**, **521**
    anélidos, **173**
    artrópodos, **173**
    caimán, 757
    cangrejo de río, 571, **572**
    cnidarios, **173**
    crustáceos, 565
    equinodermos, **173**
    gallina doméstica, 796
    gato doméstico, 825
    insectos, 590
    lamprea, 678
    lombriz de tierra, 523
    nematodos, 439
    nemertinos, 431
    perca amarilla, 701
    platelmintos, **173**
    protozoos, **173**
    rana, 734
    saltamontes, 594
    vertebrados, **173**
  de mar, 332, 407
  gustativos, 594
  liriformes, 548
  neurohemáticos, 143
  olfatorios, 594
  pericárdico, 144, **145**
  pineal, 678
  postcomisural, 144, **145**
  rudimentarios, 284
  sexuales, **170**
    accesorios, 152, 185
    primarios, 152, 185
  subradular, 492
  X, 144, **145**
  Y, 144
Orgánulos, 341
Oriental, región, **258**, 260
Orina, 135, **137**
  formación, 137
ORIOLIDAE, 816
Ornithodoros, 336
  hermsi, **552**, 560
  megnini, 553, 560
  moubata, 560
  turicata, 560
Ornithoica, 630
†*Ornithominus,* **771**, 782
Ornithonyssus bacoti, 560
Ornithorhynchus, 340
  anatinus, **838**
Ornitina, **137**
†Ornitisquios (ORNITHISCHIA), 782
Ornitodelfos (ORNITHODELPHIA), 838
Ornitología, 784
Ornitorrinco, 340, **838**
  útero, **835**
Oropéndolas, 816
Ortognatos (ORTHOGNATHA), 559
Ortonéctidos (ORTHONECTIDA), 457, 458
Ortópteros (ORTHOPTERA), 589, 602, 605, **609**, 610, 613, **614**
Orugas geómetras, 625
Orycteropus afer, 850
Oryctolagus, 835
  cuniculus, 845
Oscarella, 385
Ósculo, 376, **378**, **379**, **383**
Osfradio, 489, 504
Osículos, 642, **646**
Ósmosis, 24, **25**
Oso, 847
  de agua, 337, **473**
  negro, 846
  pardo, 846
  polar, 845
Ostariofisios (OSTARIOPHYSI), 716
Osteicties (OSTEICHTHYES), **270**, **271**, **317**, **339**, **663**, 695-723
  características, 695
  circulación, 695
  clasificación, 712
  colas, **705**
  coloración, 704
  corazón, 695
  cubierta del cuerpo, 702
  encéfalo, 695
  escamas, **703**
  esqueleto, 695
  estructura, 696, 702
  excreción, 695
  historia natural, 706
  respiración, 695
  sistema reproductor, 696
  temperatura, 695
  tamaño, 696
Osteoblastos, *véase* Células óseas
Osteodermos, 755, **758**, 759
†*Osteodontornis,* 806
Osteoglosomorfos (OSTEOGLOSSOMORPHA), 715
†Osteolépidos (OSTEOLEPIDAE), 711, 712
†*Osteolepis,* 712
Ostíolos, **110**, **379**, **401**, **548**, **569**, 592
Ostra(s), 335, 485, 500, 506, 515
  americana común, 506
  comestibles, 507
Ostracion, **696**
†Ostracodermos (OSTRACODERMI), **270**, **271**, **317**, 339, **663**, 681
Ostrácodos (OSTRACODA), **270**, **577**, **579**, 583
Ostrea, 335, **506**, 515
  edulis, 507
  gigas, 507
  lurida, 507
Otáridos (OTARIIDAE), 849
Otohydra, 406
Otolitos, 177, 701
Otoplana, 428
Otus asio, 302, 813
Ovarios, **134**, **148**, 152, **184**, 185, 186
  anélidos, **520**, **524**, **534**
  artrópodos, **548**, **552**, **569**, 573, **581**, **592**, 594, **595**
  braquiópodos, **466**
Ovarios
  briozoos, **462**
  cnidarios, 389
  ctenóforos, **41**
  forónidos, **46**
  gastrotricos, **4**
  gnatostomúlid
  nematodos, **4**
  nematomorfo
  nemertinos, **4**
  onicóforos, **47**
  platelmintos,
  quetognatos,
  rotíferos, **448**
  tardígrados, **4**
  vertebrados, **1** **733**, 734,
Ovaríolos, 594,
Ovibos moschat
Oviducto, **134**, 1
  anélidos, 519,
  artrópodos, **5** **595**
  moluscos, 480
  nematodos, **43**
  nematomorfo
  onicóforos, **47**
  platelmintos,
  quetognatos, 4
  vertebrados, **1** 758, **795**,
Ovíparos, 194, 3
Ovis canadensis,
  cuernos, **828**
Oviscapto, **590**,
Ovocitos, **188**, 1
Ovogénesis, **188**,
Ovotestículo, **49**
Ovótide, **188**
Ovovivíparos, 1
Ovulación, **862**
Óvulos, **134**, 15 **198**, **199**,
Owen, 291
Oxalacético, áci
Oxalatos, 139
Oxalosuccínico,
Oxidación, 39
Oxígeno, **102**, 12
  ciclo en la Nat
  en la sangre, 1
Oxihemoglobina
Oximonádidos (
Oxitocina, **153**
Oxyecus vocifer
Oxymonas, 370
Oxynöe, **515**, 51
Oxytricha, 330,

Pabellón del oíd
Pacifastacus len
Pacini, corpúscu
†*Pachydiscus,* 51
Pachylomerus, 5
Pagurus, **576**, 58
Paiños, 809
Pájaro(s), 815
  bobo, 808, **80**
    emperador,
  burlones, 816
  mosca, **814**
    de garganta
    Helena, 786
    rojo, 814
  moscones, 816

HIA), 782
'ELPHIA), 838
THA), 559
CTIDA), 457, 458
A), 589, 602, 605,
3
HYSI), 716
ES), **270**, **271**, **317**,
2
)6
as óseas
59
)GLOSSOMORPHA),
IDAE), 711, 712
48, **569**, 592
06, 515
ODERMI), **270**, **271**,
A), **270**, 577, 579,
49
34, 185, 186
569, 573, **581**, **592**,

- Ovarios
  - briozoos, **462**
  - cnidarios, 389, **390**, **395**
  - ctenóforos, **410**
  - forónidos, **464**
  - gastrotricos, **451**
  - gnatostomúlidos, **458**
  - nematodos, **436**, **437**, **442**
  - nematomorfos, **446**
  - nemertinos, **431**
  - onicóforos, **477**
  - platelmintos, **414**, 415, **420**, **424**
  - quetognatos, **479**, 480
  - rotíferos, **448**
  - tardígrados, **473**
  - vertebrados, **186**, 667, **669**, **670**, 689, 700, **733**, 734, 758, **795**, **825**, 826
- Ovariolos, 594, **595**
- *Ovibos moschatus*, 853
- Oviducto, **134**, 186
  - anélidos, 519, **524**
  - artrópodos, **552**, **569**, 573, **581**, **592**, 594, **595**
  - moluscos, 480, **498**
  - nematodos, **436**, **437**, **442**
  - nematomorfos, **446**
  - onicóforos, **477**
  - platelmintos, **414**, 415
  - quetognatos, **479**
  - vertebrados, **186**, 667, 689, 700, **733**, 734, 758, **795**, **825**, 826, **835**, **860**
- Ovíparos, 194, 325
- *Ovis canadensis*, 853
  - cuernos, **828**
- Oviscapto, **590**, **592**
- Ovocitos, **188**, 190
- Ovogénesis, **188**, 190
- Ovotestículo, **498**, 499
- Ovótide, **188**
- Ovovivíparos, 194
- Ovulación, **862**
- Óvulos, **134**, 152, 185, **186**, **189**, **190**, 191, **198**, **199**, **379**, **395**, **396**, **575**, 758
- Owen, 291
- Oxalacético, ácido, **43**
- Oxalatos, 139
- Oxalosuccínico, ácido, **43**
- Oxidación, 39
- Oxígeno, **102**, 123, **125**
  - ciclo en la Naturaleza, **237**, 240
  - en la sangre, 130
- Oxihemoglobina, 130
- Oximonádidos (OXYMONADIDA), 370
- Oxitocina, **153**
- *Oxyecus vociferus*, **256**, 257
- *Oxymonas*, 370
- *Oxynöe*, **515**, 516
- *Oxytricha*, 330, 373

- Pabellón del oído, 177, **178**
- *Pacifastacus leniusculus*, 573
- Pacini, corpúsculos, 176
- †*Pachydiscus*, 510
- Pachylomerus, 559
- *Pagurus*, **576**, 585
- Paíños, 809
- Pájaro(s), 815
  - bobo, 808, **809**
    - emperador, 808
  - burlones, 816
  - mosca, **814**
    - de garganta rubí, 814
    - Helena, 786
    - rojo, 814
  - moscones, 816
- Paladar, **91**, **95**, **175**, **821**, **823**, **824**
  - duro, 755
- *Palaemonetes*, 585
- †*Palaeobatrachus*, 746
- †*Palaeomastodon*, 289, **290**, 291
- †*Palaeostylops*, 850
- *Palamedea*, 809
- Palatocuadrado, 698
- Paleacantocéfalos (PALAEACANTHOCEPHALA), 455
- *Paleacrita vernata*, 625
- Paleártica, región, 261
- †Paleobatráquidos (PALAEOBATRACHIDAE), 746
- Paleoceno, **271**
- †Paleodictiópteros, 588, 612
- Paleogenes, 305
- Paleolítico, 868, 870
- Paleonemertinos (PALAEONEMERTINI), 432
- Paleontología, 9, 285
- Paleopalio, 165
- Paleozoico, **270**, **271**, **287**
- Paloma(s), 812
  - americana, **813**
  - de cola listada, 812
  - de paso, 812
  - selección artificial, 228
  - sistema respiratorio, **792**
  - torcaz, 812
  - zurita, 812
- Palometas rojas, 719
- Palomo salvaje norteamericano, 805
- Palpígrados (PALPIGRADA), 559
- Palpo(s), **503**, **529**, **548**, **590**
  - del aguijón, 599
  - labiales, 502, **590**, **599**
  - maxilar, **590**
- *Paludicella*, 462, 463
- *Paludina*, 513
- Pan de abejas, 598
- *Pan troglodytes*, 842, **843**
- Panales, 598
- Páncreas, 7, **93**, **94**, **95**, **100**, **509**, **671**, 686, **687**, 700, **757**, **791**, 792, **823**, 824
- Panda, 848
  - gigante, 848
- *Pandaka*, 696
- *Pandora*, 515
- *Pandorina*, **352**, 369
- Pangolín, 828, 844
- *Panope*, 515
- *Panopeus*, 585
- *Panorpa*, 622, **624**
- *Panorpes*, **634**
- Pantera, 848
- Pantodontos (PANTODONTA), 850
- †*Pantolambda*, 850
- Pantópodos (PANTOPODA), 336, 558
- Pantoténico, ácido, **106**
- †Pantoterios (PANTOTHERIA), 838, 839
- *Panulirus*, **576**, 585
- Papamoscas, 815, 816
  - americano, **815**
- Paparda, 718
- Papila(s), 77
  - adhesivas, **475**
  - anulares, **475**
  - dérmica, 786, **787**
  - gustativas, **174**, 689, 701, 757, 824
  - orales, **477**
  - pilosa, 821
  - renales, **136**
  - táctiles, 480
  - urogenital, 676, 678, 688
- *Papilio*, 626
  - *dardanus*, 299
  - *polyxenes*, **626**
- Papiliónidos (PAPILIONIDAE), **626**
- *Papio*, 842
- Papión, 842
- Pápulas, 643
- Parabiosis, 147
- Parabronquios, 792
- Paracantopterigios (PARACANTHOPTERIGII), 717
- †Paracrinoideos (PARACRINOIDEA), 656
- *Paragonimus westermani*, 422
- *Paragordius*, 447
- *Paralichthys*, 721
  - *albigutta*, **705**
- *Paralithodes*, 585
- *Paramecium*, **10**, **11**, **71**, **93**, 132, 185, 294, 330, **342**, 367, 372
  - alimentación, 360
  - apareamiento, 365
  - *aurelia*, 359, 360, 364
    - autogamia, **365**
    - y *P. caudatum*, competencia, 246
  - autogamia, 365
  - bipartición, **184**, 364
  - *bursaria*, 360
  - *caudatum*, **358**, 359, 360, **364**
  - comportamiento, 362
  - conjugación, 364
  - digestión, 360
  - estructura, 359
  - excreción, 360
  - locomoción, 359, **361**
  - *multimicronucleatum*, **360**
  - reacciones, **361**
  - reproducción, 362
  - respiración, 360
  - sistema digestivo, **93**
  - variación y herencia, 366
  - y *Didinium*, **363**
- *Paranemertes*, 333, 433
- *Paranthropus*, 866
- Parapátrica, 303
- †*Parapithecus*, 865
- Parápodos, **528**, **529**, **532**
- *Parargyractis*, **624**, 625
- Parasitiformes, **553**
- Parasitología, 9
- Parásitos, **243**, **244**, 444
  - crustáceos, 580, **582**
  - hombre, **349**, 422, 425, 435-444, 551, 553
  - insectos, 605
  - patógenos, 248
  - secundarios *o* hiperparásitos, 248
  - y enfermedad, 247
- *Parasitus*, 560
- *Paratenodera*, **614**
- Paratiroides, **148**, 150
- *Paratrioza*, **620**
- Paratormona, 150
- Parazoos (PARAZOA), 331, 375, 382, 384
- Pardelas, 808
- Pardillos, 816
- Pared intestinal, **128**, **441**, 480
- Parénquima, **110**, 414, **446**
- Parenquímulas, **381**, 382
- PARIDAE, 816
- Párpado, **180**, **727**, 786, 820
- Pars distalis, **153**
  - intercerebralis, 146
  - intermedia, **153**
  - tuberalis, **153**
- Partenogénesis, 193, 605
  - artificial, 193
- Parto, 203

Panílidos (PANILIDE), **269**, 816
Páseres, 799
Paseriformes (PASSERIFORMES), 799, 815
Paserinos (PASSERES), 815
Passer, 340
PASSERIDAE, 816
Pasteles de mar, 651
Pasteur, Louis, 183
Pasteurella pestis, **608**, 630
  tularensis, **608**
Patagio anterior, **790**
  posterior, **790**
Patagones, 856
Pata(s), 477, 591, 602, 827
  andadoras, 547, **566, 567**, 568, **569**
  anterior, 728, 820
  posterior, 728, 820
Patella, 497, 512
Pato(s), 340, **795, 797**, 809
  buceadores, 809
  cuchara, 809
  nadadores, 809
Paurometábolos, 589
Paurópodos (PAUROPODA), 337, 543, 557, 562
Pauropus, 337
  huxleyi, 562
Pavlov, Ivan, 100, 172
Pavo(s), 811
  real, 811
  salvaje, 811
Pavo cristatus, 811
Pebrina, 625
Pecari, 852
Pécari, 851
Peces (PISCES), **119, 134, 167, 281, 282, 317**, 339, **663**
  acorazados, **270**
  aletas, 705
  alimento, 242, 708
  ángel, **684**, 690, 693
  ballesta, 721
  cartilaginosis, *véase* Condrictíes
  cavernícolas de América del Norte, 717
  circulación sanguínea, **119**
  cofre, **696**, 721
  cola de espada, 719
  con cuatro ojos, 719
  con hocico, 715
  costumbres, 707
  cuchillo, 703
  chupadores, 717
  de agua dulce, osmorregulación, 706
    salada, osmorregulación, 706
  de aletas con radios, 713
    lobulares, 712
  deportivos, 721
  diablo, **684**, 685, 693
  distribución, 706
  eléctricos, 703, 716
  elefante, 715
  encéfalo, **167**
  erizo, 721
  espada, 706, 721
  espátula, 711, 714
  fósiles, 711
  gato, 711, 716, **717**
    africanos, 703
    de agua dulce, 717
    manchados, 717
    marinos, 717
  globo, **696**
  guitarra, **684**, 690, 693
  lagarto, 716
  linterna, 708, 716
  locomoción, 707
  luna, **696**, 721
  martillo, **684**, 691, 693
  mosquito, **719**
  óseos, *véase* Osteictíes
  osmorregulación, **706**
  paleoniscoideos, 713
  planos, 721
  primitivos, 715
  pulmonados, **705**, 711, 712, **713**
  relaciones con el hombre, 710
  riñón, **135**
  sapo, 717
  sierra, **684**, 690, 693
    de dientes pequeños, 693
  sistema reproductor, 709
    respiratorio, **700**
  sol, **709**, 720
  sonidos, 705
  tigre, 716
  trompeta, 719
  voladores, 708, **718**
  zorro, **684**, 692
Pececillo de plata, **609, 612**
Pecílidos (POECILIIDAE), 719
Peciloscléridos (POECILOSCLERIDA), 385
Pecorinos (PECORA), 852
Pecten, **598, 599**, 794
Pecten, **506, 507, 515**
Pectinaria, 532
Pectinatella, 334, 463
Pectinobranquios (PECTINOBRANCHIA), 513
Pectinophora gossypiella, 625
Pedetontus, **612**
Pedicelarios, 645, **646**, 652
Pedicelínidos (PEDICELLINIDAE), 468
Pedicellina, 333, 467, 468
Pediculados (PEDICULATI), 717
Pediculus, **608**
  humanus (o *corporis),* **617**
Pedinoideos (PEDINOIDEA), 658
Pedipalpos, 546, 547, **549**
Pedipalpos (PEDIPALPI), **545**, 550, 558
Pedogénesis, 193, 605, 743
Pedomorfosis, 301
Pedúnculo, **466, 483**, 547, **581, 655**
  caudal, **697**
Pegarrocas, 717
Pegasiformes (PEGASIFORMES), 720
Pegasus, 720
Peine(s), 550
  antenal, 598, **599**
  del polen, 598, **599**
Pejesapos, 717
Pelagia, 397, 406
  panopyra, **lám. 1**
Pelágico, **263**, 264
Pelagonemertes, 433
Pelagothuria, 654, 657
Pelagra, **105, 107**
Pelaje, 827
  muda, 828
Pelamis platurus, 781
Pelecanus crispus, 809
  erythrorhynchos, 809
  occidentalis, 809
  onocrotalus, 809
Pelecípodos (PELECYPODA), **270**, 500, 514
Pelicánidos (PELECANIDAE), 809
Pelicaniformes (PELECANIFORMES), 809
Pelícano(s), 809
  blanco, 809
  ceñudo, 809
  pardo, 809
    DDE, 882
  vulgar, 809
†Pelicosaurios (PELYCOSAURIA), 774
Película, **350, 358**, 359
Pelo(s), 76, **284**, 820, 821
  estructura, **828**
  protectores, 828
  sensoriales, **557**, 571
  táctiles, 571, 594
Pelobates, 747
Pelobátidos (PELOBATIDAE), 746
Pelomedusa, 774
Pelomedúsidos (PELOMEDUSIDAE), 774
Pelomyxa, 370
Pelvis, **81, 789, 792**
  del riñón, **136**
Penaeus, **576**, 578, **579**, 585
Pene, **134**, 135, **184, 186, 414**, 415, **420**, 449, **498**, 499, **534, 581**, 594, **595**, 758, 795, **823, 825**, 826, **859**
Penetrantia, 462, 463
Pennatula, 332
Pennatuláceos (PENNATULACEA), **388**, 404, 407
Penníiculo, 358
Pentastómidos (PENTASTOMIDA), 337, **456**
  características, 473
  clasificación, 473
Pentatómidos (PENTATOMIDAE), 619
†*Pentremites,* **641**, 656
Pepsina, 98, **102**
Pepsis, **634**, 636
Peracáridos (PERACARIDA), 576, 585
Peraclis, 514
Parameles, 839
Peramélidos (PERAMELIDAE), 839
Peranema, **352**
Perca, 339, 720
  amarilla, **697**, 706, 720
    cubierta del cuerpo, 697
    esqueleto, 698
    estructura, **697**
    órganos de los sentidos, 701
    rasgos externos, 696
    sistema circulatorio, 700
    sistema digestivo, 699
    sistema excretor, 701
    sistema muscular, 699
    sistema nervioso, 701
    sistema reproductor, 702
    sistema respiratorio, 700
  americana, 720
  de agua dulce, 720
  de Dolomieu, 720
  marina franjeada, **lám. 4**
  vivípara, **720**, 721
Perca, 339
  flavescens, **697**, 720
Percebe, **270**, 337, **576**, 580, **581, 582**, 584
  de roca, 584
  perforador, 584
Pércidos (PERCIDAE), 720
Perciformes (PERCIFORMES), **720**
Percópsidos (PERCOPSIDAE), 717
Percopsiformes (PERCOPSIFORMES), 717
Percopsis, 717
Pérdida del suelo, 876
Perdix perdix, 811
Perdiz, 811
  de las Pampas, 807
  europea *o* húngara, 811
  nival, 811
Peregrino, 690, 692
Pereiópodos, 565, 568
Perezoso arborícola, 843
Perezoso arboríc
  de dos dedos,
  de tres dedos,
  terrestre, 843
Pericardio, **475**,
Peridermis, **787**
Peridermo, 787
Peridinium, 351,
Perillus bioculatu
Período de contr
  de gestación, 8
  de latencia, 84
  de relajamient
  refractario, 16
Periophthalmus,
  sobrinus, **708**
Periostio, 70, 79
Perióstraco, **488**,
Peripatus, 125, 1
  capensis, 477
  cubierta del cu
  sistema circula
    digestivo, 47
    excretor, 477
    nervioso, 47
    reproductor,
  tráqueas, 125
Periphylla, **388**, 4
Periplaneta amer
Periprocto, 652
Periquito de Car
Perisarco, **396**
Periscoequinoide
    DEA), 657
Perisodáctilos (P
Peristalsis, 97
Peristoma, **529**, 6
Peritoneo, **98**, 32
  negro, 759
  parietal, 200
  visceral, 200
Peritricos (PERIT
Peritríquidos (PE
Perlas, 507
Pérmico, **270**, 271
Perognathus, 846
Peromyscus, 846
Peroné, **78, 81**, 7
Perro, 340
  cráneo y diente
  de las praderas
  denticiones, **83**
  doméstico, 847
  mutaciones, 22
  pie, **826**
  selección artifi
Pesca, 875
Pescadora, 848
Peso específico, 1
Pestañas, **180**, 82
Peste bubónica, 6
Petauro, 839
Petaurus, 839
Peto, **760**
†*Petraster,* 659
Petrogale, 839
Petreles, 808
Petróleo, 882, 88
  residual, 879
Petromizontiform
    MES), 681
Petromyzon, 339
  marinus, 681
Pezón, **829**
pH, **23**

URIA), 774
E), 746
USIDAE), 774
5
6, **414**, 415, **420**,
4, **581**, 594, **595**,
826, **859**
LACEA), **388**, 404,
OMIDA), 337, **456**
IDAE), 619
), 576, 585
AE), 839
97
s, 701
700
)
9
702
700
4
580, **581**, **582**, 584
)
ES), **720**
AE), 717
SIFORMES), 717

Perezoso arborícola
  de dos dedos, 843
  de tres dedos, 843, 844
  terrestre, 843
Pericardio, **475**, **493**, **503**, **548**, **569**, **671**
Peridermis, **787**
Peridermo, 787
Peridinium, 351, 369
Perillus bioculatus, 619
Período de contracción, 84
  de gestación, 826, 835
  de latencia, 84
  de relajamiento, 84
  refractario, 160
Periophthalmus, 708, 721
  sobrinus, **708**
Periostio, 70, **79**
Perióstraco, **488**, **502**
Peripatus, 125, 194, 336, 473, **477**, **478**
  capensis, 477
  cubierta del cuerpo, 477
  sistema circulatorio, 477
    digestivo, 477
    excretor, 477
    nervioso, 477
    reproductor, 477
  tráqueas, 125
Periphylla, **388**, 406
Periplaneta americana, 613, **614**
Periprocto, 652
Periquito de Carolina, 813
Perisarco, **396**
Periscoequinoideos (PERISCHOECHINOIDEA), 657
Perisodáctilos (PERISSODACTYLA), **851**
Peristalsis, 97
Peristoma, **529**, **652**
Peritoneo, **98**, 322, **521**, **530**, **671**, 687
  negro, 759
  parietal, 200
  visceral, 200
Peritricos (PERITRICHIA), 367, 372
Peritríquidos (PERITRICHIDA), 372
Perlas, 507
Pérmico, **270**, **271**, **285**
Perognathus, 846
Peromyscus, 846
Peroné, **78**, **81**, **789**, 790, 821, **822**
Perro, 340
  cráneo y dientes, **830**
  de las praderas, 832
  denticiones, **831**
  doméstico, 847
  mutaciones, 226
  pie, **826**
  selección artificial, 228
Pesca, 875
Pescadora, 848
Peso específico, 19
Pestañas, **180**, 820
Peste bubónica, **608**, **630**
Petauro, 839
Petaurus, 839
Peto, **760**
†*Petraster,* 659
Petrogale, 839
Petreles, 808
Petróleo, 882, 883
  residual, 879
Petromizontiformes (PETROMYZONTIFORMES), **681**
Petromyzon, 339, 680
  marinus, 681
Pezón, **829**
pH, **23**
  regulación, 141
Phacochoerus, 851
Phacus, **352**
Phaenicia sericata, 629
Phaenocora, 427
Phalacrocorax, 809
Phalaenoptilus nuttalii, **795**, 799, 813
Phalanger, 839
Phalangium, **545**, 560
Pharnacia serratipes, 589
Pharomacrus moccino, 814
Phascogale, 839
Phascolarctus, 839
Phascolion, 470
Phascolosoma, 335, 470
Phasianus colchicus, 811
†*Phenacodus,* 849
Phidippus, 559
Philodina, 448, **449**, 450
Philodromus, 559
Philohela minor, 812
Philopterus, 617
Phlebotomus, 354, **627**, 628
†*Phlegethontia,* 745
Phoca vitulina, 849
Phocaena phocaena, 846
Phoenicopterus ruber, 810
Pholas, **506**, 515
Phoronis, 334, **464**
  hippocrepia, 464
Phoronopsis viridis, 463
Photinus, **631**, 632
Phryganea, **624**
Phrynosoma, 776
  coronatum, **777**
Phthirus pubis, **617**
Phyllaplysia, 514
Phyllium, 299
Phyllobates, 748
Phyllobothrium, 429
Phylloceras, **287**
Phyllodactylus, 776
  europaeus, 776
  xanti, **776**
Phyllophaga, **631**, 632
Phyllospongia, 385
Phylloxera vitifoliae, 621
Phymateus, 299
†*Phymosoma,* 658
Physa, 514
Physalia, 332, **388**
  pelagica, 388, 406
Physeter catodon, 846
Phytomonas, 353, 369
†*Phytophaga destructor,* **627**, 628
†*Phytosaurus,* 782
Piamadre, 164, **169**
Picafollas, 816
Picamaderos, **795**
Pícidos (PICIDAE), 815
Piciformes (PICIFORMES), **814**, 815
Picnogónidos (PYCNOGONIDA), 336, 543, 546, 555, 558
Pico(s), 815
  carpintero, **814**
    de California, 815
    peludo, 815
    velloso, 815
  de ave, 786, 789, **796**
Piel, caimán, 755, **757**
  gato, 820
  hombre, 76, **77**, **217**, 856
  mamíferos, 76, **77**, **217**, 820, 827, 856
  Peripatus, 477
  rana, 727, 732
  Squalus, 685, **686**
  transpiración, 140
Piéridos (PIERIDAE), **626**, 627
Pieris rapae, 627
Pie(s) ambulacrales, 642, **645**, **646**, **647**, 651, **652**, **653**
  aves, 796, **797**
  mamíferos, **826**, 827
  moluscos, 487, 490, **491**, 492, 493, **494**, **498**, **501**, 502, **503**, **504**
  rotíferos, **448**
Pierrot, 719
Pigidio, **544**
Pigmentos somáticos, 144
Pigmeos africanos, 856
Pigopódidos (PYGOPODIDAE), 776
Pigostilo, **789**
Pika, **844**
Pilandoc, 852
Pilidio *o* pilidium larva, **325**, **432**
Pinacocitos, 380, **381**
Pinacodermo, 376, **381**
  dérmico, 378
Pinctada margaritifera, 507
  mertensii, 507
Pinguinus impennis, 805, 812
Pinnae, 820
Pinnípedos (PINNIPEDIA), **849**
Pinnotheres, 580, 585
Pínnulas, **475**, **655**
Pinocitosis, 58
Pinzones, **795**, **797**, 816
  de Darwin, 307, **308**
Piojillo de la cebolla, 622
Piojo(s), **608**
  chupadores, **609**, 617
  de las abejas, 630
  de las gallinas, **617**
  de los libros, **609**, **618**
  de los peces, 584
  del cerdo, **617**
  del hombre, 617
  masticadores, **609**, 617
  saltadores de las plantas, 621
Pipa, 736, 743, 746
  pipa, 746
  parva, 746
Pípidos (PIPIDAE), 746
Piqueros, 809
Piquituertos, 816
Piral del maíz, 625
Pirálidos (PYRALIDAE), **624**, **625**
Pirámide de biomasa, 244
  de energía, **244**
  de números, 243
Piraña, 716
Piridoxina, **106**
Pirimidinas, **37**
Piroplásmeos (PIROPLASMA), 330, 358, 372
Piroplásmidos (PIROPLASMIDA), 372
Pirosómidos (PYROSOMIDA), 673
†Piroterios (PYROTHERIA), 850
Piruvato, **46**, **85**
Pirúvico, ácido, **43**
Pisaster, 338, 659
  ochraceus, 644, **646**
Piscicola, 538
Piscívoros, 833
Pisum, 210
Pithecanthropus erectus, 866
  pekinensis, 866
Pitón de la India, 779
  reticulado, 779
Pituitaria, **95**, **148**, 153, 166, **168**, 678, 688, **689**, 734

Pituophis, 780
  melanoleucus, **780**
Placa(s), 492, **493**
  basal, **686**
  de la cera, **599**
  dérmicas, 755
  ecuatorial, 63, **64**
  genitales, 652
  hipural, 696, **697**
  madrepórica, 642, **645, 646, 647, 652**
  motora, **176**
    terminal, 89
  neural, **199, 200, 205**
  óseas, **760**
  precordal, 197
  terminal, **176, 523**
Placenta, **148, 203,** 826, **861**
Placiphorella, 512
Placobdella, 538
†Placodermos (PLACODERMI), **271,** 339, **663,** 691, 692
Plagiórquidos (PLAGIORCHIIDA), 429
Plagiostomum, 428
Plaguicidas, 881
Plakina, 385
Plakortis, 385
Planarias, **93, 132, 317,** 413, **414, 415, 416**
  cubierta del cuerpo, 414
  estructura, 413
  excreción, **132**
  historia natural, 415
  protonefridios, 414
  reproducción, 417
  sistema digestivo, **93,** 414
    excretor, 414, **415**
    nervioso, 414
    reproductor, 415
Planctoesferoideos (PLANCTOSPHAEROIDEA), 483, 484
Plancton, 242, 264
Planipennes (PLANIPENNIA), **623**
Planocera, 428
Planorbis, 514
Plantas, **237, 241**
  alimento, 241
  forma y estructura, 12
  metabolismo, 12
  verdes, 242
    y luz solar, 237
  y animales, diferencias, 12-**13**
Plánula, 388, **396, 400**
Planuloide, teoría, **328**
Plaquetas, *véase* Trombocitos
Plasma, 70, 111, 522
  germinativo, 187
  sanguíneo, **137,** 570
Plasmagel, 343, **344**
Plasmalema, 343, **344**
Plasmasol, 343, **344**
Plasmodium, 184, 185, 356, 371, **608,** 628
  falciparum, 356
  malariae, 356
  ovale, 356
  vivax, 356, **357**
Platasterias, 659
Platelmintos (PLATYHELMINTHES), **158,** 247, **317, 324, 329, 332,** 412-430, 434
  características, 413
  clasificación, 427
  órganos de los sentidos, **173**
  tamaño, 413
Platiastéridos (PLATYASTERIDA), 659
Platícopos (PLATYCOPA), 583
Platicténeos (PLATYCTENEA), 411
Platija, **705,** 721
  americana, **721**
Platirrinos (PLATIRRHINA), 842
Platisternidos (PLATYSTERNIDAE), 773
Platycotis, **620**
Platydesmus, 562
Platydorina, **352**
Platyspiza, **308**
Platysternon megacephalum, 773
Plautus impennis, 812
Plecópteros (PLECOPTERA), **609, 615**
Plecotus, **841**
Plectognatos (PLECTONGATHI), 721
Plectus, 444
Pleistoceno, **258, 270, 271, 288, 290, 291**
Pleodorina, **352,** 369
Pleópodo, **567,** 568
†Plesiosaurios, **271,** 774
†*Plesiosaurus,* 775
Plethodon, **740**
  glutinosus, 751
Pletodóntidos (PLETHODONTIDAE), 741, 743, 751
Pleura, **95, 127,** 825
  parietal, 127
  visceral, 127
†Pleuracantodios (PLEURACANTHODII), 692.
Pleurito, 566, 590
Pleurobrachia, 332, 409, **410,** 411
Pleurobranchus, 514
Pleurobranquia, 570
Pleuródiros (PLEURODIRA), 774
Pleurogonos (PLEUROGONA), 673
Pleuronectiformes (PLEURONECTIFORMES), **721**
Pleuroplaca gigantea, 513
Pleuropterigios (PLEUROPTERYGII), 692
Pleurotrocha parasitica, 450
Plexo, 169
  coroideo anterior, 164, **166**
    posterior, 164, **166**
Plica semilunaris, 284
Pliegue(s)
  amniótico, **200, 202**
  cefálico, **200,** 201
  metapleural, 669
  neurales, 198, **199,** 201, **741, 742**
Plodia interpunctella, 625
Plomo, envenenamiento por, 882
Pluma(s), 76, **279,** 508, **509,** 786
  coberteras, **787**
  de mar, 332, **388,** 404, 407, 655, 657
  primarias, 789, **790**
  remeras, 789
  secundarias, 789, **790**
  terciarias, 789
Plumaje, 788
  nupcial, 796
Plumatella, **461,** 463
Plumón, **787**
  pulvígeno, 788
Plumularia, **388,** 405
Pluteus, larva, 643, **644**
Plutonio, 883
Pluviisilva, **268,** 269
Pneumoderma, **513,** 514
Pneumonyssus, 560
Población, 228, 251, 874, **885**
  capacidad de mantenimiento, 252
  curvas ideales de crecimiento, **251**
  de codornices, variación, **253**
  equilibrio, 252
  estabilidad, 253
  humana, 858
    factores reguladores, 859
  límites para el crecimiento, 884
  mecanismos de regresión, 252
  nivel de saturación, 252
  presión, 252
  progresión geométrica del aumento, 294
  y medio ambiente, 873-887
«Pocket gophers», 846
Podicipediformes (PODICIPEDIFORMES), 808
Podiceps auritus, 808
Podilymbus podiceps, 808
Podios, 642
Podobranquias, **570**
Podocnemis, 774
Podócopos (PODOCOPA), **577,** 583
Podogonos (PODOGONA), 560
Podophrya, 330, 367
Poecilia
  latipinna, 719
  formosa, 719
  reticulata, 719
Poephila castanotis, 803
Pogonóforos (POGONOPHORA), 336, **338,** 456, 474, **475**
  características, 475
  clasificación, 476
  cubierta del cuerpo, 475
  historia natural, 476
  sistema circulatorio, 476
    nervioso, 476
    reproductor, 476
Pogonomyrmex, 635
Poiquilotermos, 142, 675, 683, 695, 725, 753
Polaridad, 191
Polen, 598
Policládidos (POLYCLADIDA), 417, **418,** 428
Polidactilia, **232**
Polidésmidos (POLYDESMIDA), 562
Poliembrionía, 194, 605
Polífagos (POLYPHAGA), 631
Poligamia, 834
Polilla(s), 623, 624, 625
  de la ropa, 625
  de las colmenas, 625
  de las manzanas, **624,** 625
  de los cereales, 625
Polimorfismo, 301
  hidra, 388
Polineuritis, **104**
Polinices lewesii, **497**
Polinización *o* fecundación cruzada, 248
Poliodóntidos (POLYODONTIDAE), 714
Poliopistocotíleos (POLYOPISTHOCOTYLEA), 428
Polipéptidos, **102**
Poliplacóforos (POLYPLACOPHORA), **334,** 485, **487,** 492, **493,** 511
  historia natural, 493
  sistema circulatorio, 492
    digestivo, 492
    excretor, 492
    nervioso, 493
    reproductor, 492, 493
Poliploidía, 226
Pólipo, 387
Polípodo, 461
Polipteriformes (POLYPTERIFORMES), **713**
Políptero, **713**
  del África tropical, 713
Poliquetos (POLICHAETA), **317, 335,** 517, **528, 531, 532, 536,** 537
  estructura, 529
  excreción, 530
  historia natural, **529**
  respiración, 530
  sistema circulatorio, 530
Poliquetos, sistei
    digestivo, 5
    nervioso, 53
    reproductor
Polisacáridos, **10**
Polisomas, 47
Polisomía, 226
Polispermia, 193
Polistes, 636
Polizoos (POLYZ
Polybrachia, 336
Polycarpa, 668
Polycope, 583
Polydesmus, 562
Polygordius, 335
Polygyra, 514
Polymorphus, 4
Polynoe, 656
Polyodon, 711
  spathula, 714
Polyonyx, **532**
Polyorchis, 405
Polyplax spinulo
Polypocephalus,
Polypterus, 702,
  bichir, **713**
Polystoma, 428
Polyxenus, 562
Polla de agua, 81
Pollicipes, **576,**
Pollo doméstico,
Pomacéntridos,
Pomoxis, 720
Pompílidos (PO
Ponera, 635
Póngidos (PONG
Pongo pygmaeus
Pool génico, 296
Popillia japonica
Porcelanas, 497,
Porcellio, **577**
  scaber, 585
Porichthys, 717
Poríferos (PORI
    386, 404
  clasificación,
Poro(s), 376, **53**
  dorsal, **519, 52**
  excretor, **132,**
  femenino, **437**
  genital, **414, 4**
  gustativo, **174**
  masculino, 52
  nuclear, **60**
  renal, **503**
  respiratorio, **4**
Porocefálidos (P
Porocephalus cr
Porocito, 376, 3
Poromya, 515
Porospora gigan
Porpita, 406
Porrones, 809
Porthetria dispa
Postmuda, 573
Potamotrigónid
    693
Potamotrygon,
Potencial
  biótico, 251
  de acción, 158
  de membrana
  de reposo, **15**
Poterion, **376**
Pradera, **267,** 26

ón, 252
2
del aumento, 294
-887
CIPEDIFORMES),
8
), **577**, 583
), 560
PHORA), 336, **338**,
75
76
5, 683, 695, 725, 753
DIDA), 417, **418**, 428
MIDA), 562
), 631
625
ón cruzada, 248
ONTIDAE), 714
OPISTHOCOTY-
LACOPHORA), **334**,
, 511
92
3
TERIFORMES), **713**
A), **317**, **335**, 517,
, 537
0

Poliquetos, sistema
    digestivo, 530
    nervioso, 530
    reproductor, 530
Polisacáridos, **102**
Polisomas, 47
Polisomía, 226
Polispermia, 193
Polistes, 636
Polizoos (POLYZOA), 460, 463
Polybrachia, 336, 476
Polycarpa, 668
Polycope, 583
Polydesmus, 562
Polygordius, 335, 537
Polygyra, 514
Polymorphus, 455
Polynoe, 656
Polyodon, 711
  spathula, 714
Polyonyx, **532**
Polyorchis, 405
Polyplax spinulosa, 617
Polypocephalus, 429
Polypterus, 702, 711, 713
  bichir, **713**
Polystoma, 428
Polyxenus, 562
Polla de agua, 811
Pollicipes, **576**, 580, 584
Pollo doméstico, *véase* Gallina doméstica
Pomacéntridos, **711**
Pomoxis, 720
Pompílidos (POMPILIDAE), **634**, 636
Ponera, 635
Póngidos (PONGIDAE), 841, 842, 855
Pongo pygmaeus, 842
Pool génico, 296
Popillia japonica, 632
Porcelanas, 497, 513
Porcellio, **577**
  scaber, 585
Porichthys, 717
Poríferos (PORIFERA), **317**, **329**, **331**, 375, 386, 404
  clasificación, 384
Poro(s), 376, **534**
  dorsal, **519**, **521**
  excretor, **132**, **415**, **436**, **437**, **475**
  femenino, **437**
  genital, **414**, **424**, **498**, **652**, 678
  gustativo, **174**
  masculino, 524
  nuclear, **60**
  renal, **503**
  respiratorio, **498**
Porocefálidos (POROCEPHALIDA), 473
Porocephalus crotali, 473
Porocito, 376, 378
Poromya, 515
Porospora gigantea, 342
Porpita, 406
Porrones, 809
Porthetria dispar, **624**, 626
Postmuda, 573
Potamotrigónidos (POTAMOTRYGONIDAE), 693
Potamotrygon, 693
Potencial
  biótico, 251
  de acción, 158, 160
  de membrana (mV), **159**
  de reposo, **159**
Poterion, **376**
Pradera, **267**, 268

Preadaptaciones, 301
Prebytis, 842
Preformación, teoría, 204
Premaxilar, 698, **709**, **764**
Premolares, **821**, 823
Premuda, 573
Prepucio, **859**
Prequiste, **349**
Presas, 246
Presión, 236, 240
  intrapleural, 127
Priapúlidos (PRIAPULIDA), 336, 456, **459**
  características, 459
Priapulus, 336, **459**
Primates (PRIMATES), 835, 841, **843**, 855
Primordio
  caudal, **741**
  de la pluma, 786, **787**
Principio inductor, 205
Prionace, 691
  glauca, 693
Prionoxystus robiniae, 625
Prioridad, ley, 328
Priscacara, **711**
Prístidos (PRISTIDAE), 690, 693
Pristiofóridos (PRISTIOPHORIDAE), 690, 693
Pristiophorus, 693
Pristis, **684**, 693
  pectinata, 693
Proales, 450
  wernecki, 450
†Proanuros (PROANURA), 745
Probabilidad, ley, 213
Proboscidactyla, 405
Probóscide, 414, **431**, **454**, **470**, **481**, **482**
Proboscidios (PROBOSCIDEA), 289, 850, **851**
Procambarus clarkii, 573, 575
Procavia, 850
Proceláridos (PROCELLARIIDAE), 808
Procelariformes (PROCELLARIIFORMES), 808
Procerodes, 428
Proceso uncinado, **789**
Procesos digestivos, 107
Prociónidos (PROCYONIDAE), 848
†*Proconsul,* 865
Procotyla, 428
Proctodeo, 200, **596**, 597
Procutícula, 542
Procyon lotor, 848
Producción
  de alimento, 859, 869
  industrial, **885**
Proecdisis, 573
Proestro, 834
Profase, **62**, 63, **64**
Progesterona, 152, 153, **862**
Progestina, 153
Proglótide, 423, **424**
Prokoenenia, 559
Prolactina, 154, 739
Prolecitóforos (PROLECITHOPHORA), 428
Prominencia sacra, 727
Pronefros, **134**, **135**
Proneomenia, 511
Pronorites, **287**
Pronúcleo, **189**, 193
Proplicastomados (PROPLICASTOMATA), 428
†*Propliopithecus,* 865
Propóleos, 598
Proporción
  de los sexos, 195
  mendeliana, 212
Proprioceptores, 176

Prorhynchus, 428
Prorodon, **367**
Prosencéfalo (cerebro anterior), **163**, 164, 199
Prosimios (PROSIMII), 841
Prosobranquios (PROSOBRANCHIA), **496**, **497**, **500**, 512
Prosoma, 546
Prosopilos, 378, **379**
Próstata, **134**, **184**, **823**, **825**, 826, **829**
Prosthogonimus, 429
  macrorchis, **422**
Prostigmados (PROSTIGMATA), 560
Prostoma, 519, **520**, **523**, **529**
Prostoma, 430, 433
Protacantopterigios (PROTACANTHOPTERYGII), 715
Protandria, 185
Protaspis, 544
Proteidos (PROTEIDAE), **742**, 750
Proteínas, 31-34, **46**, **58**, **102**, 103
  desnaturalización, 34
  especificidad, 33
  estructuras, 33
  síntesis, 46-**48**, 49
Proteo, 750
  europeo, 744
Proteocefaloideos (PROTEOCEPHALOIDEA), 429
Proteocephalus, 429
Proteomixos (PROTEOMYXA), 371
Proteriodendron, 369
†*Proteroblastus,* **641**
Proteromonas, 369
Proterospongia, **352**, 353, 369, 376
Proterozoico, **270**, **271**, **285**
Proteus, 744
  anguineus, 750
Protistas (PROTISTA), 330
  estructura del cuerpo, **326**
†*Protobatrachus,* 745
†Protobatráquidos (PROTOBATRACHIDAE), 745
Protobranquios (PROTOBRANCHIA), 501, 515
Protocele, **483**
†*Protoceratops,* 772
Protociliados (PROTOCILIATA), 330, 370
†Protodonatos, 610
Protoginia, 185
Protomerito, **355**
Protomesosoma, **475**
Protomonádidos (PROTOMONADIDA), 369
Protonefridios, 414, 447, 448
Protones, **10**, 21
Protoninfa, 556
Protoparce quinquemaculata, 625
  sexta, **624**, 625
Protoplasma, 11, 52, **317**
Protopodito, 565, **567**, **568**
Protopterus, **713**
Protórax, 590
†Protorosaurios (PROTOROSAURIA), 774
†*Protorosaurus,* 774
Protostomas (PROTOSTOMIA), **317**, **322**, 324, 325, 332
  menores, 469 sigs.
Prototerios (PROTOTHERIA), 838
Protozoea, larva, 578, **579**
Protozoos (PROTOZOA), **124**, **173**, 247, **270**, **271**, **317**, **320**, **324**, 330, **331**, 341-374
  características, 341
  clasificación, 368
  esqueleto, **774**
  órganos de los sentidos, **173**

Protozoos
  respiración, 124
  tamaño, 342
Protrombina, 113
Protuberancia axónica, **161**
Protuberancias sinápticas, 161
Protula, **531**
Proturos (PROTURA), 587, 588, 602, 606, **609,** 611, **612**
Proventrículo, 592, **791**
PRUNELLIDAE, 816
Pselafognatos (PSELAPHOGNATHA), 561
Psephurus gladius, 714
Pseudaletia unipuncta, 626
Pseudemys, 774
Pseudobranchus striatus, 750
Pseudocele, 323, **436, 437, 466**
Pseudoceloma, **317,** 321, 434, 448
Pseudocelomados (PSEUDOCOELOMATA), 333, 434-455
Pseudococcus citri, 621
Pseudoescorpión, **549**
Pseudoescorpiónidos (PSEUDOSCORPIONIDA), **545,** 559
Pseudofilídeos (PSEUDOPHYLLIDEA), 429
Pseudomonas hirudinis, 535
Pseudópodos, 93, 343, **344**
Pseudotriton ruber, 751
Psicódidos (PSYCHODIDAE), **627,** 628
Psílidos (PSYLLIDAE), **620,** 621
Psíquidos (PSYCHIDAE), 625
Psitaciformes (PSITTACIFORMES), 812
Psócidos (PSOCIDAE), 618
Psocópteros (PSOCOPTERA), **609, 618**
Psocus, 618
Psolus, 657
  chitonoides, **654**
Psoroptes, 561
  communis, 553
Psychropotes, 657
Psylla mali, 621
  puricola, 621
Psyllidae, **620**
†*Pteranodon,* **771,** 772, 782
†*Pteraspis,* 339, 681
Pteraster, 659
†*Pterichthyodes,* 339, 692
Pterigióforos, **697,** 698, 699
Pterigotos (PTERYGOTA), **609,** 612
Pterilos, **788**
Pterobranquios (PTEROBRANCHIA), **483,** 484
Pterodáctilos, **279,** 772
Pterofóridos (PTEROPHORIDAE), **624, 625**
Pterognathia, 459
Pteronarcys, 615
Pterópodo, **500**
Pteropus giganteus, 840
†Pterosaurios (PTEROSAURIA), 782
Pterostichus, **631**
†*Pterygotus,* 558
Ptialina (amilasa salival), 96
Pticodactiarios (PTYCHODACTIARIA), 407
†*Ptilodus,* 838
PTILOGONATIDAE, 815
Ptychocheilus lucius, 717
Ptychodactis, 407
Ptychodera, 481, 484
Pubertad, 860
Pubis, **78, 81, 729,** 790, 821, **822, 959**
Pueblo, 871
Puerco espín, 846
Puffinus, 808
Puffs (hinchazones), 223
Pulex irritans, 630
Pulga(s), **353, 608, 609,** 630
  de agua, 337, 444, **577,** 583
  de jardín, 611
  de las gallinas, 630
  de las ratas, 630
  de mar, **576,** 585
  de nieve, 611
  del gato, **630**
  del hombre, 630
  del perro, 630
Pulgón(es), 619, **621,** 869
  de las gramíneas, **621**
  del algodón y del melón, 621
Pulmonados (PULMONATA), **496,** 497, 499, 514
Pulmones, **102,** 126, 140, 200
  anfibios, **317, 732**
  aves, **791, 792,** 793
  caracol, **124**
  cordados inferiores, **671**
Pulmón, hombre, **95, 102, 121,** 127, **128, 129, 170**
  mamíferos, **95, 102, 121,** 127, **128, 129, 823**
  moluscos, **496, 498**
  Necturus, 126
  reptiles, **757**
Pulpa de los dientes, **831**
Pulpos, 335, 485, 507, **509,** 515
Pulso, 117
Puma, 848
Punnett, R. C., 215
Punnett, tabla, 229, **230**
Pupa, 147, **598,** 600, 606, **622, 628, 629, 630, 633, 635**
Pupila del ojo, **179, 180**
Purinas, **37**
Purkinje, célula, **73**
Purkinje, Johannes E., 52
Pycnogonum, 558
Pycnophyes, 453
Pycnopodia, 659
  helianthoides, 643, **lám. 2**
Pygopus, 776
Pymateus morbillosus, **lám. 2**
Pyrausta nubilalis, 625
Pyrosoma, 668
Pyrsonympha, 370
†*Pyrotherium,* 850
Python molurus, 779
  reticulatus, 779
Pyxicephalus adspersus, 738

Quadrula, 505
Queilosis, **105**
Quelas, 568
Quelicerados (CHELICERATA), 336, 541, 543, 544, **545,** 558
  características, 545
  respiración, 545
  sistema excretor, 545
    nervioso, 545
    reproductor, 546
  tamaño, 546
Quelíceros, 546, 547, **552,** 559
Quélidos (CHELYDAE), 774
Quelídridos (CHELYDRIDAE), 773
Quelípedos, 565, **566**
Quelonétidos (CHELONETHIDA), 559
Quelónidos (CHELONIIDAE), 774
Quelonioideos (CHELONIOIDEA), 774
Quelonios (CHELONIA), 753, **754,** 772, **773**
Queníctidos, 706
Quetas, **470, 519, 521, 528, 529, 530**
Quetodermatoideos (CHAETODERMATOIDEA), 511
Quetognatos (CHAETOGNATHA), **329,** 337, **338,** 456, 478, **479, 480**
  características, 478
  cubierta del cuerpo, 479, 482
  estructura, 479
  historia natural, 479
  sistema digestivo, 480
    nervioso, 480
    reproductor, 480
Quetonotoideos (CHAETONOTOIDEA), 452
Quetzal, 814
Quiasma, 189
  óptico, **153,** 164, **166,** 689
Quilignatos (CHILIGNATHA), 562
Quilópodos (CHILOPODA), **336,** 337, 540, **541,** 542, 543, **556,** 561
Quilostomas (CHEILOSTOMATA), 463
Quilla, 789
Quimera, 339, **684,** 690, 693
Quimeriformes (CHIMAERIFORMES), **684,** 693
Quimiorrecepción, 174
Quimiorreceptores, 173
Quimiotaxis positiva, 603
Quimo, 98
Quimógrafo, **84**
Quimotripsina, 99, **102**
Quinorrincos (KINORHYNCHA), 333, **434, 453**
  características, 452
  clasificación, 453
  historia natural, 453
Quinosternidos (KINOSTERNIDAE), 773
Quironómidos (CHIRONOMIDAE), **627,** 628
Quirópteros (CHIROPTERA), 840, **841**
Quisquillas, 585
Quiste, **349,** 355, **421**
  endógeno, **426**
  exógeno, **426**
  hidatídico, **426**
Quitina, 76, 125, **572**
Quitones, **317,** 485, **487,** 491, 492, **493**
Quitónidos (CHITONIDA), 512

Rabdítidos (RHABDITIDA), 445
Rabditinos (RHABDITINA), 445
Rabditos, 414, **415**
Rabdoma, 571, **572**
Rabdopléuridos (RHABDOPLEURIDA), 484
Rabdosoma, **179**
Rabihorcados, 809
Racofóridos (RHACOPHORIDAE), 737, 748
Racún, 848
Radiación
  adaptativa, 298
  solar, **237, 241**
Radiados (RADIATA), 331, 387-411
Radiolarios (RADIOLARIA), 77, 342, 347, **348, 349,** 371
  esqueleto, **77**
Radios, **78, 79, 81, 279,** 645, 669, 705, **789, 790,** 821, **822**
  de las aletas, **669, 697**
Rádula, 486, 487, **489, 490, 491,** 492, **493,** 496, **498, 509**
Rafídidos, **623**
Rafidiodeos (RAPHIDIODEA), 622, **623**
Raíz, 823, **831**
  motora *o* ventral, nervio, 169, **171**
  sensorial *o* dorsal, nervio, 169, **171**
Raja, 339, **684,** 693
Rálidos (RALLIDAE), 811
Rallus, 811
†*Ramapithecus,* 8
Ramoneadores, 8
Ramosia tipulifo
Rana, **167, 190, 3**
  arborícola, 748
    americana, **7**
    de California
    del Viejo Mu
    gris, 748
  australiana, 74
  bermeja, 748
  ciclo biológico,
  corazón, **116**
  cornuda, 747
  cubierta del cu
  chillona, 748
  de bosque, 748
  de las islas Sey
  de oro, 748
  de Surinam, 74
  de uñas african
  desarrollo larv
  embriología pri
  encéfalo, **167**
  espermatozoide
  esqueleto, 729
  goliat, 727
  intestino, **61**
  lengua, 739
  leopardo, **726,**
  marsupial, 748
  mugidora suda
  músculos, **82, 8**
  órganos de los
  óvulos, **190**
  patilarga, 748
  rasgos externos
  rey, 748
  sin lengua, 746
  sistema circulat
    digestivo, 73
    endocrino, 7
    excretor, 732
    nervioso, **73**
    reproductor,
    respiratorio,
    urogenital, **7**
  toro, **736,** 739,
    africana, 738
    corazón, **731**
    esqueleto, **72**
    macho, cabe
    órganos resp
    sistema nervi
  verdadera, 748
  verde común, 7
  voladora, 749
Rana, 207, 340, 7
  aurora, 740, 74
  catesbeiana, 73
  clamitans, 748
  iberica, 748
  palustris, 748
  pipiens, **726,** 7
  ridibunda, 748
  sylvatica, 748
  temporaria, 74
Ranatra, 618, **61**
Rangifer, 852
Ránidos (RANID
Ranita de San A
  fresa, 748
  meridional, 74
Ranodon, 749

ETODERMATOI-
NATHA), **329**, 337,
480
, 482
NOTOIDEA), 452
89
IA), 562
), **336**, 337, 540,
561
MATA), 463
93
RIFORMES), **684**,
CHA), 333, **434**,
RNIDAE), 773
MIDAE), **627**, 628
A), 840, **841**
91, 492, **493**
512
, 445
, 445
PLEURIDA), 484
RIDAE), 737, 748
, 387-411
), 77, 342, 347,
45, 669, 705, **789**,
0, **491**, 492, **493**,
A), 622, **623**
, 169, **171**
, 169, **171**

Rallus, 811
†*Ramapithecus,* 866
Ramoneadores, 833
Ramosia tipuliformis, 625
Rana, **167**, **190**, **317**, 340, 727, 745
  arborícola, 748
    americana, **729**
    de California, **lám. 4**
    del Viejo Mundo, 748
    gris, 748
  australiana, 747
  bermeja, 748
  ciclo biológico, **741**
  corazón, 116
  cornuda, 747
  cubierta del cuerpo, 727, **728**
  chillona, 748
  de bosque, 748
  de las islas Seychelles, 749
  de oro, 748
  de Surinam, 746
  de uñas africana, 746
  desarrollo larvario embrionario, **741**
  embriología primitiva, **199**
  encéfalo, **167**
  espermatozoides, **190**
  esqueleto, 729
  goliat, 727
  intestino, **61**
  lengua, 739
  leopardo, **726**, 728, 748
  marsupial, 748
  mugidora sudamericana, 747
  músculos, **82**, **86**, 729
  órganos de los sentidos, 734
  óvulos, **190**
  patilarga, 748
  rasgos externos, 727
  rey, 748
  sin lengua, 746
  sistema circulatorio, **112**, 730
    digestivo, 730
    endocrino, 734
    excretor, 732
    nervioso, **732**, 734
    reproductor, 734
    respiratorio, **732**
    urogenital, **733**
  toro, **736**, 739, 742, 748
    africana, 738
    corazón, **731**
    esqueleto, **729**
    macho, cabeza, **727**
    órganos respiratorios, **732**
    sistema nervioso, **733**
  verdadera, 748
  verde común, 748
  voladora, 749
Rana, 207, 340, 735, 748
  aurora, 740, 748
  catesbeiana, 739, 742, 748
  clamitans, 748
  iberica, 748
  palustris, 748
  pipiens, **726**, 748
  ridibunda, 748
  sylvatica, 748
  temporaria, 748
Ranatra, 618, **619**
Rangifer, 852
Ránidos (RANIDAE), 748
Ranita de San Antonio, 736, 748
  fresa, 748
  meridional, 748
Ranodon, 749
Ranvier, nódulos, **73**, 83
Rape, **718**
  americano, **718**
  rojizo, 718
Raphanobrassica, 306
Raquis, 787
  secundario, 787
Raquitismo, **105**
Rasahus, **619**
Rascones, 811
Raspador, **603**
Rastrillos branquiales, **699**, 701
Rata, 317, 340, **835**
  almizclera, 846
  campestre, 846
  canguro, **845**, 846
  común, 846
  de bosque, 846
  de trompa, 840
  del Viejo Mundo, 846
  doméstica, **819**
    fórmula dentaria, 830
  lunar, 840
Rathke, bolsa, 153
Ratilla, 846
Ratón, 846
  campestre, 846
  casero, 832, 846
  de mar, 531, 537
  de patas blancas, 846
  de prado, 846
  del Viejo Mundo, 846
  doméstico, 218
    fórmula dentaria, 830
  marsupial, 839
Ratonero americano, **810**
  de cola roja, **810**
Rattus, 340
  norvegicus, **819**, 846
  rattus, 846
Ray, John, 325
Rayas, 270, 339, **684**, **690**, 693, 703
  eléctricas, 691, 693
  venenosas, **684**, 691, 693
    de agua dulce, 693
Ráyidos (RAJIDAE), 693
Rayiformes (RAJIFORMES), **684**, 693
Rayos X, difracción, 55
Raza, 303, 871
Reacción
  cortical, óvulo, 193
  química, 23
Recapitulación, teoría *o* ley biogenética, 283
Receptáculos seminales, **184**, 187, **414**, 415, **424**, **498**, 499, 519, **520**, **524**, **548**, **592**, 594, **595**
Receptores, 157, **171**, **176**
  de la distensión muscular, 177
Recesivo, carácter, 211
Reciente, período, **258**, **270**, **287**, **288**, **290**, **291**
Recolector de alimento, 869
Recto, **95**, **134**, **353**, 436, **451**, **464**, **466**, **477**, **491**, 502, **503**, 509, **534**, **548**, **552**, **592**, 756, **757**, **795**, **859**, **860**, **791**, **823**, 824
Red de alimentación, 242, **243**
  nerviosa, 162
Redecilla, 832
Redi, Francesco, 183
Redia, 419, **421**
Reducción, 39
  de la competencia, 859
Redúvidos (REDUVIIDAE), 618, **619**
Reflejo(s), 603
  asociados, 171
  condicionado, 172
  en cadena, 172
  de la lactación, 155
  monosináptico, 171
  polisinápticos, 171
Refugios, 245
Regadera de Filipinas, 331
Regadrella, **376**
Regaleco, 719
Regalecus glesne, 719
Regeneración, **184**, 382, 574
Regiones zoogeográficas, 260
Registro fósil, 284, 290
Regulación en el cuerpo, 140
  hormonal, 143
  osmótica, 140
Reiformes (RHEIFORMES), 807
Reighardia sternae, 473
Reina, abejas, 597, **598**
  insectos sociales, 607
Reino(s)
  animal, **317**, 319, **320**, 331
  de organismos, características, **318**
  vegetal, 319
Relación entre dimensiones, 798
Relajación muscular, **84**
Relaxina, 153
Reloj de la muerte, 632
  evolutivo, 311
REMIZIDAE, 816
Remora, **720**, 721
Rémora, **720**
†Renánidos (RHENANIDA), 692
Renilla, 407
Renina, 98, **102**, 137
Reno, 852
Reotaxis positiva, 171, 603
Repolarización, **159**
Represión, 49, **50**
Reproducción, 10, **73**, 183-195
  abeja, 600
  ameba, 346
  aplacóforos, 494
  arañas, 549
  Ascaris, 437
  asexual, 183, **184**, 382
  bivalvos, 505, 506
  cangrejo de río, **574**
  ciclóstomos, 679
  condricties, 683
  crustáceos, 564
  elasmobranquios, 691
  equinodermos, 643
  esponjas, 381
  estrella de mar, 648
  Euglena, 351
  Helix, 499
  hidra, **395**
  hormonas, 203
  insectos, 605
  lombriz de tierra, 525
  mamiferos, 834
  Paramecium, 362
  período, 194
  quetognatos, 480
  reptiles, 767
  rotíferos, 450
  saltamontes, 597
  sanguijuelas, 535
  sexual, 184, 193, 382, 396, 400
Reptiles (REPTILIA), **134**, **167**, **281**, **317**, **339**, 340, **663**, 753-782, **754**
  actividad, 765
  alimento, 766
  audición, 766

Reptiles
  características, 753
  clasificación, 772
  coloración, 759
  cubierta del cuerpo, 758
  distribución, 764
  duración de la vida, 767
  encéfalo, **167**
  escamas, **758**
  esqueleto, 753
  evolución, 754
  excreción, 753
  fecundación, 751
  fósiles, **270, 271**, 770
  historia natural, 758, 764
  muda, 759
  reproducción, 767
  respiración, 753
  riñón, **135**
  tamaño, 755
  temperatura ambiente, 238
  venenosos, 768
  voladores, 772, 782
Resina fósil, 610
Resistencia ambiental, 252
Resorción, 136, 707
Respiración, **73, 102**, 123, **129**
  aeróbica, 42
  ameba, 345
  anaeróbica, 41
  anélidos, 517
  anfibios, 725
  anfioxos, 670
  animal, **237, 239**
  arañas, 547, 548
  artrópodos, 540
  aves, 784
  bivalvos, 503
  caracol, **124**
  celular, **44**, 124
  ciempiés, 556
  condrictíes, 683
  crustáceos, 564
  de las grasas, 45-46
  equinodermos, 639
  externa, 124
  hidra, 393
  hombre, 128
  insectos, **124**, 588, 602
  interna, 124
  lombriz de tierra, **124**, 522
  mamíferos, 819
  mecanismos, 124, **128**
  moluscos, 486, 488
  nemertinos, 431
  osteictíes, 695
  Paramecium, 360
  poliquetos, 530
  protozoos, **124**
  quelicerados, 545
  reptiles, 753
  salamandra, **124**
  sanguijuela, 534
  vegetal, **237**
  vertebrados, **124**
Respuesta, 157, 170
Restos, 875
Reticulitermes, 615, **616**
  flavipes, 616
  lucifugus, 616
Retículo
  endoplasmático, **56, 57**, 61
    liso, **61**
    rugoso, 61
  sarcoplasmático, **86, 88**
Retina, **179, 180**, 199
Retinal *o* retinaldehído, 180
Retínula, **179**, 571, **572**
Retortamonádidos (RETORTAMONADIDA), 369
Revestimiento de la boca, 732
Rezno, 629
  de las caballerías, 630
  del ganado, **627**
Rh, factor, 115
Rhabdias, 445
Rhabditis, 445
Rhabdopleura, **483**
Rhabdosphaera, 368
Rhacophorus, 748
  nigropalmatus, 749
Rhachianectes, 847
†*Rhamphorhynchus*, 782
Rhanthus, **631**
Rhea, 807
Rheobatrachus silus, 743
Rhinatrema, 751
Rhincodon, **684**
  typus, 685, 693
Rhineura floridiana, 782
Rhinobatos, **684**, 693
Rhinoceros, 851
Rhinoderma darwini, 743
Rhinodrilus fafneri, 519
Rhinophrynus dorsalis, 746
Rhizoglyphus echinopus, 553, 561
Rhizophysa, 406
Rhizostoma, 406
Rhodites, **634**, 635
Rhodnius, 146, 353, 619
Rhyacotriton, 736
  olympicus, 751
Rhynchopsitta pachyrhyncha, 813
Rhynchotus, 807
Rhytina, 851
Riboflavina, **105**
Ribonucleico, ácido, *véase* RNA
Ribosa, **37, 40**
Ribosomas, **47, 56, 59**
Ricinúcleos (RICINUCLEI), 560
Rickettsia, **608**
  akari, 560
Rinatremátidos (RHINATREMATIDAE), 751
Rincobdélidos (RHYNCHOBDELLIDA), 538
Rincocéfalos (RHYNCHOCEPHALIA), 753, **775**, 760
Rincocele, 431, **432**
Rincocelos (RHYNCHOCOELA), 333
Rincodóntidos (RHINCODONTIDAE), 693
Rinencéfalo, **163**, 164
Rinobátidos (RHINOBATIDAE), 690, 693
Rinoceronte, 851
Rinoceróntidos (RHINOCEROTIDAE), 851
Rinodermátidos (RHINODERMATIDAE), 748
Rinofrínidos (RHINOPHRYNIDAE), 746
Riñón, **95, 102, 119, 121, 132, 134, 136, 137, 170, 184, 498, 503**, 504, **509**, 510, **671**, 672, 675, **676**, 678, **687, 697**, 701, 732, **733, 757, 791**, 793, **795, 823, 825**
  anfibios, **135**
  aves, **135**
  concentración de orina, **138**
  corteza, 135
  función, 135
  hombre, **137**
  mamíferos, **135**
  medula, 135
  mesonéfrico, 688
  peces, **135**
  reptiles, **135**
  vertebrados, 133
†Ripidistios (RHIPIDISTIA), 711, 712
Ritmo metabólico basal, 103
Rizocéfalos (RHIZOCEPHALA), 582, 584
Rizomastígidos (RHIZOMASTIGIDA), 369
Rizópodos (RHIZOPODA), 330, 370
Rizostomas (RHIZOSTOMAE), 400, 406
RNA, 36, **37**, 46-49, 59, 191, 309
  mensajero (RNA*m*), 47, **48**, 144
  polimerasa, 47, 144
  ribosómico (RNA*r*), 47
  transmisor (RNA*t*), 47, **48**
Robin americano, **785**
Rodilla, **729**
Roedores (RODENTIA), **241, 830, 831, 845**
Romalea microptera, 589, 614
Rombágenos, 457
Rombencéfalo (cerebro posterior), **163**, 164, 199
Ropalio, 398
Rossia, 515
Rostelo, 423, **424**
Rotación, **596**
Rotaria, **349, 449**, 450
  neptunius, 449
Rotatorios (ROTATORIA), 333, 450
Rotifer, 450
Rotíferos (ROTIFERA), **77, 317, 329, 333**, 434, **448, 449**
  características, 447
  ciclo biológico, **450**
  clasificación, 450
  cubierta del cuerpo, 448
  esqueleto, **77**
  estructura, 448
  fase partenogenética, **451**
    sexual, **451**
  función, 448
  historia natural, 449
  reproducción, 450
  sistema digestivo, 447-**448**
    excretor, 448
Rótula, 81, **789**, 790, 821, **822**
Rudimentos alares, **596, 616**
Ruiseñores, 816
Rumiantes (RUMIANTIA), 852

Sábalo, 706
Sabellaria, 532, **536**, 537
Sabores, 174
Sacarosa, **29**
Saccofaríngidos (SACCOPHARYNGIDAE), 715
Saccoglossus, **481, 482**, 483, 484
  kowalevski, 481
  pusillus, 481
Saccopharynx, 715
Sacculina, 283, 582, 584
Saco(s)
  abdominal, **792**
  aéreos, 126, **593, 793**
  axilar, **792**
  branquial, **666**, 667, 679
  branquiocárdicos, 570
  celómico, 492
  cervicales, **792**
  copulador, 415
  del dardo, 499
  del veneno, 599
  interclavicular, **792**
  intermedios, **792**
  linfático subvertebral, 731
  olfatorios, 678
  ovífero, **524, 545**
Saco(s)
  pulmonar, 547
  radular, 489,
  setígero, **470**
  subescapular,
  tentacular, **41**
  vitelino, **201**,
Sacoglosos (SAC
Sacro, **859, 860**
Sáculo, **178**
Sagitta, 187, 337
Sagittaria lorica
Saimiris, 842
Saissetia oleae, 6
Sal, 23, 136
Salamandra, **93**,
  662, 735,
  arborícola de
  asiática de die
  cavernícola, 7
  común, 750
  de dos rayas, 7
  de Monterrey,
  de Siberia, 749
  espermatozoid
  europea, 743
  gigante, 727, 7
    del Japón, 7
    norteameric
  lengua, **739**
  marmórea, 75
  mejicana, 727
  negra de los A
  oscura, 751
  óvulos, **190**
  respiración, **1**
  roja *del Norte*,
  sin pulmones,
  tigrada, 304, 7
Salamandra
  atra, 750
  salamandra, 7
Salamándridos (
  750
Salamandroideos
Salamanquesa, 7
  común, 775
  rosada, 776
Salenoideos (SA
Sales
  biliares, **102**
  inorgánicas, 2
  yodadas, 104
Saliva, 96
Salmincola, 584
Salmo, 339
  clarkii, 716
  gairdneri, 716
  salar, 716
  trutta, 716
Salmón, **299**, 33
  blanco, 717
  del Atlántico,
  del Pacífico, 7
Salmónidos (SA
Salmoniformes (
Salmopercas (SA
Salpa, 194, 338,
Salpas, **668, 669**,
Sálpidos (SALPI
Salpingoeca, 369
Salsola kali, 878
Saltadores (SAL
Saltamontes, 33
  609, 613,

A), 711, 712
, 103
HALA), 582, 584
MASTIGIDA), 369
A), 330, 370
MAE), 400, 406
191, 309
17, **48**, 144
17
7, **48**
241, **830**, **831**, **845**
39, 614
posterior), **163**, 164,
A), 333, 450
, **77**, **317**, **329**, **333**,
148
451
7-448
21, **822**
, **616**
A), 852
7
OPHARYNGIDAE),
483, 484
4
679
0
l, 731

Saco(s)
  pulmonar, 547, **548**
  radular, 489, **490**
  setígero, **470**
  subescapular, **792**
  tentacular, **410**
  vitelino, **201**, **202**, **742**
Sacoglosos (SACOGLOSSA), 497, **513**, 514,
Sacro, **859**, **860**
Sáculo, **178**
Sagitta, 187, 337, 478, **479**, **480**
Sagittaria loricata, 244
Saimiris, 842
Saissetia oleae, 621
Sal, 23, 136
Salamandra, **93**, **124**, **190**, **280**, **317**, 340, **662**, 735, 750
  arborícola de California, 751
  asiática de dientes angulosos, 749
  cavernícola, 751
  común, 750
  de dos rayas, 751
  de Monterrey, **lám. 4**
  de Siberia, 749
  espermatozoides, **190**
  europea, 743
  gigante, 727, 749
    del Japón, 749
    norteamericana, 736, 743, **749**
  lengua, **739**
  marmórea, 750
  mejicana, 727
  negra de los Alpes, 750
  oscura, 751
  óvulos, **190**
  respiración, **124**
  roja del Norte, 751
  sin pulmones, 751
  tigrada, 304, **726**, **736**, 743, 750
Salamandra
  atra, 750
  salamandra, 743, 750
Salamándridos (SALAMANDRIDAE), **740**, 750
Salamandroideos (SALAMANDROIDEA), 750
Salamanquesa, 775
  común, 775
  rosada, 776
Salenoideos (SALENOIDEA), 658
Sales
  biliares, **102**
  inorgánicas, 27
  yodadas, 104
Saliva, 96
Salmincola, 584
Salmo, 339
  clarkii, 716
  gairdneri, 716
  salar, 716
  trutta, 716
Salmón, **299**, 339, 706, 715, 716
  blanco, 717
  del Atlántico, 716
  del Pacífico, 716
Salmónidos (SALMONIDAE), 715
Salmoniformes (SALMONIFORMES), 715
Salmopercas (SALMOPERCAE), 717
Salpa, 194, 338, 411, 668, 673
Salpas, **668**, **669**, 673
Sálpidos (SALPIDA), 673
Salpingoeca, 369
Salsola kali, 878
Saltadores (SALIENTIA), 745
Saltamontes, 337, **540**, **589**, **590**, **592**, **603**, **609**, 613, **614**
  cubierta del cuerpo, 589
  de antenas largas, 614
  de las Montañas Rocosas, 614
  de patas rojas, 614
  desarrollo, **596**
  excreción, **132**
  historia natural, 594
  huevos, **595**
  músculos, 591
  ninfas, 595
  órganos de los sentidos, 594
  rasgos externos, 589, **590**
  reproducción, 597
  sistema circulatorio, 592
    digestivo, **592**
    excretor, 593
    nervioso, 593, **594**
    reproductor, 594
    respiratorio, **593**
Saltarines, **609**, 611
Saltícidos (SALTICIDAE), 559
Salticus, **545**, 549
  scenicus, 559
†*Saltoposuchus,* 782
Salvelinus fontinalis, 716
Sangre, **102**, 109, 111, **117**, **127**, **137**, 522, 700
  coagulación, 113
  función respiratoria, 130
  funciones, 113
  hombre, **112**
Sanguijuela, **317**, 335, 533, 538
  cubierta del cuerpo, 534
  de agua dulce, **535**
  del caballo, 538
  estructura, 533
  excreción, 534
  historia natural, 534
  medicinal, **534**, **535**, 538
  sistema circulatorio, 534
    muscular, 534
    nervioso, 534
    reproductor, 534, 535
Sanguívoros, 833
Sanninoidea exitiosa, 625
Santateresa, **614**
Saperda candida, 633
Saperda del manzano, 633
Sapígidos, 612
Sapillos pintojos, 746
Sapo(s), 735, 736, 737, 745
  americano, 747
  boquiestrechos, 747
  común, 747
  cornudos, 776, **777**
  corredor, 747
  de Cuba, 727
  de espuelas, 742, 746
  de vientre de fuego, 746
    rojo, 744
  excavador mejicano, 746
  locomoción, **83**
  marino, 742, 744
  partero, 746
    ibérico, 746
  verdaderos, 747
  verde, 747
Saprofítica, nutrición, 342, 351
Saprófitos, **243**, **244**
Saprozoica, nutrición, 342
Sarcodarios, 78
Sarcodinos (SARCODINA), **317**, 330, **331**, **342**, **349**, 370
Sarcofágidos (SARCOPHAGIDAE), **627**, 629
Sarcolema, 71
Sarcomastigóforos (SARCOMASTIGOPHORA), 330, 342, 349, 368
Sarcómero, **86**
Sarcophaga, 595, **627**, 629
Sarcophilus, 839
Sarcopterigios (SARCOPTERYGII), **711**, 712
Sarcoptes, 336, **551**
  scabiei, 553, 561
Sarcoptiformes (SARCOPTIFORMES), 561
Sardina
  de España e Italia, 715
  del Pacífico, 715
Sardinia, 715
Sardinops sagax, 715
Sartorio, **81**
Satúrnidos (SATURNIDAE), 625
Saurios (SAURIA), 775
†Saurisquios (SAURISCHIA), 782
Sauromalus, 776
†*Sauropleura,* 745
†Sauropodomorfos (SAUROPODOMORPHA), 782
†Saurópodos, 782
†Sauropterigios (SAUROPTERYGIA), 774
Saxicuva, 515
Saxidonius, 515
Scalopus, 840
Scapanus, 840, **841**
Scaphiopus, 737, 742, 747
Scaphirhynchus platorhynchus, 714
Scarabaeus sacer, 632
Scaridium, **449**
Sceliphron, 636
Sceloporus, 340, **754**, 767, 776
  jarrovi, **lám. 3**
  undulatus, 776
Scirtothrips citri, 622
Sciurus, 845
  carolinensis, 246
Scolecomorphus, 751
Scolia, 636
Scolopendra, 337, 561
  gigantea, 546
Scolops, **620**, 621
Scolytus, **608**
  rugolosus, 633
Scomber, **696**
  scombrus, **721**
Scomberesox, 718
Scrippsia, **397**
Scutigera, 556, 561
Scutigerella, 337, **557**
  immaculata, 562
†*Scutosaurus,* 772
Scyllium, 685
Scypha, 331, **376**, **378**, **379**, 381, 382, 385
Schistocerca americana, **614**
Schistosoma, 423, 428
  haematobium, **422**
  japonicum, 422
  mansoni, 422
Schizamminia, **350**
Schleiden, M. J., 52
Schwann, células, 72, **73**
Schwann, Theodor, 52
Sebastes, 720
Secernénteos (SECERNENTEA), 445
Secreción, 707
Secretina, **100**, 150
Seda de las arañas, 549
Sedentarios (SEDENTARIA), 249, 528, 532, **536**, 537
Segestria, 549
Segmentación, 195, **196**, **198**, 323, **575**, **596**, **649**, **741**, **742**

- Segmentación
  - cavidad, **526**
  - determinada, 204
  - espiral, **321**
  - indeterminada, 204, 321
  - meroblástica, 753
  - radial, **321**
- Segregación, 190
  - ecológica, **269**
- *Seison nebaliae,* 450
- Seisonáceos (SEISONACEA), 450
- *Selasphorus rufus,* 814
- Selección
  - artificial, 227, 294
  - direccional, 297
  - disruptiva, 297
  - estabilizadora, 297
  - natural, 293, 294, **302**
    - teoría, 292
    - y cambios genéticos, 296
- Semejanza protectora, 299, **300**
- Semeostomas (SEMAEOSTOMAE), **388,** 406
- †Semionótidos, 711
- Semionotiformes (SEMIONOTIFORMES), **714**
- *Semnoderes,* 453
- Seno
  - carotídeo, 731
  - dorsal, **446**
  - esfenoidal, **175**
  - esternal, 570
  - frontal, **175**
  - lateral, **446, 570**
  - paleal, **466**
  - pericárdico, 569
  - periintestinal, **470**
  - urogenital, 678, 701, **835**
  - venoso, **119, 689,** 700, 730, **731,** 757
- Sensorio, **458**
- Señales (marcas) de reconocimiento, 300
- *Sepia,* **287, 509,** 511, 515
- Septibranquios (SEPTIBRANCHIA), 501, 515
- Septo, **401,** 466, 520, 529, 687
  - interauricular, **731**
  - oblicuo, 792
- Seres vivos, 10-11
  - composición química, 11
  - crecimiento, 10
  - e inertes, comparación, 10, **12**
  - forma, 11
  - irritabilidad, 10
  - metabolismo, 10
  - reproducción, 10
  - tamaño, 11
- Serie, 255
- Seriados (SERIATA), 428
- Serosa, **66, 98, 596**
- Serpiente(s) (SERPENTES), **271, 317,** 761, 775, 778
  - acuáticas, **754**
  - alimentación, 763
  - boas, 767
  - cabeza de cobre, 769
  - ciegas, 781
  - cobra, 769
  - combate, **765**
  - comedoras de caracoles, 780
    - de huevos, 780
  - comunes, 780
  - coralina, 780
  - de agua americana, 340
  - de cascabel, **65, 769,** 770, 781
  - de cola de escudo, 780
    - de látigo, 767
  - de coral, 769, 780
  - de goma, **779**
  - de vidrio de los Balcanes, 778
    - oriental, 778
  - escamas, **761**
  - esqueleto, 762
  - gófer, 780
  - locomoción, 762, **763**
  - marinas, 780
  - mocasín, 769, 781
  - pitón, rasgos esqueléticos, **764**
  - relaciones con el hombre, 768
  - rey, **765,** 766, 767
  - toro, **780**
  - venenosas, 769
    - terrestres, 780
- *Serpula,* 532, **536,** 537
  - *vermicularis,* **529**
- Serpúlidos, **531**
- *Serrasalmus,* 716
- Serreta grande, **809**
- *Sertularia,* 405
- Sesia, **624**
  - del grosellero, 625
  - del melocotonero, 625
- Sésidos (SESIIDAE), 625
- †*Seymouria,* 745
- Sexo(s), 185, 324
  - hombre, genética, **219**
  - inversión, 220
  - proporción, 195
  - y herencia, 219
- *Shinisaurus,* 778
- Siálidos, **623**
- *Sialis,* 622, **623**
- Siamang, 842
- *Sibbaldia,* 847
- *Sibekia,* 473
- *Siboglinum,* 336, **475,** 476
- Siconoide, 378
- *Siderastrea,* 407
- Sifón, **504,** 508, **509, 510, 652**
  - exhalante, **501,** 502, **503, 666**
  - inhalante, **501,** 502, **503, 666**
- Sifonápteros (SIPHONAPTERA), **608, 609,** 630
- Sifonóforos (SIPHONOPHORA), **388,** 398, 406
- Sifonoglifo, **401**
- Sifúnculo, **510,** 511
- *Sigara,* 618
- *Sigmodon,* 846
- Sílfidos (SILPHIDAE), **631**
- Silicoflagélidos (SILICOFLAGELLIDA), 368
- Sílidos, 532
- *Silpha,* **631**
- Silúrico, **270, 271**
- Siluriformes (SILURIFORMES), **717**
- Silvio, acueducto, **163,** 164
- Simbiosis, 248
- Simetría
  - aboral, **323**
  - bilateral, **323,** 412
  - esférica, 323
  - oral, **323**
  - radial, **323**
- †Simetrodontos (SYMMETRODONTA), 838
- *Simia,* 625
- Simpátrica, 303, 304
- Simúlidos (SIMULIDAE), **627,** 628
- *Simulium,* 371, **627,** 628
  - *pecuarum,* 628
- †Sinápsidos (SYNAPSIDA), 774
- Sinapsis, 158, **171,** 189
- Sinbranquiformes (SYNBRANCHIFORMES), 719
- Sincáridos (SYNCARIDA), 584
- Sindactilia, **232**
- Sinentognatos (SYNENTOGNATHI), 718
- Sínfilos (SYMPHYLA), 337, 543, **557,** 562, 588
- Sínfitos (SYMPHYTA), 634
- Singnátidos (SYNGNATHIDAE), 719
- Sinodóntidos (SYNODONTIDAE), 708
- Sinsacro, 789
- Síntesis proteica, 46-49, **48**
- Sipuncúlidos, **470**
  - características, 469
  - historia natural, 469
  - sistema digestivo, 470
- Sipunculoideos (SIPUNCULOIDEA), **456**
- Sipúnculos (SIPUNCULA), 335, 469
- *Sipunculus,* **470**
- *Siren,* 736, 744, 750
  - *lacertina,* 750
- Sirénidos (SIRENIDAE), 749
- Sirenios (SIRENIA), 850
- Sirenoideos (SIRENOIDEA), 749
- *Sirex,* **634**
- Sírfidos (SIRPHIDAE), **627, 629**
- Sírices, **634**
- Sirícidos (SIRICIDAE), **634**
- Siringe, **791,** 792
- Sisíridos (SISYRIDAE), 623
- Sistema(s)
  - circulatorio, 74, 109-122
    - anélidos, 517
    - anfioxos, 670
    - artrópodos, **110,** 540
    - ascidia, 665, 667
    - bivalvos, 503
    - caimán, 757
    - cangrejo de río, **570**
    - cefalópodos, 507, 510
    - ciempiés, 556
    - cordados, 662, 665
    - crustáceos, 565
    - equiúridos, 471
    - forónidos, 464
    - gallina doméstica, 792
    - *Helix,* 498
    - hemicordados, 481, 482
    - hombre, **121**
    - insectos, 588
    - integración, 120
    - invertebrados, 109
    - lamprea, 677
    - lombriz de tierra, **110,** 111, **522**
    - mamíferos, 818, 824
    - moluscos, 486, 489
    - nemertino, **110,** 431
    - *Neopilina,* 492
    - perca amarilla, 700
    - *Peripatus,* 477
    - pogonóforos, 476
    - poliplacóforos, 492
    - poliquetos, 530
    - rana, **112,** 730
    - saltamontes, 592
    - sanguijuela, 534
    - *Squalus,* 687
    - tunicado, **110**
    - vertebrados, **110,** 111, 672
    - y espacios interorgánicos, relaciones, **110**
  - de la línea lateral, 701
  - de órganos, 73 sigs.
  - digestivo, 74, 92-101
    - ameba, **93**
    - anfioxos, 670
    - aplacóforos, 494
    - arañas, 546, 547
- Sistema(s) digest
    - artrópodos,
    - *Ascaris,* 436
    - ascidia, 665,
    - aves, 791
    - bivalvos, 50
    - braquiópod
    - briozoos, 46
    - caimán, 756
    - cangrejo de
    - cefalópodos
    - ciempiés, 55
    - cohombros
    - duela del hí
    - entoproctos
    - equiúridos,
    - erizos de ma
    - estrella de
    - gastrotricos
    - gato domést
    - gnatostomú
    - *Helix,* 500
    - hidra, **93**
    - hombre, **95**
    - insectos, 58
    - invertebrad
    - lamprea, 67
    - lombriz de
    - poliquetos,
    - mamíferos,
    - moluscos, 4
    - nemertinos,
    - *Neopilina,* 4
    - paramecio,
    - perca amari
    - *Peripatus,* 4
    - planaria, **93**
    - poliplacófo
    - quetognato
    - rana, 730
    - saltamontes
    - sipuncúlido
    - *Squalus,* 68
    - trematodos,
    - vertebrados
  - endocrino, 74
    - crustáceos,
    - insectos, **14**
    - rana, 734
  - esquelético, 7
  - excretor, 74, 1
    - anélidos, 51
    - anfioxos, 6
    - arañas, 546
    - *Ascaris,* 43
    - aves, 784
    - caimán, 75
    - cangrejo de
    - cefalópodo
    - crustáceos,
    - duela del hi
    - forónidos,
    - gallina dom
    - gastrotricos
    - gato domés
    - gnatostomú
    - hombre, **13**
    - lamprea, 67
    - lombriz de
    - nematodos,
    - *Neopilina,*
    - perca amar
    - *Peripatus,*
    - planaria, 41
    - poliplacófo

NATHI), 718
7, 543, **557**, 562,
)AE), 719
IDAE), 708
.OIDEA), 456
335, 469
9
, 749
, **629**
)
2
82
, 111, **522**
, 672
ánicos, relaciones,

Sistema(s) digestivo
    artrópodos, 540
    Ascaris, 436
    ascidia, 665, 666
    aves, 791
    bivalvos, 501, 502
    braquiópodos, 466
    briozoos, 461
    caimán, 756
    cangrejo de río, 568
    cefalópodos, 509
    ciempiés, 556
    cohombros de mar, 653
    duela del hígado del cordero, **420**
    entoproctos, 468
    equiúridos, 471
    erizos de mar, 652
    estrella de mar, 647
    gastrotricos, 451
    gato doméstico, 823
    gnatostomúlidos, 458
    Helix, 500
    hidra, **93**
    hombre, **95**
    insectos, 588, 602
    invertebrados, 93
    lamprea, 677
    lombriz de tierra, **93**, 521
    poliquetos, 530
    mamíferos, 823, 830
    moluscos, 486, 488
    nemertinos, 431
    Neopilina, 491
    paramecio, **93**
    perca amarilla, 699
    Peripatus, 477
    planaria, **93**, 414
    poliplacóforos, 492
    quetognatos, 480
    rana, 730
    saltamontes, **592**
    sipuncúlidos, 470
    Squalus, 686
    trematodos, 420
    vertebrados, **94**, 672
  endocrino, 74
    crustáceos, **145**
    insectos, **145**
    rana, 734
  esquelético, 74
  excretor, 74, 131-140, 200
    anélidos, 517
    anfioxos, 671
    arañas, 546, 548
    Ascaris, 436
    aves, 784
    caimán, 757
    cangrejo de río, 570
    cefalópodos, 510
    crustáceos, 565
    duela del hígado del cordero, **420**
    forónidos, 464
    gallina doméstica, 793
    gastrotricos, 451
    gato doméstico, **185**, 825
    gnatostomúlidos, 458
    hombre, **136**
    lamprea, 678
    lombriz de tierra, **133**, 522
    nematodos, 439
    Neopilina, 491
    perca amarilla, 701
    Peripatus, 477
    planaria, 414, **415**
    poliplacóforos, 492
    rana, 732
    rotíferos, 448
    saltamontes, 593
    Squalus, 688
    trematodos, **420**
    vertebrados, 672
  lagunar, 570
  límbico, 168
  linfático, 115, 731
  muscular, 74, 82-90
    anfibios, 735
    aves, 790
    caimán, 756
    gato doméstico, 821
    hombre, 858
    invertebrados, 82
    lamprea, 677
    perca amarilla, 699
    rana, 729
    sanguijuela, 534
    Squalus, 686
    vertebrados, 83
  nervioso, 74, 157-173
    anélidos, **158**, 518
    anfioxos, 671
    aplacóforos, 494
    arañas, 547, 548
    artrópodos, **158**, 540, 543
    ascidia, 665, 667
    autónomo, 163, 169, **170**
    bivalvos, 504
    caimán, 757
    cangrejo de río, 570, **571**
    central, **100**, 163, 482
    crustáceos, 565
    equinodermo, **158**, 639, 642
    estrella de mar, 647
    gallina doméstica, 794
    gato doméstico, 825
    gnatostomúlidos, 458
    hemicordados, 481, 482
    hidroide, 158
    hombre, 858
    insectos, 588, 602
    invertebrados, 162
    lamprea, 678
    lombriz de tierra, **523**
    molusco, **158**, 486
    nemertino, 431
    Neopilina, 491
    parasimpático, 169
    perca amarilla, 701
    periférico, 163
    Peripatus, 477
    planaria, 414
    platelminto, **158**
    pogonóforos, 476
    poliplacóforos, 493
    poliquetos, 530
    quelicerados, 545
    quetognatos, 480
    rana, 734
    saltamontes, 593, **594**
    sanguijuela, 534
    simpático, **169**, 594, 689, 825
    tunicados, **666**
    vertebrado, **158**, 163, 665, 672
  perihemático *o* perihemal, 642, 647
  porta hepático, 731, 792, 824
    renal, 731
  reproductor, 74, **185**, **186**
    acantocéfalos, 455
    anélidos, 518
    anfibios, 740
    anfioxos, 671
    arañas, 547, 548
    artrópodos, 540, 543
    Ascaris, 437
    ascidia, 667
    aves, 785, 803
    bivalvos, 504
    braquiópodos, 466
    caimán, 758
    cangrejo de río, 572
    cefalópodos, 510
    ciempiés, 556
    cordados, 661
    duela del hígado del cordero, **420**
    equinodermos, 640, 643
    estrella de mar, 647
    femenino, 186
    gallina doméstica, 795
    gastrotricos, 452
    gato, **185**, 203
    gnastostomúlidos, 458
    Helix, 499
    hemicordados, 481, 482
    hombre, 860
    insectos, 588, **595**
    lamprea, 678
    lombriz de tierra, **185**, **524**
    mamíferos, 819, 825
    masculino, 185
    moluscos, 486, 489
    nematodos, 439
    nemertinos, 432
    Neopilina, 492
    osteictíes, 696
    peces, 709
    perca amarilla, 702
    Peripatus, 477
    planaria, 415
    pogonóforos, 476
    poliplacóforos, 492, 493
    poliquetos, 530
    quelicerados, 546
    rana, 734
    saltamontes, 594
    sanguijuela, 534
    Squalus, **689**
    vertebrados, 672
  respiratorio, 74, **102**, 123-131
    anfibios, 735
    caimán, 757
    cangrejo de río, 570
    cordados, 665
    gallina doméstica, 792
    gato doméstico, 824
    Helix, 498
    hombre, 126, **127**
    lamprea, 677
    peces, **700**
    perca amarilla, 700
    rana, 732
    saltamontes, **593**
    Squalus, 688
  urogenital, **134**, 135. *Véanse también* Sistema excretor; Sistema reproductor
  vascular acuífero *o* acuoso, 642, 646, **647**, 652, 653
  venoso, 687, 824
Sístole, 117
Sistrurus, 781
Sisyra, 623
Sitaris, 632
Sitophilus granarius, 633
Sitotroga cerealella, 625
SITTIDAE, 816
Smerinthus ocellatus, 300
Sminthillus, 742

Sminthillus
  limbatus, 727
Sminthopsis, 839
Sminthurus hortensis, 611
Smog, 879
Sociedades, 249
  de vertebrados, 250
Sol, 24, **237**
Solaster, **640,** 659
Solenogaster, 485
Solenogastro, **494,** 511
Solenoglifos, 781
Solenomiáceos (SOLENOMYACEA), 515
Solenomya, 515
Solenopsis germinata, 635
Solífugos (SOLIFUGAE), 559
Solitarios, animales, 249
Solmaris, 406
Solpúgidos (SOLPUGIDA), **545,** 546, 551, 558, 559
Solución, 24, 25
  hipertónica, 25
  hipotónica, 25
  isotónica, 25
†*Sollasina,* 658
Somasteroideos (SOMASTEROIDEA), 659
Somatoplasma, 187
Somatotropina, 79, 154
Somito, **200, 205,** 324, 519, **528,** 529, 566, **742**
Somormujos, 808
Sooglósidos (SOOGLOSSIDAE), 749
Sooglossus, 749
Sordomudez, **232**
Sorex, 840, **841**
Sorícidos (SORICIDAE), 840
Spadella, 478
Spalloplana, 428
Spatangus, 651, 658
Spathebothrium, 429
Spemann, Hans, 205
Speotyto cunicularia, 813
Spermophilus, 845
Sphaerella, **352**
Sphaerodactylus, 755, 767, 776
Sphaeromyxa, 372
Sphaerophrya, 367, 372
Sphaerophthalma, **634**
Sphaerothuria, 657
Sphaerozoum, 371
Sphecius, **634**
Sphenodon, 261, 340, 760
  punctatum, 753, **775**
Sphex, 636
Sphinx chersis, 625
Sphyraena barracuda, 721
Sphyranura, 419
  osteri, **422**
Sphyrapicus, 815
Sphyrna, **684,** 691
  zygaena, 693
Spilogale, 848
Spinturnix, 560
Spirobolus, **557,** 562
Spirobranchus, **lám. 1**
Spirochona, 372
Spirochaeta recurrentis, 560
Spirogyra, 107
Spiroloculina, **350**
Spirorbis, 537
Spirostomum, 342, **367,** 373
Spirula, 515
Spongia, 331, **376,** 385
Spongilla, 331, 385
  fragilis, 383
  lacustris, 383
Squalus, 339, **684,** 685
  acanthias, **684, 687,** 693
  celoma, 687
  cubierta del cuerpo, 685
  encéfalo, **689**
  esqueleto, 686
  glándulas endocrinas, 688
  intestino, **687**
  órganos de los sentidos, 689
  rasgos externos, 685
  sistema circulatorio, 687
    digestivo, 686
    excretor, 688
    muscular, 686
    nervioso, 688, **689**
    reproductor, **689**
    respiratorio, 687
Squatina, **684,** 693
Squilla, **576,** 585
Stagmomantis carolina, 614
Stagnicola bulimoides, 421
Staphylinus, **631**
Staurojoenina, 370
Staurotypus, 773
Steatornis, 794
Stegobium paniceum, 632
†*Stegodon,* 289, **290, 291**
Stegolophodon, **291**
Stegomyia, 628
†*Stegosaurus,* **771**
Stellula, **814**
Stentor, 359, 366, **367,** 372, 373
Stephanasterias, 659
Sterna, 812
Sternotherus, 773
Stichocotyle, 428
Stichopus, 654, 657
Stiliger, 514
Stomoxys calcitrans, 629
Streptopelia turtur, 812
Striaria, 562
Strobilidium, 373
†*Stromatocystites,* 657
†*Stromatopora,* 386, 404
Stromatospongia, 386
Strombus, 497
Strongylocentrotus, 338, **640, 651,** 658
Strongyloides, 445
Strongylura, 718
Struthio, 340
  camelus, 807
Strymon melinus, 627
STURNIDAE, 816
Sturnus vulgaris, 262
Styela, 673
Stylanthea, 405
Stylaroides, **536**
Stylatula, **388,** 407
†*Stylinodon,* 843
Stylochus, 428
Stylonychia, **367,** 373
Stylops, **633**
Suberites, 384, 385, 577
  ficus, 382
Subespecie, 303, 319
Sublitoral, 264
Submentón, **590**
Submucosa, **98**
Substancia
  blanca, 168, **169, 171**
  de umbral bajo, 137
    elevado, 137
  gris, 168, **169, 171**
  radiactiva, 883
  tope, 26
Substrato, enzima, 34, **36**
Succínico, ácido, **43**
Sucesión ecológica
  primaria, 255
  secundaria, 255
Suctores (SUCTORIA), 367, 372
Suctóridos (SUCTORIDA), 372
Sudor, **102,** 140
Suelo
  degradación y pérdida, 876
  naturaleza química, 266
  sucesión en la formación, **256**
  textura física, 266
Suidos (SUIDAE), 851
Suiformes (SUIFORMES), 851
Sula, 809
Súlidos (SULIDAE), 809
Superficie
  aboral, 643, 645
  oral, 643, 645
Supergenes, 302
Supervivencia de los más aptos, 293
Supracoracoideo, 790
Supraescápula, **729, 738**
Surco
  ambulacral, **645, 646**
  cervical, **566**
  conductor del alimento, **503, 505**
  hiperbranquial, 670
  oral, 93
  ovígero, 594
  paleal, **493**
  parabranquial, **482**
  ventral, **475, 494**
Surfactante pulmonar, 128
Surucucú, 781
Sus scrofa, 851
Suspensión, 24
Sustrato físico, 236
Suturas, 821
Sycon, **379**
SYLVIIDAE, 816
Sylvilagus, 835, 844
Syllis, 532, 537
  racemosa, 533
Sympetrum, 612
Symphalangus, 842
Symphurus, 721
Synchaeta, **449**
Synapta maculata, 643
Synbranchus, **720**
Syngamus, 527
  trachea, 445
    ciclo biológico, 440
Syngnathus, 719
Synodus, 706
Synura uvella, 368
Syrinx aruanus, 491
Syrphus, **627,** 629

2,3,5-T, 881
Tabánidos (TABANIDAE), **627,** 629
Tábano, **627,** 629
Tabanus, 353, **627,** 629
Tabla periódica, elementos químicos, **21**
†Tabulados, 404
Tacto, 174, 176, 571
Tachina, **627**
Tachyglossus, 838
  aculeatus, 838
Tachypleus, 558
Tadarida brasiliensis, 841
Taenia, 333, 429
  pisiformis, 426
Taenia
  saginata, **426**
  solium, 423, 4
†*Taeniolabis,* 838
Tagelus, **506,** 51
Tagmas, 324, 56
Tagmatización, 3
Taladraostras, 4
Taladro
  amarillo de los
  rojo de los tro
Tálamo, **166, 16**
Taliáceos (THAL
Talón, **729**
Tálpidos (TALPI
Tamias, 845
Tamiasciurus, **84**
Tamoya, 406
Tanaidáceos (TA
Tanais, 585
tángaras, 816
Tantila, 780
Tantilla, 780
Tanytarsus, 257
Tapayas, 776
Tapir, 851
Tapíridos (TAPI
Tapirus, 851
Tapón vitelino, **1**
Taquínidos (TAC
Tarantula, 561
Tarántula, **545,**
  americana, 55
  de Egipto, 559
Tardígrados (TA
  características,
  clasificación, 4
Tarentola mauri
Taricatoxina, 74
Taricha, 299, 71
  rivularis, 739,
  torosa, **740,** 7
Tarpon atlanticu
Tarpones, 714
Tarsero, 842
  de las Célebes,
Tarsianos, **78, 81**
Társidos (TARSI
Tarsiformes (TA
Tarsius, 842
Tarso, **82, 549, 5**
Tarsometatarso,
Tartaruga, 774
Tayassu tajacu,
Tayasuidos (TA
Taxidea, 848
  taxus, **848**
Taxis, 171, 603
Taxodontos (TA
Taxonomía, 10
  numérica, 326
  o zoología sist
Taxonomistas bi
Tealia, **lám. 1**
Tecanefrios (TH
†Tecodontos (TH
Tecosomas (TH
Tectum, 164, **16**
Tegenaria, 549
  agilis, 559
Tegula, 497, **500**
Tegumento, 74,
    ta del cue
Tejedores, 616
Tejido(s), 65-73

Taenia
  saginata, **426**
  solium, 423, **424, 426**
†*Taeniolabis*, 838
Tagelus, **506**, 515
Tagmas, 324, 565
Tagmatización, 324, 518
Taladraostras, 497, 513
Taladro
  amarillo de los troncos, **624**, 625
  rojo de los troncos, 625
Tálamo, **166, 168**
Taliáceos (THALIACEA), 338, **663, 668**, 673
Talón, **729**
Tálpidos (TALPIDAE), 840
Tamias, 845
Tamiasciurus, **845**
Tamoya, 406
Tanaidáceos (TANAIDACEA), 585
Tanais, 585
tángaras, 816
Tantila, 780
Tantilla, 780
Tanytarsus, 257
Tapayas, 776
Tapir, 851
Tapíridos (TAPIRIDAE), 851
Tapirus, 851
Tapón vitelino, **199, 742**
Taquínidos (TACHINIDAE), **627, 629**
Tarantula, 561
Tarántula, **545**, 559
  americana, 559
  de Egipto, 559
Tardígrados (TARDIGRADA), 337, 456, **473**
  características, 474
  clasificación, 474
Tarentola mauritanica, 776
Taricatoxina, 740
Taricha, 299, 710, 735
  rivularis, 739, 744
  torosa, **740**, 750
Tarpon atlanticus, 706
Tarpones, 714
Tarsero, 842
  de las Célebes, 842
Tarsianos, **78, 81**, 821, **822**
Társidos (TARSIDAE), 842
Tarsiformes (TARSIIFORMES), 842
Tarsius, 842
Tarso, **82, 549, 590**, 591, **729**
Tarsometatarso, **789**, 790
Tartaruga, 774
Tayassu tajacu, 852
Tayasuidos (TAYASSUIDAE), 851
Taxidea, 848
  taxus, **848**
Taxis, 171, 603
Taxodontos (TAXODONTA), 515
Taxonomía, 10
  numérica, 326
  o zoología sistemática, 315
Taxonomistas biosistemáticos, 326
Tealia, **lám. 1**
Tecanefrios (THECANEPHRIA), 476
†Tecodontos (THECODONTIA), 782
Tecosomas (THECOSOMATA), **513**, 514
Tectum, 164, **166**
Tegenaria, 549
  agilis, 559
Tegula, 497, **500**
Tegumento, 74, 76. *Véase también* Cubierta del cuerpo
Tejedores, 616
Tejido(s), 65-73
  adiposo (graso), 69, **77**
  conjuntivo, **66, 68, 95, 118**, 572
    fibroso, 68
  de sostén, **68**
  epiteliales, 66-68
  glandulares, **67**
  musculares *o* contráctiles, 71, **72**
  nerviosos, 72
  óseo, 69
  reticular, 68
  vasculares *o* circulatorios, 70
Tejón, 848
  americano, **848**
Telencéfalo, **163**, 164
Teleósteos (TELEOSTEI), 714
Telestáceos (TELESTACEA), 407
Telesto, 407
  riisei, **404**
Telix, 335
Telofase, **62**, 63, **64, 65**, 190
Telolecito, huevo, **320**
Telospóreos (TELOSPOREA), 330, **355, 356**, 357, 371
Telson, **557, 566, 569, 575**
Tellina, 515
Tembladera, **684**, 693
Temnocephala, 428
Temnocefálidos (TEMNOCEPHALIDA), 428
Temnopléuridos (TEMNOPLEUROIDA), 658
Temnopleurus, 658
†Temnospóndilos (TEMNOSPONDYLI), 745
Temperatura, 236
  corporal, 142, 833
  del aire, 266
Tendipes, **627**, 628
Tendón, **68, 79**
Tenebrio, **631, 634**
  de la harina, 632
Tenebrio molitor, 632
Tenebriónidos (TENEBRIONIDAE), **631**, 632
Tenia, **317**, 427
  adaptaciones a la vida parásita, 425
  de la rata, 426
  de los peces, 426, 429
    ciclo biológico, **427**
  del buey, 426
  del cerdo, 423, **424**
    ciclo biológico, **424**
  del gato, 426
  del perro, 426, **608**
  enana, 428
  hidatídica, ciclo biológico, **428**
  hombre, 428
†Teniodontos (TAENIODONTA), 839, 843
Tenioideos (TAENIOIDEA), 429
Teniopedios (TAENOPAEDIA), 714
Tensión superficial, 19
Tentaculados (TENTACULATA), 410
Tentacularia (TETRARHYNCHUS), 429
Tentáculos, **173**
  anélidos, **528**
  braquiópodos, **466**
  briozoos, **461, 462**
  ciclóstomos, **676, 679**
  cnidarios, 389, **390, 396, 399, 401, 402**
  ctenóforos, **410**
  del velo, 670
  entoproctos, 467
  equinodermos, **645, 646, 653**
  forónidos, **464**
  hemicordados, **483**
  moluscos, **490, 498**, 508, **509, 510**
  onicóforos, **477**
  peristomiales, **529**
  prensiles, 402
  prostomiales, **529**
  pogonóforos, **475**
  rotíferos, **448**
  sipúnculos, **470**
Tentredínidos (TENTHREDINIDAE), **634**
Teoría 8
  de los anélidos, 666
  de los equinodermos, 666
Terafósidos (THERAPHOSIDAE), 559
Teraphosa leblondi, 546
†Terápsidos (THERAPSIDA), 774
†*Teratornis merriani*, 806
Terciario, **270, 271, 287**
Terciopelo, **827**
Terebella, 532, **536**
Terebrantes (TEREBRANTIA), 622
Terebratulina, 334
Teredo, 335, **506**, 515
Tergito *o* terguito, 566, 590, **604**
Terídidos (THERIDIIDAE), 559
Terios (THERIA), 838
Termes, 354, **609**, 615
  castas, 616
  obreros, **616**
  reproductores supernumerarios, 616
  soldados, **616**
  y protozoos, mutualismo, 248
Terminaciones nerviosas libres, 176
Termitomimus, 631
Termoclina, 266
Termodinámica
  primera ley, 20
  segunda ley, 20
Termorreceptores, 173
Terópodos (THEROPODA), 782
Terrapene, 774
Terrapenes, 772, 773
  de caja, 774
Territorio, 245, 804
Testacella haliotidea, 514
Testáceos (TESTACEA), **349**, 370
Testículos, **134**, 152, 185
  acantocéfalos, **454**
  anélidos, **185, 520, 524, 534**
  anfibios, 733, 735
  artrópodos, 572, **581, 594, 595**
  aves, **791, 795**
  briozoos, **462**
  cnidarios, 389, **390, 395**
  condrícties, **687**, 689
  cordados inferiores, 667, **669**
  crustáceos, **145**
  forónidos, **464**
  gastrotrico, **451**
  gnatostomúlidos, **458**
  mamíferos, **148, 185, 186, 823, 825, 859**
  nematodos, 437, **442**
  osteicties, 702
  platelmintos, **414**, 415, **420, 424**
  quetognatos, 480
  reptiles, **757**, 758
  rotíferos, 449
Testosterona, 152
Testudinella, **449**
Testudínidos (TESTUDINIDAE), 774
Testudinoideos (TESTUDINOIDEA), 772
Testudo, 774
  graeca, 774
  hermannii, 774
  marginata, 774
Tetania, **84**
  paratiroidea, 150
Tétanos, 84
Tethys, **668**
Tethyum, 665

Tetigónidos (TETTIGONIIDAE), **614**
Tetis, mar de, 273
Tetractinélidos (TETRACTINELLIDA), 385
Tétrada, 189
Tetrafilídeos (TETRAPHYLLIDEA), 429
Tetrahymena, 359, 372
Tetrakentron, 474
Tetrameres, 445
Tetranychus, **551**, 560
  telarius, 553
Tetraodontiformes (TETRAODONTIFORMES), 721
Tetrápodos (TETRAPODA), 339, **663**, 725, 855
Tetrarrincoideos (TETRARHYNCHOIDEA), 429
Tetrastigmados (TETRASTIGMATA), 560
Tetrodotoxina, 710
Teyús, 777
Thalarctos, 847
Thalassema mellita, 471
Thalessa, 635
Thamnophis, 340, 764, **780**
  sirtalis, 444
    tetrataenia, **lám. 3**
Theileria parva, 371
Thelasoma, **445**
Thelazia, 445
Thenea, 385
Theridion tepidariorum, 559
Therion, 635
Thermobia domestica, 612
†*Thoatherium,* 849
Thomomys, 846
Thorius, 751
Thorius pennatulus, 727
THRAUPIDAE, 816
Thrips tabacis, 622
Thylacinus, 839
Thymallus, 716
Thyone, 338, **640**, **653**, 657
  briareus, **653**
Thyridopteryx ephemeraeformis, 625
Thysania agrippina, 589
Tiamina, **105**
Tibia, **78**, **81**, **82**, **590**, 591, 821, **822**
Tibio-fíbula, **729**
Tibiotarso, **789**, **790**
Tiburón, **10**, **167**, **270**, **271**, **299**, **317**, 339, 685, **690**, **700**
  azul, 691, 693
  ballena. **684**, 685, **690**, 693
  blanco, **684**, 692
  cornudo, 692
  de arena, 692
  de peinetas, 692
  encéfalo, **167**
  gris, **684**, 693
  lagarto, 692
  sierra, **690**, 693
  tigre, 693
TICHODROMATIDAE, 816
Tiedemann, cuerpos, **647**
Tiempo geológico, 272
Tierra firme, 266
Tiflonéctidos (TIPHLONECTIDAE), 751
Tiflópidos (TYPHLOPIDAE), 779
Tiflosol, 502, **521**, **522**
Tifus exantemático, **608**, 617
Tigmotaxis, 346
Tigmotríquidos (THIGMOTRICHIDA), 372
Tigre, 848
Tijereta, **609**, 615
  europea, **615**
Tilapia, 711, 721
Tilenquinos (TYLENCHINA), 445
†Tilodontos (TILLODONTIA), 842
Tilópodos (TYLOPODA), 852
†*Tillotherium,* 843
Tímalo, 716
TIMALIIDAE, 816
Timina, **37**
Timo, 116, 150
Timosina, 150
Tímpano, **590**, 591, **603**, 734, **738**
Tinamiformes (TINAMIFORMES), 807
Tinamus, 807
Tinea pellionella, 625
Tineidos (TINEIDAE), 625
Tíngidos (TINGIDAE), **619**
Tintínidos (TINTINNIDA), 373
Tintinnidium, 373
Tintorera, 691, 693
Tipo *o* fílum, 319
Típula, **627**, 628
Tipula, **627**, 628
Tipúlidos (TIPULIDAE), **627**, 628
Tiroides, **148**, 149, **170**, **225**, 282, **283**
Tirosina, **32**
Tiroxina, 149
Tisanópteros (THYSANOPTERA), **609**, 621
Tisanuros (THYSANURA), 602, 604, **609**, **612**
Titís, 842
Todo o nada
  efecto, 83
  ley, 85
  respuesta, 160
Tolerancia, 259
Tomísidos (THOMISIDAE), 559
Tomoptéridos, 532
Tomopteris, **531**
Tono muscular, 84
Tonsila, 824
Topo, **280**, 840, **841**
  cráneo y dientes, **832**
  dorado, **828**
  fórmula dentaria, 830
  marsupial, 839
Topografía, 266
Torácicos (THORACICA), **576**, 584
Tórax, **544**, 567, **590**, **603**, 820
  óseo, 789
Torcecuellos, 815
Tordo, 813
Toritos, 625
Tornaria, larva, **483**, 664
Torpedínidos (TORPEDINIDAE), 693
Torpedo, **684**, 693
Torpedos, 703
Torsión, 495
Tórtolas, 812
Tortrícidos (TORTRICIDAE), **624**, 625
Tortuga(s), **271**, **317**, 759
  acuáticas, 772, 773
  almizclada, 773
  boba, 776
  caimán, 773
  carey, 774
  de concha blanca, 774
    espinosa, **773**, 774
  de cuello de serpiente, 774
  de estanque, 773, **lám. 4**
  de mapa, 774
  de presa americana, 773
  del fango, 773
  gófer, **773**, 774
  laúd, 774
  marginada, 774
  marina, **299**, 767
  mediterránea, 774
  mora, 774
  mordedora, **773**
  pintada, 340, 754, 774
  terrestres, 772, 773, 774
    gigantes, 776
  verde, **773**, 774
†*Toxaster,* 658
Toxocara, 445
Toxoplasma, 356, 371
Toxoplasmosis, 356
Toxopneustes, 658
Toxoptera graminum, **621**
Trachelomonas, **352**, 369
Trachydemus, 453
†*Trachydon,* **771**
Trachypterus, 719
Tragúlidos (TRAGULIDAE), 852
Tragulinos (TRAGULINA), 852
Tragulus, 53, 852
Transpiración vegetal, **239**
Transporte activo, 58
Tráqueas, **95**, **124**, **125**, 126, **127**, **128**, 477, **548**, **552**, **593**, **757**, **791**, **792**, **820**, **823**, 824
Traquéolas, **125**, **593**
Traquilinos (TRACHYLINA), 398, 405
Traquimedusas (TRACHYMEDUSAE), 406
Trematodos (TREMATODA), **193**, **332**, 413, 417, **420**, **424**, 428
Tremex, 634
Trepadores, 816
Treparriscos, 816
Tresus, 515
Triactinomyxon, 372
†*Triadobatrachus,* 745
Triaenophorus, 429
Trialeurodes vaporiarorum, 621
†*Triarthrus,* 336, 558
  becki, **544**
Triásico, **270**, **271**, **287**
Triatoma, 353, 369, **608**, 619, 844
  protracta, 619
Triblidiáceos (TRYBLIDIACEA), 511
Tribolium confusum, 632
†*Triceratops,* **771**, 782
Tricládidos (TRICLADIDA), 417, 428
Tricocistos, **358**, 359
Tricomonádidos (TRICHOMONADIDA), 370
†*Triconodon,* 838
†Triconodontos (TRICONODONTA), 838
Tricopterígidos, 589
Tricópteros (TRICHOPTERA), **609**, 623
Tricostomátidos (TRICHOSTOMATIDA), 372
Trichetus, 850
  latirostris, 850
Trichinella spiralis, 441, **442**, **444**
Trichocephalus, 444
Trichocorixa, 618
Trichodectes, **608**, 617
Trichodectes bovis, 617
  canis, 617
Trichodina, 373
Trichogramma minutum, 635
Trichomonas foetus, 370
Trichonympha, 370
Trichophrya micropteri, 367, 372
Trichostrongylus, 445
Trichuris trichiura, 444
Tridacna gigas, 491
Triglicérido, **31**
†Trilobites (TRILOBITA), **270**, **271**, **284**, **317**, 336, 541, 543, **544**, 557
Trilobus, 444
Trillina, **350**
Trimeresurus, 7
Trimorphodon,
Trinomios, 327
Trionicoideos (
Trioníquidos (T
Trionyx, 774
  ferox, 774
  spiniferus, **77**
Triops, 583
Tripanorrincos
Tripanosomátid
Tripétidos (TRY
Triplete, 47
Triploblástico,
Trips, **609**, **621**
  de la cebolla,
  de los cítricos
  de los inverna
  del fríjol, **622**
Tripsina, 99, **10**
Triquina, 441,
Triquinosis, 44
Trisomía, 226
Tristoma coccin
Tritón, **205**, **20**
  acuático calif
  americano de
  crestado euro
  de vientre roj
Tritonia, 514
†Trituberculados
Triturus, **205**, 7
  cristatus, **206**
  taeniatus, **20**
Triyodotironina
Trocánter, **590**,
Tróclea, **79**
Trocófora, lar
494, 496
Troctes, 618
Trochosphaera,
Trofoblasto, **19**
Trofozoitos, **34**
Troglodytes ae
TROGLODYTID
Trogon de cola
Trogon elegans,
Trogoniformes
Trombicula, 55
  alfreddugesi
Trombidiforme
Trombina, 113
Trombosis cor
Trombocitos, **1**
Tromboplastin
Trompa, 826
Tronco, 80, **16**
  encefálico, **1**
Tropidonotus,
Tropisternus, **6**
Tropomiosina,
Troponina, 88
Troquílidos (T
Trucha, **190**, 3
  arco iris, 716
    escamas, **7**
  común de Eu
  de Clark, 71
  de fontana, 7
  desarrollo, **7**
Trypanoplasm
Trypanosoma,
  brucei, 353
  congolense,
  cruzi, 353, **6**

Trimeresurus, 781
Trimorphodon, 762
Trinomios, 327
Trionicoideos (TRIONYCHOIDEA), 774
Trioníquidos (TRIONYCHIDAE), 772
Trionyx, 774
  ferox, 774
  spiniferus, **773**, 774
Triops, 583
Tripanorrincos (TRIPANORHYNCHA), 429
Tripanosomátidos, 353
Tripétidos (TRYPETIDAE), 629
Triplete, 47
Triploblástico, 323, 412
Trips, **609**, 621
  de la cebolla, 622
  de los cítricos, 622
  de los invernaderos, 622
  del fríjol, **622**
Tripsina, 99, **102**
Triquina, 441, **442**
Triquinosis, 442
Trisomía, 226
Tristoma coccineum, **422**
Tritón, **205**, 206, 735, 739, 750
  acuático californiano, 750
  americano de lunares rojos, 750
  crestado europeo, 750
  de vientre rojo, 739, 744
Tritonia, 514
†Trituberculados (TRITUBERCULATA), 839
Triturus, **205**, 750
  cristatus, **206**, 750
  taeniatus, **206**
Triyodotironina, 149
Trocánter, **590**, 591
Tróclea, **79**
Trocófora, larva, 323, 324, **325**, 486, 490, 494, 496, 506, **529**
Troctes, 618
Trochosphaera, 449
Trofoblasto, **196**, **201**, 202
Trofozoitos, **349**, 355, **356**
Troglodytes aedon, **815**
TROGLODYTIDAE, 816
Trogon de cola cobriza, 814
Trogon elegans, 814
Trogoniformes (TROGONIFORMES), 814
Trombicula, 553
  alfreddugesi (irritans), 560
Trombidiformes (TROMBIDIFORMES), 560
Trombina, 113
Trombosis coronaria, 120
Trombocitos, **112**, 113
Tromboplastina, 113
Trompa, 826
Tronco, 80, **168**, 479, 481, 696, 820, 826
  encefálico, **163**, 164
Tropidonotus, 767
Tropisternus, **631**
Tropomiosina, 88
Troponina, 88
Troquílidos (TROCHILIDAE), 814
Trucha, **190**, 339, 706, 715, 716
  arco iris, 716
    escamas, **703**
  común de Europa, 716
  de Clark, 716
  de fontana, 716
  desarrollo, **710**
Trypanoplasma, 369
Trypanosoma, 330, **353**, 369
  brucei, 353
  congolense, 353
  cruzi, 353, **608**, 619
  ewansi, 353
  gambiense, 353
  lewisi, **353**
  rhodesiense, 353
Trypetesa, 584
Tsusugamushi, 553
Tuatara, 340, 760, **775**
  de Nueva Zelanda, 768
Tubérculos, **651**, **652**
Tubifex, 527, 537
Tubificinos (TUBIFICINA), 537
Tubipora, 332, **403**
  musica, 407
Tubo(s)
  acuíferos, 503, **504**
Tubo digestivo, 93, **102**, **110**, **119**, 199, **317**, **324**, **431**, **432**, **470**, 517, 520, **526**, **662**. *Véase también* Sistema digestivo
    celenterónico, 94
    enterónico, 94
  neural, 198
  respiratorio, **676**, **677**
Tubulanus, 432
Tubularia, **388**, 397, 398, **405**
Tubulidentados (TUBULIDENTATA), 850
Tubulíferos (TUBULIFERA), 622
Tubulipora, 463
Tucanes, 815
Tundra, 266, **267**
Tunga penetrans, 630
Túnica, **666**, 667, **669**
Tunicados (TUNICATA), **317**, 338, 664, 665, **666**, **667**, 672
  sistema circulatorio, **110**
    nervioso, **666**
Tupaia, 841
Tupaya, 841
Tupáyidos (TUPAIIDAE), 840, 841
Tupinambis, 777
Turalemia, **608**, 629
Turbante, **500**
Turbelarios (TURBELLARIA), **328**, **332**, 412, 413, **414**, 417, 427
Turbo, 497
TURBIDAE, 816
Turdus, 815
  migratorius, **785**
Turón, 848
Turner, síndrome, 233
Turpiales, 816
Turritellela, **350**
Tylenchus, 445
Tylodina, 514
†*Tylosaurus,* **771**, 778
Tympanuchus, 811
Typhlichthys, 717
Typhlomolge rathbuni, 751
Typhlonectes, 751
Typhlops, 755, 779
  vermicularis, 779
†*Typotherium,* 850
TYRANNI, 815
TYRANNIDAE, 815
†*Tyrannosaurus,* **771**, 782
Tyto alba, **813**

Uca, **576**, 585
†Uintaterios (UINTATHERIA), 850
†*Uintatherium,* 850
Umbo, **501**, 502
Umbraculum, **513**, 514
Umbral, estímulo, 83
Unguligrados, **826**
Unidades motoras, 84
Unio, 502, 515
Unión
  neuromuscular, 89
  química, **23**
Uniónidos, 428, 505
Uñas, **473**, **549**, **590**, 591, 599, 786
  venenosas, **549**, **556**
Uranio, 235, 272, 883
Urea, **102**, 136, **137**, **237**
Urechis, 336
  caupo, **470**, 471, 472
Uréter, **95**, **132**, **134**, 135, **136**, **184**, 678, **687**, **697**, 701, **733**, **757**, **791**, 793, **795**, **823**, **825**, **859**, **860**
Uretra, 135, **825**, **859**, **860**
Uria aalge, 812
Úrico, ácido, 135
Urnatélidos (URNATELLIDAE), 468
Urnatella, 333, 468
  gracilis, 468
Urocerus, **634**
Urocordados (UROCHORDATA), 338, **339**, **662**, **663**, **668**, **669**, 672
Urocyon, 847
  cinereargenteus, **848**
Urodelos (URODELA), 749
Uroglena americana, 368
Urolophus, **684**
Uropéltidos (UROPELTIDAE), 780
Uropeltis, 780
Uropigios (UROPYGI), **545**, 558
Urópodo, **566**, **567**, 568
Urosalpinx, 497, 513
Urostegos, **761**
Urostilo, **729**
Urracas, 816
Úrsidos (URSIDAE), 847
Ursón, **845**
Ursus
  americanus, 848
  arctos, 848
  horribilis, 848
  maritimus, 847
Uso y desuso, teoría, 292
Uta, 767
  stansburiana, 776
Utensilios prehistóricos, **866**, **870**
Útero, **186**, **203**, **420**, **424**, **436**, **437**, **442**, **477**, 689
  anfibios, **733**
  aves, **795**
  humano, **860**
  mamíferos, **835**
  tipos, **835**
Utrículo, **178**

Vaca, 837
  curva de aumento de peso, **863**
  de las hormigas, 607
  estómago, **832**
  marina, 852
  útero, **835**
Vacunas, 114
Vacuolas
  alimenticias *o* digestivas, 343, **344**, **358**
  contráctiles, **132**, 343, **344**, **350**, **358**, 359
  digestivas, **93**, 344, **345**, 359, 360
Vagina, **186**, 187, **203**, **414**, 415, **424**, **437**, **442**, **454**, **479**, **498**, 499, **592**, 594, **595**, **825**, 826, **835**, **860**
Valencia, 22
Valvas, 465, **466**, 502, **646**
Válvula(s)
  auriculoventriculares, **731**
  bicúspide, **117**
  cardíacas, 570

Válvula(s)
  espiral, 686, **687, 731**
  oral, **700**
  semilunares, **117, 731**
  tricúspide, **117**
Vampiro, 841
Vampyrella, 107, 371
Vampiromorfos (VAMPYROMORPHA), 516
Vampiroteuthis, 516
Vanessa cardui, 627
Varano, 778
† *Varanosaurus*, 774
Varanus, 778
Variación(es), 293
  hereditarias, 209
    origen, 295
  inducidas por el ambiente, 209
Vaso(s)
  aferente, **699**
  deferente, **134, 184, 186, 414,** 415, **420, 424,** 437, **454, 498,** 499, **524, 534,** 573, 594, 595, 667, **687,** 689, 702, 757, 758, **791, 795, 823, 825, 859**
  eferente, **134,** 415, 524, 689, **733**
  linfáticos, **98, 112,** 116, 731
  quilífero, 101, **102, 121**
  sanguíneos, **66, 67,** 109, **110, 112, 121, 124. 203, 353, 488, 504,** 522
Vasopresina, **153**
Vaucheria, 450
Vejiga
  de la orina, **95, 132, 134,** 135, 139, **170, 184, 523, 671, 697,** 701, **733, 823, 835, 859, 860**
  natatoria, **697,** 701, 707
Vejovis, 545
  boreus, 558
  spinigerus, 558
Velella, 406
Veligera, larva, 486, **490,** 496, 506
Velo, **396, 491, 669,** 670, **677, 679**
Vellosidades, 101, 203
Vema ewingi, 509
Vena(s), **118, 134, 203,** 503, 591, 700
  abdominal, **119**
  cardinales, **119, 283**
  caudal, **823**
  cava, **117**
Vencejo, 814
Veneno, 769
Ventosa, **424, 509,** 533
Ventrículo, **110,** 111, **117, 119, 283, 491, 493, 503, 671, 687,** 700, 730, 731, 757, 791
  del encéfalo, 164
Venus, **506,** 515
Verderones, 816
Verruga peruana 628
Vertebrados (VERTEBRATA), 77, **110, 124, 132, 158, 173, 270, 317,** 323, **324,** 339 **662, 663,** 664, 671, 673, 855
  características, 671
  circulación sanguínea, **119**
  clasificación, 672
  convergencia adaptativa, **299**
  cubierta del cuerpo, 76, 671
  diferenciación embrionaria, 198
  embriones, **282**
  encéfalo, **163, 166, 167**
  esqueleto, **77, 78,** 672
  estructuras, **671**
  evolución, **280**
  excreción, **132**
  homología, **281**
  hormonas, 148
  nervios craneales, **165**
  órganos de los sentidos, **173**
  origen, 286
  pulmones, 126
  respiración, **124**
  riñones, 133, **135**
  sistema(s) circulatorio, **110,** 111, **134, 672**
    digestivo, **94,** 672
    excretor, **134,** 672
    musculares, 83
    nervioso, **158,** 163, 665, 672
    reproductor, 672
    urogenitales, **134**
  sociedades, 250
Vértebras, **78, 80, 95,** 200, **317, 671, 687, 697,** 698, **705, 729, 757,** 821
  caudales, **284, 697, 726, 760, 789,** 821, **822**
  cervicales, **726, 789,** 821, **822**
  del tronco, 789
  lumbares, **726,** 821, **822**
  sacras, **726, 729,** 821, **822**
  torácicas, **726, 789,** 821, **822**
Vértex, 589, **590**
Vesícula
  acrosómica, 192
  biliar, **94, 95, 671,** 686, **697,** 700, **791, 823**
  cerebral, 671
  óptica, **163,** 199
  pulsátil *o* vejiga, **448,** 450
  seminal, **184, 186, 414,** 415, 437, **442, 479, 520, 522, 524, 595,** 735, 795, **859**
Vespa diabolica, 636
Véspidos (VESPIDAE), **634,** 636
Vespula maculata, **634,** 636
Vestíbulo, 468, **825, 835**
Vías sensitivas, 170
Víbora(s), 770, 781
Vibrisas, **173,** 820, 828
Vida
  ambientes, 276
  bases físicas, 11
    químicas, 11
  diversidad, 7
  química, 18 sigs.
  origen, 277, 278
    teorías, 277
Vieira, **506,** 515
Vientos, 266
† *Vieraella*, 746
† *Villebrunaster*, *658*
Vión, 852
Vipera, 781
Vipéridos (VIPERIDAE), 770, 781
Vireos, 816
Virus, **608**
Visón, **828,** 848
Vista, **168,** 174, 179, 794
  hombre, **180**
Vitamina(s), 103, 104, **105-106**
Vitelaria, larva, 656
Vitelo, **196, 199, 202, 575, 596**
Viuda negra, **545,** 553, 559
Viverra, 848
Vivérridos (VIVERRIDAE), 848
Vivíparos, 325, 605, 719
Viviparus, 513
† *Vochovia*, **641**
Volvox, 185, 330, **352,** 369, 384, 450
  globator, 352
Vombatus, 839
Vorticella, 82, 330, 359, 366, 367, 373
Vuelo
  aves, 786, 797, **799**
  insectos, **604**
Vulpes, 847
Vulva, 437, **442**
Vulvulina, **350**

Wallace, Alfred Russel, 293
Walabi, 839
Wapiti, 852
Weismann, Augusto, 187
Wolff, conducto, 186, 733
Wolff, Kaspar, 204
Wombat, 839
Wuchereria, 445
  bancrofti, **443, 608**

Xantóforos, 728, **729,** 759
† *Xenacanthus*, 692
Xenia, 407
Xenopeltis unicolor, 780
Xenopsylla **608**
  cheopis, 630
Xenopus, 205, 207, 736, 739, 746
Xenos, 633
Xenosaurus, 778
Xeroftalmia, **105**
Xestobium rufovillosum, 632
Xífidos (XIPHIDAE), 721
Xifosuros (XIPHOSURA), **545, 554,** 555, 558
Xiphias gladias, 721
Xiphinema, **438**
Xiphophorus, 719
Xyleborus, 633
Xylocopa, **634,** 636
Xysticus, 559

Yásidos (JASSIDAE), 620
Yemas, 184, 389, **390,** 394, **396, 669**
  gustativas, 824
Yeyuno, 98
Yodo, 103
Yodopsina, 180
Yoldia, **506,** 515
† *Youngina*, 775
Yunque, 177, **178,** 825

Zaglossus, 838
Zalophus californianus, 849
Zampullín, 808
Zánganos, 597, **598**
Zapateros, 602, 618, **619**
Zapatilla, **500**
Zarigüeya, 340
  americana *o* de Virginia, **839**
Zeiformes (ZEIFORMES), 719
Zenaidura macroura, 812, **813**
Zenopsis ocellata, 719
Zeuzera pyrina, **624,** 625
Zigópteros (ZYGOPTERA), **613**
Zigoto, 187, **188,** 191, 195, **198,** 354, 355, **356, 357, 396, 400**
Zimógeno, 34
Zoea, larva, 578, **579**
Zona
  marginal, 197
  pelúcida, **196**
Zonites, 514
Zonotrichia, zonas de nidificación, **305**
Zonura, 778
Zooecio, **461, 462**
Zoogeografía, 9, 258
Zooide, 461, **466**
Zootermopsis, 615
Zoothamnium, 366, 373
Zooxantelas, 403
Zorotypus, 618
Zorra
  gris, 847, **848**
  roja, 847
Zorros voladores, 840
Zugunruhe, 801

UNIVERSIDAD CATOLICA DE TEMUCO
BIBLIOTECA

ZOOLOGÍA GENERAL

Este libro es una introducción general a la Zoología a nivel universitario. La materia de estudio está distribuida de forma que se facilite su lectura, ya sea ésta con carácter de consulta o en relación con trabajos de laboratorio. La primera parte del libro trata de los principios generales de la biología animal. Se detallan las diferentes estructuras del cuerpo y su organización en sistemas especiales para llevar a cabo procesos esenciales para la vida. También se estudian las fases generales de la vida animal: reproducción, herencia, distribución y evolución. En la segunda parte cada capítulo describe la estructura y fisiología de tipos comunes y representativos pertenecientes a cada grupo principal, desde los protozoos unicelulares hasta el hombre. Las sinopsis de clasificación, que constituyen una característica especial del libro, muestran la extensión, diversidad y relaciones de los animales que forman cada uno de los grupos principales, así como los lugares donde se encuentran. Son también útiles para facilitar la identificación de especímenes dentro de un tipo, clase u orden. Los representantes característicos de los diversos grupos se mencionan con su nombre científico y su nombre vulgar. Los períodos geológicos y los grupos que en ellos vivieron, así como los diversos fósiles representativos, están también mencionados.

Universidad Católica de Temuco
00074530

EDIC